

Comunicaciones de las XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología

***“Darwin, la Teoría de la Evolución
y la Paleontología”***

**y simposios de los proyectos
PICG 493, 499 y 506**

P. Palmqvist y J.A. Pérez-Claros (coords.)

**Universidad de Málaga
2009**

XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología

***“Darwin, la Teoría de la Evolución y
la Paleontología”***

**y simposios de los proyectos PICG
493, 499 y 506**

Libro de Resúmenes

P. Palmqvist y J.A. Pérez-Claros (coords.)



**Universidad de Málaga
2009**

ISBN: 978-84-9747-312-5
© 2009, de los respectivos autores
Imprime: Empress Málaga

Comité Organizador

Presidente: Paul Palmqvist Barrena
Secretario: Juan Antonio Pérez Claros
Tesorero: Borja Figueirido Castaño
Vocales: Patrocinio Espigares Ortiz
Juan Manuel Jiménez Arenas
Marcos Lamolda Palacios
Alberto Martín Serra
Sergio Ros Montoya
Francisco Serrano Alarcón
Vanesa Torregrosa Castañón

Coordinación de Proyectos PICG

PICG 493: José Antonio Gámez Vintaned (Universidad de Zaragoza)
PICG 499: José Ignacio Valenzuela Ríos (Universidad de Valencia)
PICG 506: Ana Márquez Aliaga (Universidad de Valencia)

Coordinación de la excursión

Francisco Serrano Lozano
Antonio Guerra Merchán

Comité Científico

Jordi Agustí Ballester (Universidad de Tarragona)
Humberto Astibia Ayerra (Universidad del País Vasco)
José María Bermúdez de Castro (MNCN, CENIEH)
Juan Carlos Braga Alarcón (Universidad de Granada)
Miquel De Renzi de la Fuente (Universidad de Valencia)
Antonio Diéguez Lucena (Universidad de Málaga)
Sixto Rafael Fernández López (Universidad Complutense)
Esperanza Fernández Martínez (Universidad de León)
José María González Donoso (Universidad de Málaga)
Eladio Liñán Guijarro (Universidad de Zaragoza)
Bienvenido Martínez Navarro (Universidad de Tarragona)
Eduardo Mayoral Alfaro (Universidad de Huelva)
Federico Olóriz Sáez (Universidad de Granada)
Luis Carlos Sánchez de Posada (Universidad de Oviedo)
José Luis Sanz García (Universidad Autónoma de Madrid)
Leandro Sequeiros San Román (Universidad de Granada)
Francisco Sierró Sánchez (Universidad de Salamanca)

Organizadores

Sociedad Española de Paleontología
Áreas de Paleontología y Estratigrafía de la Universidad de Málaga

Colaboradores y patrocinadores

Consejería de Innovación, Ciencia y Empresa, Junta de Andalucía
Ministerio de Ciencia e Innovación, Gobierno de España
Ayuntamiento de Ronda
Fundación Unicaja
Fundación Geociencias y *Art Natura* Málaga
IGCP/PICG

Conferencias

González Donoso, J.M.

Darwin y los equilibrios intermitentes 1

De Renzi, M.

Cuestiones de forma: desde el pensamiento de Darwin hasta la actualidad 26

Tema Monográfico: “Darwin, la Teoría de la Evolución y la Paleontología”

Belinchón, M.

Los fósiles de Darwin en el Museo de Ciencias Naturales de Valencia. La Colección
Rodrigo Botet 51

Botella, H., Fariña, R. A., Wang, Z. y Gursul, I.

Uso de técnicas de visualización de flujo y de medidas de fuerzas en ingeniería
aeronáutica para el estudio de la locomoción en vertebrados primitivos 55

Cascales-Miñana, B y Ruiz-Sánchez, F. J.

Taxonomic survivorship curves and plant fossil record 56

Castellano, B., Castellano, J., Palmqvist, P. y Torregrosa, V.

Los museos de Art Natura Málaga: la paleontología y la evolución como objetos de
ocio cultural 60

De Renzi, M. y Pla, C.

Factores que concurren en la estasis coordinada: en qué medida son determinantes los
aspectos ambientales 65

Farinati, E.A., Manera, T. y Tomassini, R.L.

Darwin en la bahía de la inspiración 69

Figueirido, B. y Soibelzon, L.

Inferencias ecomorfológicas en tremarctinos extintos y el gran intercambio faunístico
americano: implicaciones evolutivas en Ursidae 73

Figueirido, B., Palmqvist, P. y Dong, W.

Nuevos datos sobre la evolución morfológica craneal en Ailuropoda (Mammalia,
Carnivora, Ursidae) 76

Figueirido, B., Palmqvist, P., Martín Serra, A., De Renzi, M. y Pérez-Claros, J.A.

Evolución y paleobiología de la familia Amphicyonidae (Mammalia, Carnivora) 79

Figueirido, B., Serrano-Alarcón, F.J. y Palmqvist, P.

Convergencia evolutiva extrema en la morfología craneal del panda rojo (*Ailurus
fulgens*) y el panda gigante (*Ailuropoda melanoleuca*) revelada por morfometría
geométrica 82

García Bartual, M.

Los mamíferos fósiles sudamericanos encontrados por Darwin y la ley de sucesión de
tipos 84

Grandal-d'Anglade, A., González-Fortes, G., Stiller, M. y Hofreiter, M.

El oso de las cavernas: un estudio de ADN antiguo 88

Jiménez Arenas, J.M.

Una evaluación de la función social de los caninos en los primates y sus consecuencias
en la evolución humana 91

Martín Serra, A., Figueirido, B., Pérez-Claros, P., Torregrosa, V., Serrano-Alarcón, F. J. y
Palmqvist, P.

Estudio morfométrico comparativo de cráneos de carnívoros fisípedos mediante
análisis de contornos y puntos homólogos: implicaciones paleobiológicas 94

Martínez-Pérez, C. y Botella, H.

Evolución morfológica y funcional del género *Polygnathus* (Conodonts) durante el
Emsiense (Devónico Inferior) 98

Meléndez, G.	
Superar al finalista que todos llevamos dentro: problemas didácticos más frecuentes en la enseñanza de la Teoría de la Evolución	101
Rodríguez-Casielles, L. y De Renzi, M.	
A vueltas con el tema de las relaciones entre desarrollo y evolución: heterocronía y evolución humana	105
Ros, S. y De Renzi, M.	
Tendencia a la infaunalidad de los bivalvos marinos durante el Triásico y sus causas: una discusión	110
Serrano-Alarcón, F., Figueirido, B., Martín Serra, A. y Palmqvist, P.	
Caracterización de la anatomía mandibular de Musteloidea (Carnivora, Caniformia) mediante morfometría geométrica: inferencias paleobiológicas sobre ailúridos basales del género <i>Simocyon</i>	114
Serrano-Alarcón, F. y Palmqvist, P.	
Estudio de la morfología alar en Charadriiformes (Aves) mediante morfometría geométrica: resultados preliminares	117
Torregrosa, V. y Palmqvist, P.	
Análisis ecomorfológico de la familia Hyaenidae: Inferencias paleoautoecológicas en <i>Pachycrocuta brevirostris</i> y <i>Pliocrocuta perrieri</i>	122

Tema Libre

Arenillas, I. y Arz, J.A.	
Acmé-estratigrafía con foraminíferos planctónicos del Paleoceno en Caravaca (Murcia) y Zumaia (Guipúzcoa)	126
Baeza-Carratalá, J.F. y García-Joral, F.	
Datación y correlación de los niveles con “Zeilléridos multicostulados” (Brachiopoda, Zeilleroidea) del Jurásico Inferior en el Subbético Oriental	130
Bañuls, S. y López-García, J.M.	
Nuevos datos sobre los micromamíferos (Insectívoros, Quirópteros y Roedores) del Pleistoceno Superior final-Holoceno de la Cova Colomera (Sant Esteve de la Sarga, Lleida)	132
Barragán, T., Francés, G. y Pérez-Arlucea, M.	
Estudio de las asociaciones de foraminíferos bentónicos de Holoceno medio en el complejo barrera-lagoon de la Ramallosa (Ría de Vigo)	134
Belaústegui, Z., Gibert, J.M. de, Domènech, R., Muñiz, F. y Martinell, J.	
Contexto paleoambiental de los restos de un cetáceo del Mioceno de Tarragona	138
Blanco-Ferrera, S., Sanz-López, J., Villa, E. y Bahamonde, J.	
Distribución de conodontos en el intervalo del límite Bashkiriense/Moscoviense (Pensilvaniense, Carbonífero) en la sección de San Antolín-La Huelga (Zona Cantábrica)	140
Caracuel, J.E., Corbí, H., Estévez, A., Giannetti, A., Monaco, A., Pina, J.A., Soria, J.M., Tent-Manclús, J.E. y Yébenes, A.	
Trazas fósiles asociadas a la discontinuidad fini-Messiniense y a los clastos de la base del Plioceno en el margen norte de la Cuenca del Bajo Segura (SE España)	144
Castillo, C., Martín-González, E., Quesada, M., Ibañez, M., Alonso, R., De la Nuez, J., La Roche, F., García, C.	
Valoración patrimonial integral del yacimiento cuaternario de La Mancha de La Laja en el Norte de Tenerife (Islas Canarias)	147
Castillo, C., García, C., Quesada, M., De la Nuez, J., La Roche, F. y Delgado, A.	

Una nueva asociación de fósiles de gasterópodos terrestres del Pleistoceno-Holoceno de Lanzarote (Islas Canarias). Implicaciones paleoecológicas	151
Chirivella, J. B., Dies Álvarez, M ^a .E., Gozalo, R. y Liñán, E. Los Agnostina (Trilobita) del piso 5 del Cámbrico (Leoniense-Caesaraugustiense inferior) de las Cadenas Ibéricas (NE de España)	155
Colás, J. Análisis morfométrico en <i>Soaresirhynchia</i> (Brachiopoda, Rhynchonellida) del Toarciense inferior (Jurásico) de la Cordillera Ibérica: implicaciones taxonómicas y paleoecológicas	159
Corbí, H., Caracuel, J. E., Soria, J.M. y Yébenes, A. Cambios paleoambientales mediante foraminíferos en la sección del Garruchal (Cuenca del Bajo Segura). Relación con las Crisis de Salinidad Messiniense	163
Coronado, I. y Rodríguez, S. Estudio biosedimentario de la sección de las Ilces, Formación Cosgaya, Carbonífero (Cantabria)	166
Coronado, I., Colmenar, J., Cruz, J.A., Díaz Berenguer, E y Martos, R Estudio preliminar sobre la cartografía radiométrica como método para la prospección de yacimientos de vertebrados	170
Cortijo, I., Martí Mus, M., Jensen, S. y Palacios, T. Una nueva especie de Cloudina del Ediacárico terminal de España	175
Dies Álvarez, M ^a .E., Gámez Vintaned, J.A., Liñán, E. y Gozalo, R. Primera ruta paleontológica en el yacimiento de Murero	177
Domènech, R., Martinell, J., Ortiz, J.E. y Torres, T. Atributos tafonómicos de <i>Strombus bubonius</i> del yacimiento pleistoceno de Cerro Largo (Roquetas de Mar, Almería)	178
Domènech, R., Mancheño Jiménez, M.A., Martinell, J., Kowalewski, M., Romero, G., Carlos Calero, J.A., Raja Baños, M. y Piñero García, P. Perforaciones en gasterópodos dulceacuícolas del Pleistoceno de Murcia: ¿Evidencia de depredación (o de parasitismo) en ecosistemas de agua dulce?	179
Esteve, J., Sundberg, F., Zamora, S. y Gozalo, R. First report of Alokistocaridae Resser, 1939 (Ptychopariidae, Trilobita) in the Cambrian of Spain	181
Esteve-Altava, B., Marugán Lobón, J., Botella Sevilla, H. y Rasskin Gutman, D. Human skull network models	183
Gámez Vintaned, J.A., Moreno-Azanza, M. y Canudo, J.I. Bioerosión debida a gasterópodos en cáscaras de huevo de dinosaurio del Cretácico Inferior de La Cantalera (Teruel, España)	186
Gaona-Narvaez, T, Maurrasse, F. J-M. R, Moreno-Bedmar, J, Company, M y Lamolda, M. Ammonite biostratigraphy at the Madotz section (Basco-Cantabrian Basin, Spain), implications for the record of Cretaceous Oceanic Anoxic Event 1a (OAE-1a)	190
Gibert, J.M. de y Ekdale, A.A. Bioglifos en madrigueras fósiles: la firma del arquitecto	192
Gozalo, R., Chirivella, J. B., Esteve, J. y Liñán, E. Propuesta de correlación de la base del Drumiense (Serie 3 del Cámbrico) con la base del Caesaraugustiense medio (Cámbrico medio) en las Cadenas Ibéricas (NE de España)	193
Guerra-Merchán, A., Ruiz Bustos, A., Serrano, F., Garcés, M. e Insua-Arévalo, J.M. El yacimiento de micromamíferos de Alhaurín el Grande-1 (Cuenca de Málaga, Cordillera Bética) y su correlación marino-continental	197
Jiménez-Moreno, G. y Scott-Anderson, R.	

Datos preliminares del registro polínico del Holoceno de Sierra Nevada	201
Jiménez-Sánchez, A, Anstey, R.L y Azanza, B	
Análisis filogenético del género <i>Ptilodictyina</i> (Bryozoa Cryptostomata)	203
Mansino, S., Montoya, P., Luque, L., Ruiz Sánchez, F. J. y Benavent, J. V.	
La Bullana 2B: faunas de micromamíferos del Plioceno en el área de Venta del Moro (Valencia, España)	204
Mansino, S., Ruiz Sánchez, F. J., Fierro, J.I. y Montoya, P.	
Roedores del Plioceno de Alcoi 2D (Alicante, España)	207
Martinell, J. y Domènech, R.	
Bioerosión en moluscos pleistocenos de la plataforma marina catalana	209
Martinell, J., Kowalewski, M. y Domènech, R.	
Evidencias de explotación en <i>Ditrupea</i> (Polychaeta, Serpulida) del Plioceno medio de Cabo Cope, Murcia	211
Martínez-García, B., Pascual, A., Rodríguez-Lazaro, J., Martín, M., Jouanneau, J.M. y Weber, O.	
Evidencia microfaunística (Foraminíferos) de cambios ambientales postglaciales (24 Ka) en la plataforma marina vasca	213
Mayoral, E, Santos, A, Marques da Silva, C y Ávila, S.	
Bioerosión de equinoideos regulares en el Mioceno de la isla de Santa María (Azores, Portugal)	216
Meléndez, G., Dermitzakis, M., Escorihuela, J. and Fermeli, G.	
Palaeontological geotopes as a key heritage educational instrument in palaeontology	220
Mena, A y Francés, G.	
Datos preliminares de las asociaciones de foraminíferos planctónicos en la Cuenca Interior de Galicia (NW de la Península Ibérica)	224
Moreno-Bedmar, J.A. y Company, M.	
Precisiones sobre la biozonación de ammonites del Aptiense inferior (Cretácico inferior) en el dominio mediterráneo	228
Moreno-Bedmar, J.A., Company, M., Barragán, R., Salas, R., Martín-Martín, J.D., Bover-Arnal, T., Gomez-Rivas, E.	
Precisiones, mediante ammonioideos, sobre la edad de la Fm. Benassal. Cuenca del Maestrat (Cadena Ibérica)	231
Moreno-Bedmar, J.A., Company, M., Sandoval, J. y Tavera, J.M.	
Calibración bioestratigráfica, mediante ammonioideos, del evento anóxico oceánico OAE 1a (Aptiense inferior). Prebético oriental, SE de España	234
Muñiz, F, Cáceres, L, Rodríguez-Vidal, J, Finlayson, C, Fa, D. y Finlayson, G.	
Datos preliminares sobre la icnología en dunas costeras del Pleistoceno superior de Gibraltar	238
Muñiz, F, Toscano, A, Bromley, R.G. y Esperante, R.	
Excepcional caso de interacción trófica entre tiburones hexanchiformes y una ballena <i>Balaenoptera</i> en el Plioceno inferior de Huelva (SO de España)	242
Pérez-Asensio, J. N. y Aguirre, J.	
Asociaciones de foraminíferos bentónicos del Plioceno superior en la Cuenca de Almería-Níjar (SE de España)	244
Pérez Rodríguez, I., Arz, J.A. y Arenillas, I.	
Caracterización del Maastrichtiense inferior-superior de Zumaia a partir del estudio de foraminíferos planctónicos	245
Rabadà, D.	

La asociación fósil de La Sima de los Huesos como resultado de procesos tafonómicos no antrópicos (Sierra de Atapuerca, Burgos, España)	247
Reolid, M., García-García, F. y Tomašových, A. Brachiopod shell-mass accumulations from the bottomset of an Upper Tortonian Gilbert-type delta (Guadix Basin, South Spain)	252
Robles, R., Vicedo, V., Rivas, G. y Caus, E. Modelo de distribución de los macroforaminíferos en la “Arenisca de Areny” (Trempe, NE de España): implicaciones paleoambientales	255
Santos, A. y Mayoral, E. Nuevas estructuras de bioerosion relacionadas con esponjas (icnogeno <i>Entobia</i> Bronn, 1837) en el Mioceno superior (S España)	256
Santos, A., Mayoral, E., Baarli, B.G., Silva, C.M. da, Cachão, M. y Johnson, M.E. Evidencias de bioenclastración en sustratos coralinos del Mioceno medio de Porto Santo (Archipiélago de Madeira, Portugal)	259
Sevilla, P., Laplana, C., Blain, H-A., Colino, F., Rodríguez, R. y Vega Toscano, G. Microvertebrados del nuevo yacimiento del Pleistoceno superior tardío del Abrigo del Monte (El Vellón, Madrid)	263
Usera, J. y Alberola, C. Foraminíferos asociados a restos de vertebrados marinos del Neógeno del Puerto de Santa María (Cádiz)	267
Usera, J. y Alberola, C. Foraminíferos del Cuaternario reciente del Mar de Alborán. Parte I: Sector Cabo Sacratif	270
Vicedo, V., Calonge, A., Parente, M. y Caus, E. Evolución del género <i>Sellialveolina</i> (Rhaptydioninidae, Foraminiferida) y su implicación en la biostratigrafía del Cenomaniense	272
Villas, E., Herrera, Z. A. y Ortega, G. Braquiópodos órtidos primitivos del Tremadociense (Ordovícico Inferior) del noroeste de Argentina	273

PICG 493

Gámez Vintaned, J.A., Zhuravlev, A.Yu. y Ivantsov, A.Yu. Gaojiashania: a social amoebozoan trace fossil from the upper Ediacaran of Siberia	274

PICG 499

García-Alcalde, J.L. La estructura septalial de <i>Iberirhynchia Santaluciensis</i> Drot & Westbroek, 1966 (Braquiópodo Rinconélido) y su importancia sistemática	279
Liao, J.-C. y Valenzuela Ríos, J.I. Nuevas datos lito-biostratigráficos de la sección Basibé, Pirineo Aragonés	282
Manzanares, E. y Botella, H. Análisis cluster de doble entrada para el estudio de paleocomunidades: un ejemplo del Devónico Inferior de Celtiberia, España	283
Martínez-Pérez, C. y Valenzuela-Ríos, J.I. Conodontos del Emsiense (Devónico Inferior) en las subfacies Baliera (Pirineos Aragoneses)	285
May, A. y Pohler, S. M. L. Corales y estromatopóridos de Devónico Inferior de los Alpes Cárnicos	287
Pardo-Alonso, M.V.	

<i>Apousiella</i> (braquiópodos) del Devónico de la Zona Centroibérica meridional (España)	290
Schemm-Gregory, M. Brazos howellellidos en el intervalo del límite Silúrico/Devónico y su importancia para la evolución de los espiriferidos delthyridoides	292
Schemm-Gregory, M. <i>Leonispirifer</i> nom. nud. – un nuevo género de braquiópodos de la Montaña Cantábrica (Spiriferida, Devónico Inferior)	293
Schemm-Gregory, M. El origen de <i>Cyrtospirifer</i> en el Devónico Medio del Sahara occidental (Noroeste de Africa)	294
Schemm-Gregory, M. y Jansen, U. El Silúrico del Goldsteintal (Rheinisches Schiefergebirge, Alemania)	295
Valenzuela-Ríos, J.I., Liao, J-C., Clariana, P. y Gil, I. El Devónico Medio y Superior del sinclinal Tor-Casamanya (Andorra)	296

PICG 506

Fraguas, A. y Young, J.R. Morphologic evolution of the coccolith genus <i>Lotharingius</i> during the Upper Pliensbachian – Lower Toarcian interval in the Rodiles section (Asturias, Northern Spain)	298
García-Joral, F. y Goy, A. Diferenciación paleobiogeográfica de los braquiópodos del Toarciense Superior (Jurásico) en los bordes Norte y Este de la Meseta Ibérica	302
Márquez-Aliaga, A., García-Fornier, A., Gil, U., Y Verdú, F. J. Tratamiento museístico de los fósiles triásicos de la “Colección Ana Márquez” en el Museo de Geología de la Universitat de València (MGUV)	305
Meléndez, G. y Fözy, I. Middle and upper Oxfordian ammonites from central and southern Hungary: their taxonomic, biostratigraphic and biogeographic relevance	307
Pla, C., Martínez-Pérez, C., Plasencia, P., Márquez-Aliaga, A. y Botella, H La ultraestructura del esmaltoide en dientes de conodontos del Ladinense (Triásico Medio) de la Sección de Bugarra (Valencia, España). Adaptaciones a nuevas estrategias tróficas	311
Plasencia, P., Márquez-Aliaga, A. y Hirsch, F. Aspectos paleobiológicos del conodonto <i>Pseudofurnishius murcianus</i> (Van den Boogaard) del Triásico Medio de la Península Ibérica	313
Reolid, M., Nieto, L.M. y Rey, J. Análisis tafonómico de las asociaciones de cefalópodos de hardgrounds del Jurásico medio (Subbético Externo, provincia de Murcia)	315
Reolid, M., Philippe, M., Abad, I. y Nagy, J. Exceptional preservation of phosphatic wood remains of the Middle Jurassic from Spitsbergen (Arctic Realm)	318
Rodríguez-Tovar, F.J., Reolid, M. y Pardo-Iguzquiza, E. Incidence of Milankovitch forcing to Late Jurassic planktonic versus benthic foraminiferal assemblages from the Betic Cordillera	321
Ros, S., Damborenea, S. E. y Márquez-Aliaga, A. <i>Parainoceramus</i> Cox, 1954 [ex Voronetz, 1936] partim (Bivalvia, Jurásico): un grupo de especies en busca de género	324
Ros, S., Márquez-Aliaga, A. y Damborenea, S. E.	

Los bivalvos del intervalo Triásico Inferior – Jurásico Inferior: desarrollo de bases de datos para el estudio de la paleodiversidad	326
Slater, B.J., Reolid, M., y Benton, M.J.	
Taphonomy and phylogenetic implications of a new Upper Jurassic Turtle (External Prebetic, southern Spain)	329
 Guía de la Excursión	
Serrano, F. y Guerra-Merchán, A.	
Travesía de Ronda a San Pedro de Alcántara y Estepona	333

Conferencia Inaugural

Darwin y los equilibrios intermitentes

González Donoso, J. M.¹

1: Dpto. de Ecología y Geología, Fac. de Ciencias, Universidad de Málaga. 29071 Málaga. España. jmgd@uma.es

Dado que este congreso se celebra durante el bicentenario del nacimiento de Darwin y sesquicentenario de la publicación de *El origen de las especies*, parece obligado que en el acto inaugural se hable de su obra. Mi charla intentará analizar la interpretación de las ideas de Darwin realizada por Eldredge y Gould en 1972, en un artículo, *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*, que dio lugar, como es bien sabido, a una importante polémica y a un notorio aumento del interés general por los datos del registro fósil en el contexto de las teorías de la evolución. El texto que sigue forma parte de otro más amplio, dedicado al conflicto entre el equilibrio intermitente y el gradualismo filético, que será publicado próximamente

Encuadrándola en la terminología de Simpson (1944)¹, se puede decir que la publicación de Eldredge y Gould trataba del tempo de la evolución filética, es decir, de las tasas de cambio evolutivo de los linajes y de sus variaciones a lo largo de la historia de los mismos y, en lo que atañe al modo, de la distribución del cambio evolutivo respecto a los fenómenos de diversificación de los linajes, un problema en el que participan lo filético y lo filogenético. En ella enfrentaron dos maneras de concebir² la distribución de los cambios evolutivos a lo largo de la historia de los linajes y la relación de tales cambios con los fenómenos de especiación. Según una, a la que denominaron *punctuated equilibria*³, el cambio morfológico que diferencia una especie de su antecesora se concentra en un breve intervalo de tiempo, el que dura la especiación, permaneciendo la especie durante el resto de su existencia en estasis, esto es, sin experimentar cambios, salvo, a lo sumo, cuando entra en simpatria con su antecesora; esta forma de imaginar el cambio estaría de acuerdo con las -según ellos- ideas de la síntesis evolutiva moderna sobre la estabilidad de las especies y la especiación. Según la otra, que designaron con la expresión *phyletic gradualism*, los linajes se transforman lenta, continua y uniformemente a lo largo de toda su existencia; esta manera de concebir el cambio, según

1) La obra de Simpson *Tempo and mode in evolution*, que marcó la entrada de la paleontología en el terreno de la síntesis evolutiva moderna (o síntesis neodarvinista, o nueva síntesis, o teoría sintética, como queramos llamarla) en la década de los cuarenta del siglo pasado, diferencia con su título dos tipos de problemas evolutivos que solo puede abordar el neontólogo de manera muy incompleta, al quedar sus estudios reducidos a la escala temporal humana o, a lo sumo, a la histórica. Tempo, en español, viene a ser sinónimo de ritmo y es un término que, en este caso, alude a la rapidez con que se produce una acción (*Diccionario de uso del español de María Moliner*; en el *Webster's Third New International Dictionary* también se contempla una acepción equivalente). Tempo se refiere aquí a las tasas (o velocidades) del cambio evolutivo y a sus variaciones, aceleraciones y deceleraciones. Modo se refiere, en este caso, a la localización, en momentos singulares de la historia de linajes y clados, de las variaciones del sentido y/o de la tasa del cambio, y a la permanencia -o no- de tasas y sentido del cambio durante intervalos de tiempo también característicos, como consecuencia de las regularidades -si existen- en la distribución de esas tasas a lo largo de la historia de los linajes o de los clados.

2) Eldredge y Gould hablaron de *world-views or "pictures"*, para evitar el *tedious debate* (sic) sobre si lo que presentaban eran modelos, teorías o paradigmas; *world-view* es, según el *Webster*, la traducción al inglés del término alemán *weltanschauung*, nada menos que concepción o imagen del mundo, cosmovisión; en el resto del texto los denominaré modelos.

3) *Punctuated equilibrium* en trabajos posteriores de Gould.

ellos, provendría de Darwin y habría sido mantenida hasta entonces por la mayoría de los paleontólogos. Ambos modelos determinarían dos lecturas diferentes del registro fósil, interpretando de distinta manera la ausencia de transiciones una especie y su antecesora: de acuerdo con el *punctuated equilibria* tal ausencia es la consecuencia de las circunstancias en que tiene lugar la especiación, mientras que, según el *phyletic gradualism*, se debe a imperfecciones del registro fósil inherentes al modo en que éste se forma. Es curioso que, siendo presentado como una consecuencia de la síntesis evolutiva moderna ortodoxa, el modelo de los *punctuated equilibria* terminara por convertirse, junto con la teoría neutralista y con la renovación del interés por los fenómenos del desarrollo, en uno de los puntales de las corrientes revisionistas de dicha teoría en el último cuarto del siglo pasado, al dar lugar a la idea de que la micro y la macroevolución están, según la expresión de Stanley (1975), “desacopladas”.

La cuestión fue presentada de una manera exageradamente maniquea: dos rígidos modelos, contrarios en todos sus elementos, sin mención alguna de posibilidades intermedias, uno correcto y otro incorrecto. Y, peor aún, Eldredge y Gould utilizaron, para defender sus puntos de vista, estrategias e instrumentos retóricos que incluso se podrían tachar de científicamente deshonestos, analizados detalladamente por Barahona y Cachón (2008), entre los que destaca la argucia del “paquete”⁴, puesta de manifiesto por distintos autores a partir de Hecht (1974): crear un modelo tan irreal como absurdo, para que fuera noqueado en el primer asalto por el modelo opuesto. Si tal proceder tenía la finalidad de convencer, a los biólogos en general y a los paleontólogos en particular, de que el *punctuated equilibria* es el único modelo posible o, al menos, el que mejor refleja la realidad de la evolución en la inmensa mayoría de los casos, es evidente que no lo lograron, pues la estrategia era tan fácil de percibir que, a veces, cae uno en la tentación de creer que vieron un gigante donde había un molino de viento. Pero si lo que perseguían era promover la polémica, salta a la vista que lo consiguieron, dando lugar a una controversia de efectos salutíferos, hoy en día algo atenuada pero no acabada,... es evidente que la ciencia necesita a veces que se alborote un poco el gallinero.

Pero, dejando aparte tácticas y finalidades, adelantaré que las ideas de Darwin, mucho más plurales y ricas de lo que se podría deducir a la vista de lo expuesto por Eldredge y Gould, resultaron tergiversadas al ser expuestas parcial, sesgada e incluso erróneamente. En cuanto a las atribuidas al acervo paleontológico⁵, unas estaban claramente contenidas en los textos e ilustraciones de algunos tratados de paleontología pero respondían, sin lugar a dudas, a simplificaciones didácticas, o al punto de vista de algunos paleontólogos anteriores a la síntesis evolutiva moderna, pero, en ningún caso, representaban puntos de vista generalizados y conscientemente aceptados por los paleontólogos desde el advenimiento de dicha síntesis. Además, y respecto a esta última, adoptaron una versión simplista e incompleta de las ideas difundidas por Mayr en numerosos trabajos y en su monumental síntesis de 1963 (1968), *Animal species and evolution*, sobre la estabilidad del fenotipo (consecuencia de lo que denominó “integración del genotipo”) y sobre su ruptura por especiación alopátrica o geográfica. Y digo simplista e incompleta porque, aparte de que Mayr aceptaba otros modos de especiación, como la cromosómica, lo denominado por Eldredge y Gould especiación geográfica era, en realidad, uno de los dos submodos reunidos por Mayr bajo ese nombre,

4) La expresión utilizada por Hecht y posteriormente por otros muchos autores, *straw man*, se traduce literalmente por hombre de paja, pero ese término tiene en español otro sentido, el de testafarro. Por ello he recurrido al argot del boxeo.

5) En un trabajo posterior (1974) Eldredge y Gould añadieron a la nómina del gradualismo filético “*their uncritical neontological colleagues who write chapters in texts dealing with evolution and the fossil record*”

concretamente el que este autor denominó posteriormente (1982), especiación peripátrica⁶ (las variantes alternativas del modo alopátrico se pueden englobar bajo la denominación de dicopátricas, Cracraft, 1984). Por otra parte Mayr, aunque reacio a aceptar que la especiación filética sea una verdadera especiación (término que, según él, debería reservarse para aquellos casos en que el número de especies aumenta) admitía la posibilidad de que los linajes puedan cambiar (transformación filética) sin que se produzca una especiación multiplicativa. Y las ideas de Mayr, aunque respetadas, no eran un artículo de fe entre los biólogos evolutivos partidarios de la síntesis moderna. Antes bien, ideas contrarias a las relativas a la estabilidad de la especie y a la especiación, en las que Eldredge y Gould cimentaron su modelo, eran mantenidas por otros padres de la síntesis. Así por ejemplo, la evolución cuántica de Simpson (1944), con sus pequeñas poblaciones totalmente aisladas, fue criticada por Wright (1945) y otro tanto ocurrió con las revoluciones genéticas de Mayr pues, como resumió este autor (1988, p. 461) frente a su afirmación, en 1954, de que la evolución más rápida tiene lugar en las islas periféricas (*peripheral isolates*), estaban las de Fisher (1930) y Wright (1931) - ambos por razones distintas- de que la evolución es más rápida en los grandes conjuntos de poblaciones parcialmente aisladas entre sí, idea ésta que fue adoptada por Dobzhansky (1937) y por la mayoría de los partidarios de la síntesis moderna antes de los setenta. El *phyletic gradualism*, despojado del *even* o *steady* que le asignaron Eldredge y Gould (lo que luego denominaré gradualismo filético s.l.) sería el modo de evolución más común de los linajes y no solo para Darwin, sino también para los partidarios de la síntesis moderna “clásica”, paleontólogos o no.

Ciertamente, ambos modelos daban lugar a dos interpretaciones radicalmente distintas de lo que, objetivamente, muestra el registro fósil en la mayor parte de los casos y, en el contexto actual, representan los dos extremos irreales (mucho más irreal el correspondiente al *phyletic gradualism*) de un abanico de posibles modos de repartirse las tasas evolutivas a lo largo de la historia de los linajes. Ahora bien, y tanto o más importante, ambos modelos en sus versiones modernas, despojados ya de aquellos aspectos que los convertían en caricaturas de los fenómenos reales -y de la virulencia y descomedimiento de los primeros tiempos de su discusión- son los puntos de partida para dos tipos distintos de explicaciones de los fenómenos macroevolutivos más llamativos: radiaciones adaptativas, tendencias evolutivas, formas pancrónicas, etc., pues uno presenta la macroevolución como un fenómeno con identidad propia, mientras que el otro la interpreta como una consecuencia de la microevolución.

Una disección de los modelos de Eldredge y Gould

Las denominaciones de los modelos

Es conveniente comenzar por discutir el significado literal de las expresiones utilizadas por Eldredge y Gould para denominar a sus modelos (para evitar tediosas repeticiones, siempre que cite a estos dos autores, por ese orden y sin fecha, me estaré refiriendo al trabajo de 1972). Comenzando por lo más sencillo, *punctuated* es un término cuya traducción plantea problemas, aunque su significado en inglés parece claro y adecuado para lo que trata de designar. El verbo *to punctuate* significa, aparte de poner los signos de puntuación en un

6) La expresión especiación cuántica, propuesta por Grant y utilizada por algunos autores, por ejemplo Stanley (1979), además de prioridad -pues data de 1963- tiene un magnífico pedigrí, pero prefiero no romper la larga retahíla de “pátricos” que, con sus diferentes prefijos, reflejan los distintos escenarios geográficos en que puede tener lugar la especiación; además, el término cuántico, aplicado a la evolución, tiene unas connotaciones (desequilibrio, cruce de un umbral, etc.) que pueden no concurrir en la evolución de una pequeña población aislada en la periferia de la distribución espacial de la especie.

escrito, interrumpir a intervalos (por ejemplo, en el *Webster's Third New International Dictionary, Unabridged, to break into or interrupt at intervals*) pero su equivalente español, puntuar, no tiene la segunda acepción (y, en cambio, tiene la de ganar puntos). No es adecuado traducir, en este caso, *punctuated* por puntuado ni denominar puntuacionistas (*punctuationists, punctuativists*) a sus defensores. Y lo malo es que ninguna traducción aplicable a la expresión completa, *punctuated equilibria*, es en sí suficientemente informativa y satisfactoria; optaré por la que me parece más sencilla, equilibrios intermitentes (partiendo de la definición de intermitente del *Diccionario de la Lengua Española de la R.A.E. (DRAE)*: aquello “*que se interrumpe o cesa y prosigue o se repite*”) aunque equilibrios discontinuos o equilibrios interrumpidos a intervalos serían también traducciones posibles. Sin embargo, me resisto a cambiarlo por evolución especiacional (*speciational evolution*) como quería Mayr (1992), pues la especiación puede tener lugar mediante modos no asociados al modelo de los equilibrios intermitentes en su versión inicial o en otras posteriores. Ni tampoco me parece adecuado hablar de modelo rectangular (Stanley, 1975) expresión que debería designar, en todo caso, a un modelo equivalente al de los equilibrios intermitentes, pero con especiación por salto.

Filético (del griego *phylon*, estirpe, casta) no se refiere en este contexto a la categoría taxonómica filo, sino al linaje. El término linaje, muy frecuente en la literatura sobre la evolución, tiene distintos significados, pues es utilizado para denominar secuencias continuas de entidades del mismo nivel (genes, células, especies biológicas, especies evolutivas e incluso taxones supraespecíficos) con relaciones de ascendencia-descendencia directas. Por ejemplo, Simpson (1944, p. 198) utilizó el término *phylum* para designar una secuencia directa de ancestrales y descendientes de cualquier nivel taxonómico. Yo voy a denominar linaje, exclusivamente, a una secuencia de bioespecies sucesivas, desde que comienza a individualizarse -aunque sus sucesivos componentes todavía no formen una especie distinta- hasta que se extingue o hasta que comienza a escindirse en dos futuros nuevos linajes⁷. Eldredge y Gould y Stanley (1979) utilizaron el término *lineage* de manera aparentemente similar a ésta. Aunque pueda parecer una aclaración innecesaria, prefiero recalcar que cuando utilizo el término filogenético me refiero a la generación de nuevos linajes (y a sus consecuencias), sea por escisión de uno precedente en dos nuevos, sea por gemación o por salto a partir de otro que continúa existiendo. Obviamente, y sin entrar en la discusión correspondiente, esto significa que, además de la especiación filogenética (esto es, la especiación en sentido estricto, o aditiva, o multiplicativa, o duplicativa, como queramos llamarla) acepto también la especiación filética.

En cuanto a *gradualism*, parece evidente que se debe traducir como gradualismo (de gradual más -ismo, un sufijo de sustantivos que indica doctrinas, escuelas, etc.), aunque ese vocablo no figure en el *DRAE*. El gradualismo filético mantendrá, por tanto, que los linajes evolucionan gradualmente, trasladándose el problema al significado de gradual. Según el *DRAE*, gradual es (aparte de su acepción litúrgica) lo “*que está por grados o va de grado en grado*”, y un grado es, en la acepción que aquí interesa, “*cada uno de los diversos estados, valores o calidades que, en relación de menor a mayor, puede tener algo*”. Según el

7) Utilizo la expresión “futuros nuevos linajes” porque el número de linajes incipientes que abortan antes de terminar la especiación, por extinción o por fusión al núcleo de la especie, puede ser incontable... de hecho cada subespecie geográfica o raza ecológica es un linaje incipiente. Nótese también que utilizo la expresión “escisión en dos nuevos”; un nuevo linaje podría surgir, a partir de otro precedente, por salto (por ejemplo, especiación a partir de un autopoliploide) o por gemación (por ejemplo, en una especiación peripátrica), no siendo lógico decir en tales casos que el linaje progenitor se ha extinguido (se ha pseudoextinguido) porque se ha dividido en dos.

Diccionario de uso del español de María Moliner, gradual “se aplica al aumento o disminución que se produce de manera continua, sin saltos bruscos”, a lo que añade “implica generalmente lentitud en la variación” (“generalmente”, no “siempre”). El *Webster's* incluye un significado de *gradual* similar al del *DRAE* y también lo define como: “moving, changing, or developing by fine, slight, or often imperceptible gradations or modulations”. A partir de estas definiciones -más otras que no transcribo, para no pecar de prolijo- se podrá decir que un cambio es gradual si, durante el tiempo en que transcurre, uno o varios caracteres del sujeto que cambia pasan de unos estados iniciales a otros finales a través de una serie de estados intermedios. Dado que, en el caso que nos ocupa, la entidad que cambia (población o especie) está formada por un conjunto de entidades de nivel inferior (organismos) y la transformación está ligada a la renovación de esas entidades, el proceso consistirá en una sucesión de cambios microdiscontinuos de, por ejemplo, los valores medios de los caracteres analizados, incluso si las observaciones están separadas por el mínimo cambio necesario⁸ para que se pueda hablar de renovación, con independencia de que los caracteres tengan variación continua o discontinua.

En este contexto, lo contrario de un cambio gradual es un cambio saltacional⁹, aquél en que se pasa de un estado a otro abruptamente, sin unos estados intermedios que, en sí, serían posibles (a bote pronto, repentino o instantáneo son sinónimos de saltacional, pero prefiero no utilizarlos porque implican duración, mientras que salto solo implica un cambio de estado o posición). La diferencia entre gradual y saltacional es equivalente a la que existe entre desplazarse caminando o saltando.

Según esto, se puede calificar de gradual al cambio de un carácter que acaece en los miembros de un linaje, o en los de dos partes separadas del linaje, si durante dicho cambio se pasa por valores o estados intermedios entre el inicial y el final del carácter en cuestión, con independencia de que el cambio sea rápido o lento¹⁰, de que tenga lugar continuamente o alternen intervalos de cambio con intervalos en que éste se detiene, y de que la tasa y sentido del cambio permanezcan constantes o varíen a lo largo de la historia del linaje. Si tales cambios resultan en fenómenos de especiación, filética o filogenética, podrá hablarse de especiación gradual. Pero también se puede calificar de gradual a la evolución de una pequeña población aislada cuyos organismos son suficientemente distintos, al cabo de unas cuantas generaciones, como para no cruzarse con los de otras poblaciones de la especie, constituyendo por tanto, a partir de ese momento, una nueva especie (especiación peripátrica, la responsable del cambio en los equilibrios intermitentes). Por ello, no es adecuado calificar de saltacional o de transiliente a un cambio gradual rápido, aunque ocurra tan deprisa que en unas pocas generaciones dé lugar a una nueva especie. Por el contrario, si una nueva especie se forma al nacer un organismo -o unos pocos- que está reproductivamente aislado del resto de los organismos de su población y de las otras poblaciones de la especie, la especiación sería saltacional, por pequeño que sea -si es que existe- el cambio morfológico asociado al salto.

Es evidente que, a la hora de distinguir si un cambio es saltacional o gradual, pueden surgir problemas derivados de la escala temporal a la que se observa y del espaciamiento de los

8) Por ejemplo, si el carácter se mide en el estado adulto, la llegada de un organismo al estado adulto, o la muerte de otro.

9) El término saltacional no existe oficialmente en español, pero es conveniente. Alternativamente, transiliente (del latín *transilio*, saltar de un lugar a otro) también podría ser adecuado.

10) Gradual y lento se asocian frecuentemente -por ejemplo, como ya cité, en el *María Moliner*; Darwin utilizó seis veces la expresión *slow and gradual* en la sexta edición de *El origen de las especies*, pero no asoció ninguno de los antónimos de *slow* con gradual. Sin embargo, tal asociación no es obligatoria.

datos. En efecto, si no se conoce su naturaleza y las observaciones están separadas por intervalos de tiempo inadecuadamente grandes, un proceso de cambio gradual puede ser interpretado como saltacional¹¹. Por el contrario, una sucesión de verdaderos saltos (no de estados intermedios) de pequeña envergadura puede simular un verdadero proceso gradual. Estos casos suponen una complicación epistémica, pero lo que dificulta la discusión aquí planteada no es esto, sino el que no haya acuerdo en cuanto a si el término saltacional (o sus equivalentes) se debe aplicar solamente a lo que se supone que realmente ocurre por saltos, o si también se puede usar para designar aquello que solo en apariencia ocurre por saltos, aunque haya motivos para pensar que es gradual. Por ejemplo, Mayr [1963 (1968)] diferenció la especiación instantánea, que incluiría a la resultante de los fenómenos de poliploidía y de macrogénesis (macromutaciones, los monstruos con porvenir de Goldschmidt) de la especiación gradual, que abarcaría a los demás modos de especiación filogenética (incluida la peripátrica). Por el contrario Levinton (1982) indicó que los *punctuativists* (acaudillados por Eldredge, Gould y Stanley) pretendían que el énfasis en la evolución gradual había forzado a los biólogos evolutivos a ignorar la naturaleza saltacional del cambio evolutivo... mientras que ellos consideraban que el proceso de la especiación es la causa de todos los cambios, generalmente en *saltatory jumps*. Los saltos de Mayr son, por tanto, reales y los de Levinton aparentes, pues los tres autores por él citados defendían, al menos en sus planteamientos iniciales, el modelo peripátrico.

En función de lo hasta ahora expuesto, bajo el paraguas del gradualismo se pueden incluir, entre otras teorías, la síntesis moderna, dado que sus arquitectos rechazaron categóricamente las teorías mutacionistas-saltacionistas e insistieron en el carácter gradual de la evolución (véase, por ejemplo Mayr, 1982, p. 567). Por otra parte, atendiendo al significado literal de los términos utilizados por Eldredge y Gould, la expresión gradualismo filético podría albergar todas las combinaciones de tempos y modos evolutivos que pueden caracterizar los modelos necesarios para encuadrar los distintos tipos de historias evolutivas de los linajes, reales o imaginarias, con tal de que en ellas no intervengan fenómenos saltacionales. Es necesario, por tanto, concretar tempos y modos en la historia del linaje, existiendo cuatro alternativas básicas en función de la continuidad del cambio y de la constancia de la tasa del cambio (tabla 1). La modalidad **a1** es, como después se verá, la asignada por Eldredge y Gould a la versión original del gradualismo filético, mientras que, hoy en día (gradualismo filético s.l.), se suele contemplar ese modelo como una expresión de la modalidad **b2**. El modelo de los equilibrios intermitentes es, en su versión original, un caso particular de **b2**, con un rápido cambio gradual concentrado en un único episodio situado al comienzo de la historia del linaje, permaneciendo éste en estasis durante el resto de su historia salvo, quizás, en el momento en que entra en contacto con la especie de que deriva (desplazamiento de caracteres). Otras versiones posteriores del modelo concentran el cambio en un único salto inicial (en cuyo caso no se puede hablar de un modelo gradualista) y otras no requieren la estasis total tras el intervalo de cambio rápido inicial, lo que lo convierte en un modelo más creíble.

Especies, poblaciones e ínsulas

Aunque lo que sigue es una cuestión menor, apuntaré que hay una serie de incoherencias terminológicas en lo que se refiere a especies, poblaciones e ínsulas periféricas, que comienzan a saltar a la vista cuando se comparan las dos series de afirmaciones relativas al

11) Las posturas saltacionistas, aceptadas por algunos paleontólogos y no mal vistas por otros hasta los ataques de Simpson (1944 y siguientes) tuvieron aquí precisamente su origen.

modo de aparición de las nuevas especies en uno y otro modelo (p.89 y p. 96, aquí tabla 2), realizadas por Eldredge y Gould para caracterizar ambos modelos y, también, para poner de manifiesto en qué se diferencian, puesto que cada afirmación de una serie tiene su correlato en la otra.

a) El cambio es continuo, sin interrupciones, durante toda la historia del linaje	a1) La tasa de cambio permanece constante durante toda la historia del linaje
	a2) La tasa de cambio, sin ser cero en ningún momento, varía a lo largo de la historia del linaje
b) En la historia del linaje hay intervalos de tiempo durante los que cambia e intervalos de tiempo durante los que permanece en estasis	b1) La tasa de cambio permanece constante durante los intervalos de tiempo en que no hay estasis
	b2) La tasa de cambio varía durante los intervalos en que no hay estasis

Tabla 1. Tipos de cambios graduales en función de la continuidad del cambio y de la constancia de la tasa de cambio.

Phyletic gradualism	Punctuated equilibria
1 New species arise by the transformation of an ancestral population into its modified descendants.	1 New species arise by the splitting of lineages.
2 The transformation is even and slow.	2 New species develop rapidly.
3 The transformation involves large numbers, usually the entire ancestral population.	3 A small sub-population of the ancestral form gives rise to the new species.
4 The transformation occurs over all or a large part of the ancestral species' geographic range.	4 The new species originates in a very small part of the ancestral species' geographic extent-in an isolated area at the periphery of the range

Tabla 2. Afirmaciones de Eldredge y Gould sobre ambos modelos.

Según la primera de la serie de afirmaciones relativas al modelo del gradualismo filético, las nuevas especies surgen por transformación de una población ancestral en sus descendientes modificadas. ¿Qué querían decir con ello? En principio, y dado el contexto del artículo, es de suponer que con el término población se estaban refiriendo a un grupo de organismos de la misma especie, que viven al mismo tiempo en una localidad, y que se cruzan entre sí más frecuentemente que con los organismos de otras poblaciones -y, por tanto, de otras localidades- de la misma especie. De hecho indicaron, en otro lugar, que las ínsulas periféricas (*peripheral isolates*) son poblaciones pequeñas y aisladas, localizadas en el margen del área ocupada por la especie. Por tanto, cuando en la afirmación tercera y en otras tres ocasiones -todas referidas al gradualismo filético- aparecen asociados los términos *population* y *entire* [Citas, 1], se estarían refiriendo a la transformación de una población completa y la especiación peculiar de los equilibrios intermitentes, la rápida transformación de una ínsula periférica sería, para ellos, un caso particular de gradualismo filético.

Sin embargo, partiendo de la base de que el término “transformación” debieron tomarlo de Mayr, [1963 (1968), o de otro trabajo anterior]¹², y dado que este autor incluyó la “transformación de las especies (especiación filética)”, entre los modos posibles de originarse las especies (tabla XV-I y texto correspondiente), me inclino a suponer que con la expresión “*an ancestral population*” no se referían a una población, sino a toda la especie (o a un amplio conjunto de poblaciones de la especie, dado lo que expondré más adelante). Abundando en esta interpretación, en la cuarta de la serie de afirmaciones relativas al gradualismo filético indicaron que la transformación tiene lugar en toda o en una gran parte de la extensión geográfica de la especie y, en otro lugar, que las especies son poblaciones [Citas, 2], no conjuntos o grupos de poblaciones. Según esto, la *entire population* sería la especie, la *local population* la población y en los lugares en que indicaron *population(s)*, sin más, hay que extraer del contexto a qué se estaban refiriendo.

Atendiendo ahora a la serie de afirmaciones relativas al modelo de los equilibrios intermitentes, la aparición de las nuevas especies tendría lugar, exclusivamente, según un modo concreto de especiación filogenética, la peripátrica y, tanto por exclusión como explícitamente (pp. 92-93), bajo su prisma se rechazaría la existencia de cambios fuera del intervalo de tiempo en que aparece el linaje y, por tanto, la especiación filética y la necesidad o la conveniencia de separar especies sucesivas (crucespecies) dentro de un linaje. Conviene matizar que, dado el modo de especiación adoptado para el modelo, habría sido más adecuado el término gemación que el de división (*splitting*), pero esto es *peccata minuta*. Pero de nuevo se tropieza con la terminología, cuando se refieren a “*a small sub-population*”. En principio, esto parece coherente: si a las especies las llamaban poblaciones, a las poblaciones habría que denominarlas subpoblaciones. Pero, con independencia de que este término no me parezca muy feliz, la inconsistencia terminológica continúa pues, para referirse a lo mismo, Eldredge y Gould unas veces utilizaron el término subpoblación y otras el de población [Citas, 3].

La especiación en uno y otro modelo

Dejando ya las cuestiones terminológicas, cuando se comparan, sin más, las primeras afirmaciones de la dos series (tabla 2) surge una duda: si las especies aparecen en el modelo del gradualismo filético por especiación filética y en el de los equilibrios intermitentes por uno de los modos posibles (el peripátrico) de especiación filogenética, y si eso diferencia a ambos modelos, ¿es que el modelo del gradualismo filético no contempla la aparición de nuevas especies por división de linajes? De ser así, y si el gradualismo filético refleja el modo de pensar de Darwin y de los paleontólogos, resultaría que Darwin no creía en la evolución ramificada y que la paleontología, antes de 1972, era el reducto de un conjunto de lamarckistas irredentos, convencidos de que los linajes se transforman indefinidamente, sin dividirse.

Ciertamente, lo anterior es una interpretación tan literal como maligna, pues Eldredge y Gould indicaron, en otro lugar, que Darwin había reconocido que las nuevas especies pueden surgir por evolución filética y por división de un linaje (especiación) pero que embrolló esta distinción, realizando la mayor parte de su discusión en términos de gradualismo filético [Citas, 4] y que veía la división de los linajes como un proceso en gran parte simpátrico¹³

12) Que a su vez, según indicó en la p. 437, lo tomó de Romanes, 1897.

13) Que el proceso sea simpátrico no parece que significara, para Eldredge y Gould, que la división de los linajes sea el resultado de lo que normalmente se entiende por especiación simpátrica, sino que con ese término se referían a que la especiación tiene lugar en el área ocupada primitivamente por el linaje (la especie) y no en su periferia, según se deduce de trabajos posteriores de ambos autores o de Gould solo.

[Citas, 5]. En cuanto a los paleontólogos, conocerían la teoría de la especiación alopátrica pero la interpretaban en términos de gradualismo filético, como el resultado de la escisión de un linaje en dos que se transforman divergentemente (*slow and steady*, ver el siguiente epígrafe) [Citas, 6] como quedaría ilustrado en una figura (fig. 5-3, p. 95) que tomaron de un libro de texto de Moore *et al.* de 1952, en la que se observa como divergen dos linajes, procedentes de la división de otro anterior, ambos evolucionando con la misma tasa pero en sentido contrario.

En fin, en lo que respecta a las afirmaciones que Eldredge y Gould refirieron en tercero y cuarto lugar, las tocantes a los equilibrios intermitentes apuntan, sin lugar a dudas, a las ínsulas periféricas, mientras que las relativas al gradualismo filético, interpretadas de acuerdo con lo expuesto anteriormente, se aplicarían a la totalidad de la especie en el caso de una especiación filética y a una especie dividida en dos amplios y divergentes conjuntos de poblaciones en el caso de una especiación filogenética.

Adaptacionismo

Conviene destacar, en función de sesgos posteriores, que el modelo de los equilibrios intermitentes era, en su primera versión, totalmente adaptacionista, tanto por la naturaleza de la especiación [Citas, 7] como por el papel de la selección estabilizadora en la determinación de la estasis [Citas, 8].

Estasis

Aunque la permanencia en estasis del linaje tras su individualización era el elemento más novedoso de su propuesta, Eldredge y Gould no definieron en qué consistiría exactamente la estasis aunque, a partir de lo expuesto explícitamente por Eldredge (1971) y de la sentencia transcrita en Citas, 9, se puede conjeturar que pensaban en una estasis de los caracteres que permiten distinguir al linaje.

Evidentemente esto implica que, entre los valores o estados de un carácter específicos de un linaje y los de su antecesor o su descendiente, tiene que haber una discontinuidad y que, aunque en una muestra pueda haber organismos de uno o de ambos linajes, no deberán encontrarse en dicha muestra organismos con los valores o estados intermedios entre los de los dos linajes, salvo en aquellas que procedan del intervalo de tiempo y lugar del espacio en que tuvo lugar la aparición del descendiente.

Ahora bien, de acuerdo con lo que expuso Eldredge (1971) otros caracteres podrían no permanecer en estasis, lo que plantea un problema de difícil solución en muchos casos: por qué unos y no otros, problema que no voy a tratar aquí, pues se sale de los límites que me he impuesto, aunque no me resisto a decir que, a lo mejor (o a lo peor), adaptando la frase lapidaria de Regan, (1926, *In* Imbrie, 1957) a este contexto, los caracteres específicos son aquellos que un especialista dice que son específicos. Pero, bromas -o no- aparte, quizás la solución resida en distinguir, con Levinton (1983) la estasis de caracteres (el cambio evolutivos de los caracteres en una sección geológica es, es general, mínimo) de la estasis de especies¹⁴ (el cambio evolutivo es mínimo porque la morfología típica de la especie solo puede ser alterada durante la especiación) y adoptar esta última, aunque dado que, según Levinton, implica la estasis de todos los caracteres, mucho me temo que el modelo de los equilibrios intermitentes se puede quedar huero de ejemplos.

Sin entrar ahora en la discusión posterior a 1972 sobre las causas de la estasis, Eldredge y Gould reconocieron dos posibles: el efecto homogeneizador del flujo genético -la preferida

14) Aunque más preciso y menos comprometido sería hablar de estasis de linajes.

por Mayr, 1963 (1968)- y los fenómenos homeostáticos (Lerner, 1954) a nivel de individuo (homeostasis del desarrollo, aunque preferible sería utilizar el término homeorresis de Waddington, 1957) y a nivel de población (homeostasis genética), ambos determinados por la selección estabilizadora debida a la superioridad de los fenotipos intermedios; estos fenómenos homeostáticos serían la causa esencial de la estasis si, siguiendo a Ehrlich y Raven (1969) la importancia del flujo fuera menor de lo normalmente supuesto.

Slow y even o steady

Es evidente que tanto Darwin como los paleontólogos, suponiendo el primero, interpretando sus datos los segundos, contemplaban la transformación filética de los linajes como una certeza, pero ¿hasta que punto es cierto lo que expusieron Eldredge y Gould respecto a la visión de uno y otros sobre el tempo de la transformación de los linajes? Pero antes es necesario destacar que, aunque los registros fósiles de baja resolución muestran linajes que permanecen en estasis o que cambian, siempre en el mismo sentido o con un número limitado de cambios de sentido, los estudios de registros fósiles de alta o muy alta resolución, realizados con posterioridad a 1972, ponen de manifiesto, sin excepción, constantes fluctuaciones en el sentido del cambio y en las tasas de cambio de los valores analizados. Estos resultados, que están en consonancia con los suministrados por los estudios neontológicos de poblaciones naturales o de laboratorio, desarrollados a la escala temporal humana, tienen una consecuencia obvia: las tasas de cambio bruto son muchísimo más altas que las tasas de cambio neto, independientemente de que se calculen para toda la historia de un linaje o para un intervalo de la misma. La existencia de tales fluctuaciones fue supuesta por Eldredge y Gould para los linajes en estasis [Citas, 10], pero no hay ninguna sentencia equivalente para el caso de un linaje que experimentara un cambio filético.

Respecto a la velocidad de los cambios, en el segundo par de afirmaciones (tabla 2) se dice que la transformación es lenta en un modelo y que la especiación es rápida en el otro. La tasa media de cambio neto, con independencia de que la evolución transcurra según uno u otro modelo, tendrá exactamente el mismo valor si se calcula para toda la historia de un linaje, a partir de los valores inicial y final de un carácter y del intervalo de tiempo que los separa; en cuanto a la tasa bruta, en principio no hay motivos para pensar que sea más grande en uno de los dos modelos. Pero si, como pretende el modelo del equilibrio intermitente, todo el cambio neto que experimenta un carácter a lo largo de la historia del linaje se concentra en su fase inicial, permaneciendo el resto de dicha historia en estasis, la tasa de cambio neto de cualquier linaje durante ese intervalo será mucho más rápida que si, en el linaje en cuestión, hubiera cambio neto antes y después de completarse la especiación. Las afirmaciones respecto a la lentitud y rapidez en ambos modelos son, por tanto, simples consecuencias del modo en que se distribuye el cambio en uno y otro, siendo tal distribución lo que hay que discutir.

Más problemas se plantean en relación con el término *even*, sustituido por *steady* en otros lugares del texto, y aplicado por Eldredge y Gould al gradualismo filético. Ambos adjetivos, que parecen ser sinónimos bastante exactos, tienen dos grupos de significados aplicables a los cambios (Collins, Webster, Oxford): continuo, ininterrumpido, constante (es decir, que no cesa de tener lugar) por una parte, regular, uniforme (es decir, que mantiene la misma tasa y sentido a lo largo del tiempo) por otra. De este modo, esos adjetivos tanto pueden indicar que el cambio evolutivo del linaje tiene lugar incesantemente, sin interrupciones, como que su tasa y sentido son invariables... o ambas cosas, como se deduce de las ilustraciones de la evolución por la vía del gradualismo filético que pusieron como modelos (la ya citada figura 5-3, y la fig. 5-2, p. 89, tomada también de Moore *et al.*, 1952). Las figuras en cuestión

muestran que el cambio se produce constantemente, sin interrupciones y siempre en el mismo sentido y, para que no existan dudas respecto a que concebían así el gradualismo filético, afirmaron que el mecanismo del cambio gradual unidireccional es la ortoselección, generalmente percibida como un ajuste constante a un cambio unidireccional del medio [Citas, 11] y, algo más adelante, respecto a la constancia del cambio que, en una sección, una o más variables deben cambiar de muestra a muestra [Citas, 12].

En cuanto a la uniformidad de la tasa de cambio, los valores medios de la estructura que se transforma en el tiempo quedan unidos en las figuras por una recta, lo que implica que, además de producirse el cambio ininterrumpidamente, su tasa es constante. Y, refiriéndose a la taxonomía de los equinodermos, indicaron (p. 110) que la presencia de veintiuna clases en el Ordovícico, varias con cinco o menos géneros, implicaría, extrapolando de acuerdo con el modelo del gradualismo filético, un antecesor común precámbrico incómodamente remoto y un registro fósil muy incompleto de esas clases con pocos géneros.

La cuestión a plantearse no es si, realmente, Darwin y los protopartidarios del gradualismo filético contemplaban el cambio evolutivo como un fenómeno que tiene lugar constante y uniformemente pues, como luego pondré de manifiesto, ni uno ni otros pensaban de esa manera. La cuestión es si Eldredge y Gould perpetraron la caracterización del gradualismo filético de esa manera tan rígida y ficticia, obedeciendo a la estrategia del “paquete”, o realmente pensaron que era así como imaginaban la evolución Darwin y los paleontólogos, transformando en desaforado gigante lo que en realidad era un razonable molino de viento. Adelantaré, parafraseando el tan citado texto de la carta de Huxley a Darwin de 23 de noviembre de 1859¹⁵, que Eldredge y Gould, sea por uno u otro motivo, se cargaron con una dificultad innecesaria al definir el gradualismo filético como lo hicieron... Si, simplemente, hubieran dicho que en el modelo del gradualismo filético el cambio se distribuye a lo largo de la historia del linaje, en lugar de concentrarse en el tiempo de la especiación, sin aludir a continuidad y/o uniformidad, habrían enfrentado dos modelos razonables y evitado discusiones innecesarias.

La presunción de la unicidad del modelo de los equilibrios intermitentes

Es de justicia reconocer que, en contra de lo que algunos autores aseveraron en los años siguientes, Eldredge y Gould no afirmaron que la evolución nunca procede según el modelo “enemigo”, sino que unos casos documentados se explican mejor mediante los equilibrios intermitentes [Citas, 13], mientras que otros son el resultado de la interpretación de unos datos insuficientes con unas ideas preconcebidas [Citas, 14] (una acusación fácilmente reversible) y que, en cualquier caso, no hay evidencias suficientes para mantener uno u otro modelo [Citas, 15], aunque mostraron su inequívoco convencimiento de que el equilibrio intermitente es la pauta predominante de la evolución.

La relevancia de los datos paleontológicos

Una cuestión de lo más sorprendente sobre la que, sin embargo, los paleontólogos no hicieron toda la sangre que sería esperable (y que fue acogida con regocijo por algunos neontólogos), está contenida en dos afirmaciones [Citas, 16] en las que se rechaza la posibilidad de someter a prueba los modelos con los datos paleontológicos.

Evidentemente, estas aseveraciones entran en clara contradicción con los esfuerzos posteriores de Eldredge y Gould [por ejemplo, Gould y Eldredge, 1977, o Gould, 2002

15) ... you have loaded yourself with an unnecessary difficulty in adopting ‘*Natura non facit saltum*’ so unreservedly (<http://www.darwinproject.ac.uk/darwinletters/calendar/entry-2544.html>)

(2004)] por reunir casos de registros fósiles acordes con el modelo de los equilibrios intermitentes o que pueden ser reinterpretados desde su óptica. Para someter a prueba directamente la hipótesis de que un linaje concreto ha permanecido en estasis a lo largo de su historia o ha cambiado y, en tal caso, de cómo lo ha hecho, no hay otra alternativa que un buen registro fósil, pues los datos de laboratorio, los de campo y los históricos, abarcan períodos de tiempo mucho más cortos. Y la evaluación de la importancia de las versiones razonables de ambos modelos (esto es, olvidando el absurdo *even* o *steady* y aceptando la posibilidad de una cuasiestasis en lugar de estasis) en un determinado grupo de organismos dependerá, esencialmente, de esos linajes con buen registro, dadas las incertidumbres que pueden plantear las pruebas indirectas, como las propuestas por Stanley (1975).

Sin embargo, y refiriéndose a la especiación, hicieron otra afirmación [Citas, 17] que también fue protestada pero que, si se lee con la conveniente atención, es totalmente razonable (al César lo que es del César), pues se refiere, exclusivamente, a la imposibilidad de estudiar los mecanismos de la especiación (esto es, los que originan el aislamiento reproductivo) ya conocidos, o poner de manifiesto otros, anteriormente desconocidos, desde el registro fósil... los fósiles no se reproducen.

Las consecuencias de los modelos

A las dos series de afirmaciones a que me vengo refiriendo seguían sendas predicciones sobre lo que debería mostrar el registro fósil y las correspondientes explicaciones de lo que muestra (p.89 y p. 96, aquí tabla 3), ambas lógicas a la luz de sus respectivos modelos. El registro fósil debería mostrar serialmente, según el modelo del gradualismo filético, todos los estados intermedios entre una especie y su descendiente, así que las interrupciones de la secuencia se deberían a imperfecciones del registro. Por el contrario, de acuerdo con el modelo de los equilibrios intermitentes sería muy difícil encontrar tal secuencia de formas intermedias porque habrían existido durante un intervalo de tiempo muy pequeño, en un área de reducidas dimensiones y serían relativamente escasos los individuos involucrados en ella; de ese modo, la brusca aparición de una especie en el registro, sin intermedios con su supuesto antecesor, no se debe a deficiencias del registro sino a la migración de la nueva especie, ya individualizada, desde la ínsula periférica en que evolucionó. Pero las migraciones también pueden explicar las discontinuidades del registro en el caso del gradualismo filético s.l.; de hecho fueron invocadas con ese fin en el contexto de la teoría sintética “clásica”, como después veremos.

Ya indiqué que Eldredge y Gould, en su artículo de 1972, partían de unos postulados totalmente adaptacionistas, pues aunque las especiaciones, extendiendo una idea de Wright, serían aleatorias respecto a las tendencias filogenéticas del clado (del mismo modo que las mutaciones lo son respecto al sentido de la selección natural) cada especiación sería la consecuencia de la adaptación de la ínsula periférica a las condiciones locales. En cuanto a las tendencias filogenéticas del clado, serían generadas por la colonización del subconjunto de nuevas condiciones locales favorables a los miembros de los sucesivos linajes del clado y reflejarían el éxito diferencial de las especies que presentan cambios morfológicos en un determinado sentido. Según Stanley (1979) el esquema que presentaron para figurar esta idea (fig. 5-10) ilustraría una tendencia filogenética resultante de sucesivos fenómenos de especiación dirigida *sensu* Grant (1963); sin embargo, también podría interpretarse como el resultado de una selección de linajes incipientes, a la vista del texto de Eldredge y Gould.

Darwin y los equilibrios intermitentes

¿Fueron fielmente interpretadas las ideas de Darwin por Eldredge y Gould? ¿Dijo Darwin realmente lo que Eldredge y Gould le endosaron? En años posteriores, varios autores pusieron de manifiesto que el gradualismo filético sería, a lo sumo, una visión incompleta y en parte errónea de las ideas de Darwin sobre algunos aspectos del tempo y el modo de la evolución, y que los fenómenos distintivos del modelo de los equilibrios intermitentes estaban contemplados, explícitamente, en *El origen de las especies*. Así, por ejemplo, Darwin no imaginó la evolución como un proceso de constante cambio, puesto que se refirió a la existencia de períodos de estasis (Gingerich, 1976, 1984; Huxley, 1982; Levinton, 1982, Penny, 1983), aludió al escaso tiempo en que podría formarse una nueva especie (Huxley, 1982; Levinton, 1982, Penny, 1983) y explicó las faltas de transiciones entre especies como una consecuencia de la especiación en una sola localidad y posterior migración y remplazamiento de la especie progenitora por la descendiente (Huxley, 1982). Destaca al respecto un trabajo de Rhodes (1983) en el que realizó un análisis pormenorizado de lo que dijo Darwin sobre los aspectos básicos de los modelos de Eldredge y Gould. Más aún, Rhodes (1987) también mostró que, según se desprende de sus cuadernos de notas sobre la transmutación de las especies (1837-1839), Darwin concibió inicialmente la evolución de manera parecida a la propuesta por el modelo de los equilibrios intermitentes, con estasis y especies formándose rápidamente. Sin embargo, en las primeras ediciones de *El origen de las especies* no insistió demasiado en estos aspectos (aunque los puso de manifiesto), sea porque, en el ínterin, se había convencido de la menor importancia de los mismos y no cambió de parecer hasta que los argumentos de Falconer le indujeron a pensar de otra manera, sea por razones estratégicas, para evitar que fueran utilizados como argumentos por los catastrofistas o por los partidarios de la inmutabilidad de las especies. En cualquier caso, dado que el trabajo de Eldredge y Gould se refería a los contenidos de *El origen de las especies*, es innecesario examinar aquí la evolución de las ideas iniciales de Darwin sobre la evolución, por fascinante que sea el tema.

Phyletic gradualism	Punctuated equilibria
1 Ideally, the fossil record for the origin of a new species should consist of a long sequence of continuous, insensibly graded intermediate forms linking ancestor and descendant.	1 In any local section containing the ancestral species, the fossil record for the descendant's origin should consist of a sharp morphological break between the two forms. This break marks the migration of the descendant, from the peripherally isolated area in which it developed, into its ancestral range. Morphological change in the ancestor, even if directional in time, should bear no relationship to the descendant's morphology (which arose in response to local conditions in its isolated area). Since speciation occurs rapidly in small populations occupying small areas far from the center of ancestral abundance, we will rarely discover the actual event in the fossil record.
2 Morphological breaks in a postulated phyletic sequence are due to imperfections in the geological record.	2 Many breaks in the fossil record are real; they express the way in which evolution occurs, not the fragments of an imperfect record. The sharp break in a local column accurately records what happened in that area through time.

Tabla 3. Consecuencias relativas al registro fósil de ambos modelos, según Eldredge y Gould.

Gould y Eldredge (por ejemplo, en 1983, en una contestación a un artículo de Penny en la misma revista y año) se defendieron diciendo que no se puede hacer historia (en este caso juzgar las ideas de Darwin) a base de notas a pie de página y exposiciones incidentales de las últimas ediciones que contradicen los contenidos de las primeras. Pero, como mostraré en los siguientes epígrafes, éste no es el caso, pues tanto las bases del modelo de los equilibrios intermitentes como las ideas opuestas a las que, en relación al gradualismo filético, ellos achacaron a Darwin, estaban ya presentes en la primera edición de *El origen de las especies*, aunque algunas fueran expuestas con más énfasis en ediciones posteriores. Por tal motivo, cuando convenga citaré párrafos de la sexta edición y, si existen, los correspondientes de la primera.

Sin embargo, algunos autores han dado crédito al sambenito que Eldredge y Gould le colgaron a Darwin, pese a la claridad de los argumentos de los autores previamente citados. Por ejemplo, Ridley (1980) manifestó que Darwin creía que la evolución procede con una tasa bastante constante y que la evolución sería un fenómeno gradual para Darwin y no gradual para Eldredge y Gould. Lo primero es, como después veremos, una deficiente lectura de *El origen de las especies* y lo segundo una confusión de lo que significa gradual. Peor es, quizás, lo que trasluce una figura de un libro reciente de Prothero¹⁶ (2007, fig. 3.9) en la que se compara el gradualismo filético (*inherited from Darwin*, sic) con el equilibrio intermitente. En ella se ilustran ambos modelos mediante representaciones inspiradas en las ya citadas figuras del libro de Moore *et al.* de 1952. En la correspondiente al gradualismo filético, un híbrido de las reproducidas por Eldredge y Gould en sus figuras 5-2 y 5-3, se muestran series de distribuciones normales de frecuencias absolutas, todas de casi igual forma y tamaño, dispuestas de forma estrictamente rectilínea, lo que implica, como ya hemos visto, que el cambio es continuo y que su tasa y sentido en cada linaje es constante. Nada habría que objetar a esta representación, aparte de su carácter obsoleto, si la correspondiente al equilibrio intermitente hubiera seguido la misma pauta, con las campanas de Gauss distribuidas en series rectilíneas paralelas al eje del tiempo como en las figuras originales de Eldredge y Gould (5-4 y 5-8 del trabajo de 1972), pero Prothero optó por una penosa trampa, burdamente subliminal: las campanas de la especiación peripátrica son más pequeñas (razonable, pues son frecuencias absolutas de pequeñas poblaciones), pero las correspondientes a los linajes establecidos, aparte de más variables en forma y tamaño que las del gradualismo filético, siguen una traza en zigzag, ausente en las figuras de Eldredge y Gould... poner al día la ilustración de un modelo y dejar al otro en una versión anticuada no es jugar limpio.

El concepto de especie de Darwin

Para comenzar, se puede inquirir cómo imaginaba Darwin el transcurso de los fenómenos de especiación. Concretamente, si se despoja a los modelos de especiación actualmente en liza de los aspectos genéticos, evidentemente desconocidos por Darwin, ¿cuáles estarían presentes en sus escritos o, al menos, serían aceptables de acuerdo con sus ideas? Pero para tratar de contestar esta cuestión, lo primero a tener en cuenta es que, como puso de manifiesto Mayr (1959) en un trabajo sobre el papel del aislamiento geográfico en la especiación, Darwin concebía la especie como un conjunto de límites arbitrarios¹⁷, formado por organismos parecidos [Citas, 18]. Éste podría ser el punto de vista de un nominalista que, negando la realidad de la especie, reconociera la necesidad de clasificar los organismos en especies, por

16) Un hinch de Eldredge y Gould, a los que dedicó el libro en cuestión

17) En el tiempo, respecto a su antecesora filética, o en un momento del tiempo, respecto a su progenitora filogenética, si ésta no se ha extinguido, o respecto a su especie hermana.

razones operativas. Pero si Darwin hubiera pensado que las especies no son reales ¿cómo podría haber afirmado que se transforman o que se extinguen? Darwin no era contrario a la existencia de las especies, sino a la existencia de esencias (Stamos, 1996); no era nominalista, pero tenía que rechazar el realismo de las ideas, incompatible con el evolucionismo [Citas, 19]. Para Darwin los seres vivos forman parte de especies, aunque los límites entre las mismas a veces no estén claros, tanto por la falta de un criterio objetivo que permita reconocerlas inequívocamente en todos los casos, como porque, trasladando sus ideas a la terminología actual, durante la especiación filogenética hay una etapa durante la cual una especie no está claramente diferenciada, sea de su especie hermana cuando la especie parental se divide en dos, sea de la especie parental cuando ésta no cambia. Y, en el caso de una especiación filética, el límite entre especies sucesivas es, necesariamente, arbitrario. Para mostrar esa arbitrariedad o falta de definición de los límites, insistió, a lo largo del epígrafe *Doubtful Species* del Capítulo II, en tres razones que apoyarían la idea de una etapa en la diferenciación de las especies durante la cual hay, entre ellas, gradaciones sin saltos: a) la existencia de formas intermedias entre las variedades de una especie, b) la frecuencia de los casos en que no hay acuerdo entre los especialistas respecto a si determinados grupos que se pueden diferenciar son variedades de una especie o especies distintas y c) los casos en que los especialistas clasifican como variedades de una especie a grupos entre los que no hay formas intermedias, porque piensan que éstas existen en alguna parte, o existieron antes, aunque ya no estén presentes.

¿Por qué Darwin insistió en la existencia, entre las especies actuales, de todos los grados de diferenciación imaginables y destacó los casos en que no hay discontinuidades entre especies actuales estrechamente emparentadas? Saltos por una parte y cambios graduales por otra, son las características que, en primera instancia, se pueden extrapolar para el devenir de la evolución a partir de la naturaleza actual, dependiendo de que se observen saltos o gradaciones continuas entre las especies próximas. Ahora bien, mientras que los saltos entre las especies actuales se pueden justificar también mediante la extinción de las formas intermedias, las gradaciones continuas no tienen explicación en un contexto saltacional. Entonces, si las especies próximas estuvieran siempre perfectamente separadas por discontinuidades, sin mostrar transiciones de ningún tipo, el fenómeno podría ser interpretado como el resultado de una evolución siempre saltacional, pero esto también sería lo esperable según las ideas -creacionismo, fijismo, catastrofismo- que Darwin debería combatir para implantar las suyas. Por el contrario, sería difícil conciliar las posturas antievolucionistas con la observación de gradaciones continuas, sin saltos, entre especies próximas, que solo podrían corresponder, potencialmente y en un contexto evolucionista, a situaciones tempranas en el curso de los procesos de especiación, cuando todavía no han desaparecido las formas intermedias entre las especies en cuestión. Darwin por tanto, estaba tratando de eliminar o, al menos, de minusvalorar -conscientemente o no- cualquier argumento que pudiera ser esgrimido por el esencialismo no creacionista o por los distintos tipos de creacionismo (bíblico, o continuo al modo de Lyell, o catastrofista como el defendido por algunos seguidores de Cuvier).

¿Cómo, entonces, se pueden reconocer las especies? Para Darwin, la presencia de una solución de continuidad entre las morfologías de dos conjuntos de organismos constituye el mejor criterio para afirmar que son especies y no variedades, pero esa discontinuidad no es suficiente, puesto que si dos formas difieren muy poco son clasificadas como variedades, aunque entre ellas no existan formas intermedias. Lo que realmente distingue dos especies es

una cierta cantidad de diferencia, que no puede ser definida, así que las especies solo pueden ser diferenciadas inequívocamente en aquellos casos en que hay discontinuidades y distancia morfológica neta [Citas, 20] pero, después de todo, esos son los criterios que en la práctica suelen utilizar los neontólogos¹⁸ y que, obligatoriamente, deben seguir los paleontólogos.

En cualquier caso, parece claro que Darwin no contemplaba al aislamiento reproductivo como el elemento clave de la individualidad de las especies. Así, en otro párrafo del epígrafe *Doubtful Species*, citó el criterio, propugnado por Walsh¹⁹, de distinguir las variedades de las especies en los insectos fitófagos de una localidad, que se alimentan de plantas distintas y muestran ligeras diferencias, en función de que se pueda o no suponer que se cruzan libremente. Frente a esta propuesta, Darwin expresó implícitamente su desacuerdo, pues las diferencias entre estos insectos se deberían a que cada uno lleva comiendo mucho tiempo en la misma planta²⁰, no existiendo ya formas intermedias entre ellos y habiéndose perdido, por tanto, el mejor criterio para separar variedades y especies. Esto solo puede significar que para Darwin, como ya indiqué en el párrafo anterior, la ausencia de formas intermedias no es suficiente para afirmar que las formas en litigio son especies y no variedades pues, a continuación, indicó que este problema también surge cuando se estudian organismos que habitan islas o continentes distintos [Citas, 21]; más explícitamente, en otro lugar indicó que la fertilidad no es un criterio fundamental para distinguir variedades y especies [Citas, 22], aunque generalmente se clasifique como especie independiente cualquier variedad, si se prueba que tiene algún grado de aislamiento reproductivo con el resto de la especie [Citas, 23].

¿Por qué Darwin no adoptó un criterio que conocía y que, hoy en día, parece tan evidente? Pudiera ser que, preocupado esencialmente por el problema de justificar que las especies cambian, no prestó mucha atención al problema taxonómico y conceptual del qué diferencia a las especies, o no fue capaz de plantearse, quizás por estar convencido de que los únicos individuos -y únicas unidades de selección posibles- son los organismos, de acuerdo con su concepción de la selección natural. En lo que a esta discusión atañe, habrá que tener presente que las consideradas por Darwin variedades podrían ser especies y viceversa, de acuerdo con la forma actual de ver las cosas. Dos especies crípticas (o mejor, sosias, González Donoso, 1995) serían para Darwin, a lo sumo, variedades muy poco diferenciadas.

Darwin y la especiación

Al partir Darwin de un concepto de especie distinto del que, en sus diferentes versiones, se suele aceptar hoy en día, no se puede afirmar si tal o cual modo de especiación le habría parecido razonable, pero sí es posible tratar de reconocer en sus escritos los escenarios en que tienen lugar los fenómenos de especiación. En cualquier caso, está claro que concebía tanto la especiación filética como la filogenética y, en lo que se refiere a esta última, reconocía el papel del aislamiento, según queda resumido y especialmente patente en una carta a Semper de 1878, citada por Rhodes (1983) [Citas, 24].

También es evidente que Darwin, ya en la primera versión de *El origen de las especies*, contempló el escenario de la especiación alopátrica y el papel del aislamiento [Citas, 25], pero

18) El criterio de la distancia genética es, dígame lo que se quiera, tan arbitrario como el de la distancia morfológica

19) Walsh, un entomólogo estadounidense nacido en Inglaterra, partidario y defensor de las ideas de Darwin (al que había conocido en Cambridge), expuso en 1863 una definición de especie muy parecida a la de Mayr de 1942, y un modelo de especiación simpátrica para insectos fitófagos en 1864 (Sheppard, 2004).

20) Y, además, reproduciéndose endogámicamente y poniendo los huevos en la misma planta, según lo que decía Walsh (Sheppard, 2004).

que dio cada vez más importancia al aislamiento, según se deduce de la comparación de los epígrafes *Circumstances favourable to Natural Selection* de la primera edición de *El origen* y *Circumstances favourable for the production of new forms through Natural Selection* de la sexta. En sendos largos párrafos de estos epígrafes describió la importancia del aislamiento al impedir, tras un cambio medioambiental, la inmigración de formas mejor adaptadas, adaptándose entonces los antiguos moradores a las nuevas circunstancias [Citas, 26]. Sin embargo, se negó a aceptar que el aislamiento sea necesario para que se formen nuevas especies, como puso de manifiesto en unas frases intercaladas en el párrafo de la sexta edición, en las que citó a Wagner [Citas, 27] aunque, dentro de los párrafos citados, describió un claro equivalente de la especiación peripátrica al referirse a un área aislada no muy grande [Citas, 28].

Sin embargo, es también evidente que Darwin no mostró un excesivo entusiasmo por tal especiación peripátrica. La explicación está en las sentencias finales de los párrafos que vengo citando: las probabilidades de que surjan variaciones favorables entre los individuos de una especie son menores en un área pequeña que en una grande, por el simple hecho de que en la primera hay menos organismos que en la segunda [Citas, 29].

En cuanto a la especiación simpátrica, la cita sobre Walsh y los insectos fitófagos, expuesta anteriormente, pone de manifiesto que Darwin podría haberla aceptado. Por otra parte, al argumentar en otro lugar que dos variedades podrían permanecer distintas dentro de una población, pese a cruzarse, por frecuentar sitios distintos, parece como si se estuviera refiriendo al polimorfismo que puede resultar de la acción de la selección diversificadora sobre una población en un medio heterogéneo. Y cuando, a continuación, alude a la reproducción en tiempos diferentes o al apareamiento concordante, está citando dos de los fenómenos que pueden determinar la fase disruptiva de una especiación simpátrica [Citas, 30].

En fin, no he encontrado frases a partir de las cuales se pueda inferir, inequívocamente, que Darwin habría aceptado los modos de especiación parapátrica, aloparapátrica y alosimpátrica pero, por extensión, supongo que no habría rechazado ninguno de ellos. Por el contrario, los modos de especiación saltacional, mediante autopoliploidía o alopolidiploidía, no deberían haberle resultado muy admisibles, dado su rechazo del aislamiento reproductivo como criterio específico; los autopoliploides, que no suelen diferir fenotípicamente de los diploides salvo por sus mayores dimensiones, no serían suficientemente distintos como para ser considerados especies distintas y los alopolidiploides, con sus características intermedias entre las especies progenitoras, indicarían que éstas son variedades y no especies distintas. Pero esto es, por supuesto, especulación gratuita.

Slow y even

La segunda cuestión a plantearse es si hay algo en la obra de Darwin que pueda interpretarse como una indicación de que el cambio es *even* (o *steady*)²¹ y *slow*. Por ejemplo, si hay indicios de que Darwin pensara que ese cambio sucede continuamente, sin interrupciones, a lo largo de todo el intervalo de tiempo durante el cual una especie se transforma en otra (filéticamente) o en otras (filogenéticamente). En primer lugar, está claro que Darwin indicó, explícitamente, que las especies permanecen sin cambios, en estasis, durante grandes

21) El término *steady* aparece cinco veces en la sexta edición de “*El origen de las especies*”, pero en ninguna guarda relación con tal tipo de cambio. *Even* es utilizado frecuentemente, nada menos que 275 veces, pero salvo en una -en la que se refiere a un número par de dedos- aparece siempre como adverbio. Los sinónimos de *even* y *steady*, tales como *regular*, *uniform*, *continuous*, o *constant*, aparecen también, pero en otros contextos.

intervalos de tiempo, y también que una parte de una especie puede permanecer en estasis en un lugar mientras que el resto cambia [Citas, 31] e, incluso, que el tiempo durante el cual experimentan modificaciones es probablemente corto en comparación con el tiempo que permanecen en estasis [Citas, 32].

Más aún, en contra de lo que indicaron Gingerich (1976) y Gould y Eldredge (1977) Darwin presumía la existencia de períodos de estasis en la historia de la especie antes de que se publicara la cuarta edición de “*El origen de las especies*” (eso sí, a partir de esa edición le dio más importancia), pues tal idea ya estaba presente en la primera edición, como atestigua la expresión previamente transcrita (1859, p. 488; Citas, 31) y que en la explicación de la única figura del libro indique que las nueve especies del género original, no prolongadas hacia arriba por falta de espacio, podrían continuar sin cambios (*continue transmitting unaltered descendants*) durante un largo período [Citas, 33]. Aunque con ello no cambia su sentido, la expresión está ligeramente alterada en la sexta edición, p.93, de manera que las diferencias de longitud (duración) de las líneas no se deben a la falta de espacio en el diagrama (que sigue siendo el mismo), sino a la desigual duración de los períodos de estasis [Citas, 34].

En fin, como culminación de su anticipación del modelo de los equilibrios intermitentes, Darwin indicó que todos los cambios de la especie podrían concentrarse en el período en que tiene lugar la especiación, entrando a continuación en una estasis que se mantendría durante todo el resto de su existencia [Citas, 35].

Pero si la especie no cambia continuamente, ¿no lo hará al menos regularmente, con una tasa constante durante el tiempo en que cambia? Ni siquiera eso. Por una parte está lo indicado en la primera parte de la expresión de la p. 91 de 1872, anteriormente transcrita, que también está presente en la primera edición, p. 118 [Citas, 31, segunda]. Además, en la única ilustración de “*El origen*” se observa, por ejemplo, una especie *A* que da lugar a otras ocho, en unas catorce mil o más generaciones²², a través de una pauta ramificada, con numerosas ramillas que se extinguen tempranamente, mientras que otras perduran, convirtiéndose en variedades cada vez más individualizadas. Dejando aparte la cuestión -ya vista- de que esas ocho especies finales no son variedades porque son suficientemente distintas entre sí (en consonancia con el concepto de especie de Darwin), si se sigue la evolución del linaje que conduce desde la especie inicial a alguna de las derivadas, por ejemplo la *a*¹⁴, parece evidente que la tasa varía de unos intervalos de mil generaciones a otros. Así, el cambio desde la variedad *a*⁵ a la *a*⁶ es relativamente rápido, según la pendiente de la recta que las une, mientras que el cambio desde la *a*⁶ a la *a*⁷ es prácticamente nulo. Por otra parte, Darwin ligaba la efectividad de la selección natural (y, por tanto, la mayor o menor tasa de cambio filético) a la cantidad de variabilidad disponible. Puesto que ésta aumentaría con los cambios de las condiciones de vida, las tasas de cambio filético dependerían de la variabilidad ambiental, de lo que se deduce que, para Darwin, tales tasas no podrían ser constantes [Citas, 36].

En fin, nos queda el adjetivo, *slow*, aunque quizás sea innecesario discutirlo en este contexto, pues con él Darwin parece que solo quería señalar que la evolución es un fenómeno lento a la escala humana. Hoy en día, con independencia de que existan casos documentados de especiación no saltacional transcurrida en muy pocas generaciones, esas entre catorce mil y ciento cuarenta mil generaciones que tardaría en formarse una especie (entre 750 y 7500 años para el caso de una especie con generaciones de unos veinte días) no parecen descabelladas, a

22) Las líneas horizontales del esquema separan intervalos de mil o más generaciones según el texto de la sexta edición, de mil o mejor diez mil según el de la primera edición.

la vista de lo que actualmente se sabe al respecto. Por ejemplo, Gavrillets (2004) estimó que una especiación puede durar entre mil y cien mil generaciones.

La interpretación de las ausencias de formas intermedias entre especies

En tercer lugar, ¿es cierto que Darwin interpretó las ausencias de formas intermedias entre especies (o variedades) sucesivas como defectos del registro? Necio sería negarlo, pues es uno de los temas fundamentales de los capítulos IX y X de la primera edición de *El origen*, X y XI de la sexta, pero Darwin dijo más. Concretamente, en varios lugares del epígrafe “*On the Absence of Numerous Intermediate Varieties in any Single Formation*” del Capítulo X indicó que, como no es de esperar que las variedades locales se expandan y suplanten a la forma parental hasta que hayan evolucionado bastante, la probabilidad de encontrar las formas intermedias en una formación en cualquier país es muy baja [Citas, 37]... Pero esto es, ni más ni menos, la novedad y conclusión mayor del modelo de los equilibrios intermitentes en lo que atañe a la interpretación de las deficiencias del registro fósil!... *Nihil novum sub sole*.

A la vista de lo expuesto, el Darwin de *El origen de las especies* era gradualista, pero no pertenecería al gremio de los gradualistas filéticos, según los estatutos de la corporación dictados por sus fundadores. Una transformación gradual sería para Darwin, simplemente, una transformación que no tiene lugar por saltos. La evolución de una especie a otra tendría lugar de modo gradual durante el tiempo en que se está produciendo el cambio, tiempo que no tiene que ser todo el que media desde que comienza el proceso hasta que se forma la nueva especie, pues Darwin también contemplaba períodos de estasis, y esa idea ya está presente en la primera edición de *El origen*. Por otra parte, el cambio no tendría que terminar una vez formada la especie, aunque Darwin también consideró la posibilidad de que, una vez completada la especiación, la especie pudiera permanecer en estasis durante el resto de su existencia. Decir que, según Darwin, una especie se transforma en otra de manera continua, y que tal transformación acontece con una tasa constante, es poner en su pluma algo que, al menos hasta donde se me alcanza, nunca expuso, aunque sí lo contrario. La transformación, según deduzco de lo que dijo, podría tanto ser un proceso en que interviene toda la especie, desarrollándose lentamente pero no a tasa constante, como un proceso en el que sólo interviene una de las poblaciones de la especie, quedando el resto sin transformarse, o cualquiera de las posibilidades intermedias que podamos imaginar. Y la ausencia de formas intermedias entre la especie antecesora y la descendiente, en una serie local, puede deberse a las deficiencias del registro fósil, pero también a la migración de la segunda desde el lugar en que evolucionó.

Todos los elementos distintivos del equilibrio intermitente, tanto los relativos al tempo como los concernientes al modo de la evolución de los linajes están, por tanto, contemplados en *El origen de las especies*, con más énfasis en las ediciones cuarta y posteriores. Pero decir con Løvtrup (1981) que Darwin fue el primero que intentó salvar la teoría de la micromutación²³ (sic) por medio de los equilibrios intermitentes y que fue Darwin (no Eldredge y Gould) el autor de la teoría de los equilibrios intermitentes, es una exageración innecesariamente polémica. Darwin contempló la especiación peripátrica, la estasis y la sucesión de ambos fenómenos, pero no el que ambos formen una pareja indisoluble y que tal asociación sea el modo evolutivo preponderante.

23) La teoría de la micromutación *sensu* Løvtrup podría ser equivalente de lo que normalmente se denomina microevolución, pero dado el contexto del artículo y las filias y fobias del autor podríamos más bien considerarla como sinónimo de evolución gradual, como contrapuesta a saltacional.

La conclusión es sencilla: a los maestros hay que leerlos con cuidado y no fiarse de lo que otros digan que dijeron.

Referencias

- Barahona, A. & Cachón, V. 2008. The rhetorical dimension of Stephen Jay Gould's work. In: *The Oxford Handbook of Philosophy of Biology* (Ed. M. Ruse). Oxford Univ. Press, New York, 595-619.
- Cracraft, 1984. The terminology of allopatric speciation. *Systematic Zoology* **33**, 115-116.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life* (1ª Edición). John Murray, London, 1859, 502 pp.
- Darwin, C. 1872. *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life* (6ª Edición). John Murray, London, 1859, 455 pp.
- Ehrlich, P.R. & Raven, P.H. 1969. Differentiation of populations. *Science* **165**, 1228-1232.
- Eldredge, N. 1971. The allopatric model and phylogeny in paleozoic invertebrates. *Evolution* **25**, 156-167.
- Eldredge, N. & Gould, S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: *Models in Paleobiology* (Ed. T.J.M. Schopf). Freeman, Cooper and Co., San Francisco, 82-115.
- Eldredge, N. & Gould, S.J. 1974. Morphological transformation, the fossil record, and the mechanism of evolution: a debate. Part II. The reply. *Evolutionary Biology* **7**, 303-307.
- Gavrilets, S. 2004. *Fitness landscapes and the origin of species*. Princeton Univ. Press, Princeton, 476 pp.
- Gingerich, P.D. 1976. Paleontology and phylogeny: patterns of evolution at the species level in early Tertiary mammals. *American Journal of Science*. **276**, 1-28.
- Gingerich, P.D. 1984. Punctuated equilibria - Where is the evidence? *Systematic Zoology* **33**, 335-338.
- González Donoso, J.M. 1995. Algunas reflexiones sobre la problemática de los conceptos de especie. *Revista Española de Paleontología* **10**, 90-108.
- Gould, S.J. 2002. *The structure of evolutionary theory*. Harvard Univ. Press, Cambridge, 1433 pp. [Trad. esp. 2004. *La estructura de la teoría de la evolución*. Tusquets, Barcelona, 1426 pp.].
- Gould, S.J. & Eldredge, N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* **3**, 115-151.
- Hecht, M.K. 1974. Morphological transformation, the fossil record, and the mechanism of evolution: a debate. Part I. The statement and the critique. *Evolutionary Biology* **7**, 295-303.
- Huxley, A. 1982. Address of the President. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **214**, 137-152.
- Imbrie, J. 1957. The species problem with fossil animals. In: *The species problem* (Ed. E. Mayr). American Association for the Advancement of Science, Publication 50, Washington, pp. 125-153.
- Lerner, I.M. 1954. *Genetic homeostasis*. John Wiley, New York, 134 pp.
- Levinton, J.S. 1982. Charles Darwin and darwinism. *Bioscience* **32**, 495-500.
- Levinton, J.S. 1983. Stasis in progress: the empirical basis of macroevolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* **14**, 103-137.
- Løvtrup, S. 1981. Macroevolution and punctuated equilibria. *Systematic Zoology* **30**, 498-500.
- Mayr, E. 1959. Isolation as an evolutionary factor. *Proceeding of the American Philosophical Society*, **103**, 221-230.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge, 797 pp. [Trad. esp. 1968. *Especies animales y evolución*. Univ. de Chile y Ariel, Barcelona, 808 pp.].
- Mayr, E. 1988. Speciational evolution through punctuated equilibria. In: *Toward a new philosophy of biology* (Ed. E. Mayr), Harvard Univ. Press, Cambridge, pp. 457-488.
- Mayr, E. 1992. Speciational evolution or punctuated equilibria. In: *The dynamics of evolution* (Ed. A. Somit & S. Patterson). Cornell Univ. Press, New York, 21-48.
- Penny, D. 1983. Charles Darwin, gradualism and punctuated equilibria. *Systematic Zoology* **32**, 72-74.

- Prothero, D.R. 2007. *Evolution: what the fossils say and why it matters*. Columbia Univ. Press, New York, 381 pp.
- Rhodes, F.H.T. 1983. Gradualism, punctuated equilibrium and the *Origin of Species*. *Nature* **305**, 269-272.
- Rhodes, F.H.T. 1987. Darwinian gradualism and its limits: the development of Darwin's views on the rate and pattern of evolutionary change. *Journal of the History of Biology* **20**, 139-157.
- Ridley, M. 1980. Evolution and gaps in the fossil record. *Nature* **286**, 444-445.
- Sheppard, C.A. 2004. Benjamin Dann Walsh: pioneer entomologist and proponent of darwinian theory. *Annual Review of Entomology* **49**, 1-25.
- Simpson, G.G. 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia Univ. Press, New York, 237 pp.
- Stamos, D.N. 1996. Was Darwin really a species nominalist? *Journal of the History of Biology* **29**: 127-144.
- Stanley, S.M. 1975. A theory of evolution above the species level. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **72**, 646-650.
- Stanley, S.M. 1979. *Macroevolution, pattern and process*. W. H. Freeman and Co., San Francisco, 332 pp.
- Waddington, C.H. 1957. *The strategy of the genes*. George Allen and Unwin, London, 262 pp.
- Wright, S. 1945. Tempo and mode in evolution: a critical review. *Ecology* **26**, 415-419.

Citas

- 1 "...phyletic gradualism."... new species arise from the slow and steady transformation of entire populations... (Eldredge y Gould, 1972, p.84).
New species can arise in only two ways: by the transformation of an entire population from one state to another (phyletic evolution) or by the splitting of a lineage (speciation). (Eldredge y Gould, 1972, p.87).
... if species arise by the gradual transformation of entire populations,... (Eldredge y Gould, 1972, p.88).
- 2 We learned that species are populations... (Eldredge y Gould, 1972, p. 92).
- 3 ... new species can arise only when a small local population becomes isolated at the margin of the geographic range of its parent species. Such local populations are termed peripheral isolates. (Eldredge y Gould, 1972, p. 94).
The theory of allopatric speciation implies that a lineage's history includes long periods of morphologic stability, punctuated here and there by rapid events of speciation in isolated subpopulations. (Eldredge y Gould, 1972, pp. 109-110).
- 4 ... Darwin both identified this event as the keystone of evolution and stated his belief in its manner of occurrence. New species can arise in only two ways: by the transformation of an entire population from one state to another (phyletic evolution) or by the splitting of a lineage (speciation). The second process must occur: otherwise there could be no increase in numbers of taxa and life would cease as lineages became extinct. Yet, as Mayr (1959) noted, Darwin muddled this distinction and cast most of his discussion in terms of phyletic evolution. (Eldredge y Gould, 1972, pp.87-88).
- 5 ... he saw splitting largely as a sympatric process, proceeding slowly and gradually, and producing progressive divergence between forms. (Eldredge y Gould, 1972, p.89).
- 6 Most paleontologists, of course, are aware of this theory, but the influence of phyletic gradualism remains so strong that discussions of geographic speciation are almost always cast in its light: geographic speciation is seen as the slow and steady transformation of two separated lineages—i.e., as two cases of phyletic gradualism... (Eldredge y Gould, 1972, p. 94).
- 7 Natural selection, in the allopatric theory, involves adaptation to local conditions and the elaboration of isolating mechanisms. (Eldredge y Gould, 1972, p. 97).
- 8 ... self-regulation of populations (genetic homeostasis) "based on natural selection favoring intermediate rather than extreme phenotypes." (Eldredge y Gould, 1972, p. 114).

- 9 Now the story is one of stasis: no variation in the most important feature of discrimination (number of d.-v. files—actually a complex of highly interrelated variables) through long spans of time. (Eldredge y Gould, 1972, p. 106).
- 10 Tracing a fossil species through any local rock column, so long as no drastic changes occur in the physical environment, should produce no pattern of constant change, but one of oscillation in mean values. (Eldredge y Gould, 1972, p. 95).
- 11 In our alternate picture of phyletic gradualism... The postulated mechanism for gradual uni-directional change is "orthoselection," usually viewed as a constant adjustment to a uni-directional change in one or more features of the physical environment. The concept of orthoselection arose as an attempt to remove the explanation of gradual morphological change from the realm of metaphysics ("orthogenesis"). (Eldredge y Gould, 1972, p. 97).
- 12 Nevertheless, if most species evolved according to the tenets of phyletic gradualism, then, no matter how discontinuous a species' occurrence in thick sections, there should be a shift in one or more variables from sample to sample up the section. (Eldredge y Gould, 1972, p. 97).
- 13 We could cite any number of reported sequences that fare better under notions of allopatric processes than under the interpretation of phyletic gradualism that was originally applied. This is surely true for all or part of the three warhorses of the English literature: horses themselves, the Cretaceous echinoid *Micraster*, and the Jurassic oyster *Gryphaea*. (Eldredge y Gould, 1972, p. 99).
- 14 One of the early "classics" of phyletic gradualism, Carruthers' (1910) study of the Carboniferous rugose coral *Zaphrentes delanouei* (Milne-Edwards and Haime) and its reinterpretation by Sylvester-Bradley (1951), is of this kind. We do not say that the analysis is incorrect; the *Z. delanouei* stock may have evolved as claimed. We merely wish to show how the a priori picture of phyletic gradualism has imposed itself upon limited data. (Eldredge y Gould, 1972, p. 97).
- 15 A number of authors... have claimed that most species show little or no change throughout their stratigraphic range. But though it is tempting to conclude that gradual, progressive morphological change is an illusion, we recognize that there is little hard evidence to support either view. (Eldredge y Gould, 1972, pp. 97-98).
- 16 If we doubt phyletic gradualism, we should not seek to "disprove" it "in the rocks." (Eldredge y Gould, 1972, p. 91).
... the data of paleontology cannot decide which picture is more adequate, (Eldredge y Gould, 1972, p. 99).
- 17 First, we must emphasize that mechanisms of speciation can be studied directly only with experimental and field techniques applied to living organisms... We can apply and test, but we cannot generate new mechanisms. If discrepancies are found between paleontological data and the expected patterns, we may be able to identify those aspects of a general theory that need improvement. But we cannot formulate these improvements ourselves. (Eldredge y Gould, 1972, p. 93-94).
- 18 I look at the term species as one arbitrarily given, for the sake of convenience, to a set of individuals closely resembling each other, and that it does not essentially differ from the term variety, which is given to less distinct and more fluctuating forms. The term variety, again, in comparison with mere individual differences, is also applied arbitrarily, for convenience' sake. (Darwin, 1859, p.52; 1872, p. 42).
- 19 In short, we shall have to treat species in the same manner as those naturalists treat genera, who admit that genera are merely artificial combinations made for convenience. This may not be a cheering prospect; but we shall at least be freed from the vain search for the undiscovered and undiscoverable essence of the term species. (Darwin, 1859, p. 485; 1872, p. 426).
- 20 Finally, then, varieties have the same general characters as species, for they cannot be distinguished from species,—except, firstly, by the discovery of intermediate linking forms, and the occurrence of such links cannot affect the actual characters of the forms which they connect; and except, secondly, by a certain amount of difference, for two forms, if differing very little, are

generally ranked as varieties, notwithstanding that intermediate linking forms have not been discovered; but the amount of difference considered necessary to give to two forms the rank of species is quite indefinite. (Darwin, 1859, pp. 58-59).

Finally, varieties cannot be distinguished from species,—except, first, by the discovery of intermediate linking forms; and, secondly, by a certain indefinite amount of difference between them; for two forms, if differing very little, are generally ranked as varieties, notwithstanding that they cannot be closely connected; but the amount of difference considered necessary to give to any two forms the rank of species cannot be defined. (Darwin, 1872, p. 47).

- 21 Mr. Walsh ranks the forms which it may be supposed would freely intercross, as varieties; and those which appear to have lost this power, as species. As the differences depend on the insects having long fed on distinct plants, it cannot be expected that intermediate links connecting the several forms should now be found. The naturalist thus loses his best guide in determining whether to rank doubtful forms as varieties or species. This likewise necessarily occurs with closely allied organisms, which inhabit distinct continents or islands. (Darwin, 1872, p. 39; no hay párrafo equivalente en la primera edición pues Walsh, que entabló correspondencia con Darwin en 1864, comenzó a publicar sobre insectos en 1861.

<http://darwin-qa.caret.cam.ac.uk/darwinletters/calendar/entry-4477.html>).

- 22 ...I do not think that the very general fertility of varieties can be proved to be of universal occurrence, or to form a fundamental distinction between varieties and species. (Darwin, 1859, pp. 271-272)

...we may conclude that fertility does not constitute a fundamental distinction between varieties and species when crossed. (Darwin, 1872, p. 259, párrafo equivalente).

- 23 ... a supposed variety if infertile in any degree would generally be ranked as species; (1859, p. 271)

... a supposed variety, if proved to be infertile in any degree, would almost universally be ranked as a species; (Darwin, 1872, p. 259).

- 24 There are two different classes of cases, as it appears to me, viz, those in which a species becomes slowly modified in the same country (of which I cannot doubt there are innumerable instances) and those cases in which a species splits in two or three or more new species; and in the later case, I should think nearly perfect separation would greatly aid in their “specification” to coin a new world (Darwin, carta a Semper, 26-11-1878, *In Rhodes*, 1983).

- 25 ... with animals and plants that can propagate rapidly and are not highly locomotive, there is reason to suspect, as we have formerly seen, that their varieties are generally at first local; and that such local varieties do not spread widely and supplant their parent-forms until they have been modified and perfected in some considerable degree. (Darwin, 1859, p.298, 1872, p. 279, con alteraciones de estilo).

- 26 Isolation, also, is an important element in the process of natural selection...isolation probably acts more efficiently in checking the immigration of better adapted organisms, after any physical change, such as of climate or elevation of the land, &c.; and thus new places in the natural economy of the country are left open for the old inhabitants to struggle for, and become adapted to, through modifications in their structure and constitution. Lastly, isolation, by checking immigration and consequently competition, will give time for any new variety to be slowly improved; and this may sometimes be of importance in the production of new species. (Darwin, 1859, pp. 104-105).

Isolation, also, is an important element in the modification of species through natural selection.... The importance of isolation is likewise great in preventing, after any physical change in the conditions such as of climate, elevation of the land, &c., the immigration of better adapted organisms; and thus new places in the natural economy of the district will be left open to be filled up by the modification of the old inhabitants. Lastly, isolation will give time for a new variety to be improved at a slow rate; and this may sometimes be of much importance. (Darwin, 1872, pp. 81-82).

- 27 Moritz Wagner has lately published an interesting essay on this subject, and has shown that the service rendered by isolation in preventing crosses between newly-formed varieties is probably greater even than I supposed. But from reasons already assigned I can by no means agree with this naturalist, that migration and isolation are necessary elements for the formation of new species. (Darwin, 1872, pp. 81-82).
- 28 In a confined or isolated area, if not very large, the organic and inorganic conditions of life will generally be in a great degree uniform; so that natural selection will tend to modify all the individuals of a varying species throughout the area in the same manner in relation to the same conditions. Intercrosses, also, with the individuals of the same species, which otherwise would have inhabited the surrounding and differently circumstanced districts, will be prevented. (Darwin, 1859, p.104).
In a confined or isolated area, if not very large, the organic and inorganic conditions of life will generally be almost uniform; so that natural selection will tend to modify all the varying individuals of the same species in the same manner. Intercrossing with the inhabitants of the surrounding districts will, also, be thus prevented. (Darwin, 1872, p. 81).
- 29 If, however, an isolated area be very small, either from being surrounded by barriers, or from having very peculiar physical conditions, the total number of the individuals supported on it will necessarily be very small; and fewness of individuals will greatly retard the production of new species through natural selection, by decreasing the chance of the appearance of favourable variations. (Darwin, 1859, p.103).
If, however, an isolated area be very small, either from being surrounded by barriers, or from having very peculiar physical conditions, the total number of the inhabitants will be small; and this will retard the production of new species through natural selection, by decreasing the chances of favourable variations arising. (Darwin, 1872, p. 82).
- 30 we must not overrate the effects of intercrosses in retarding natural selection; for I can bring a considerable catalogue of facts, showing that within the same area, varieties of the same animal can long remain distinct, from haunting different stations, from breeding at slightly different seasons, or from varieties of the same kind preferring to pair together. (Darwin, 1859, p. 103).
.... we must not assume that free intercrossing would always eliminate the effects of natural selection... within the same area, two varieties of the same animal may long remain distinct, from haunting different stations, from breeding at slightly different seasons, or from the individuals of each variety preferring to pair together. (Darwin, 1872, p. 81).
- 31 A number of species, however, keeping in a body might remain for a long period unchanged, whilst within the same period, several of these species, by migrating into new countries and coming into competition with foreign associates, might become modified; so that we must not overrate the accuracy of organic change as a measure of time. (Darwin, 1859, p. 488; 1872, p. 428).
But I must here remark that I do not suppose that the process ever goes on so regularly as is represented in the diagram, though in itself made somewhat irregular, nor that it goes on continuously; it is far more probable that each form remains for long periods unaltered, and then again undergoes modification (Darwin, 1872, p. 91, en relación a la única ilustración de la obra; en el párrafo correspondiente de la primera edición -p. 118- no figura *nor... modification*, una adición realizada en la cuarta edición).
- 32 It is more important consideration, leading to the same result, as lately insisted on by Dr. Falconer, namely, that the period during which each species underwent modification, though long as measured by years, was probably short in comparison with that during which it remained without undergoing any change. (Darwin, 1872, p. 279; en la p. 313 se expresó también en términos casi idénticos).
- 33 The other nine species (marked by capital letters) of our original genus, may for a long period continue transmitting unaltered descendants; and this is shown in the diagram by the dotted lines not prolonged far upwards from want of space. (Darwin, 1859, p. 121).

- 34 The other nine species (marked by capital letters) of our original genus, may for long but unequal periods continue to transmit unaltered descendants; and this is shown in the diagram by the dotted lines unequally prolonged upwards.(Darwin, 1872, p. 93).
- 35 Many species when once formed never undergo any further change but become extinct without leaving modified descendants; and the periods, during which species have undergone modification, though long as measured by years, have probably been short in comparison with the periods during which they retained the same form. (Darwin, 1872, pp. 408-409).
- 36 We have reason to believe, as stated in the first chapter, that a change in the conditions of life, by specially acting on the reproductive system, causes or increases variability; and in the foregoing case the conditions of life are supposed to have undergone a change, and this would manifestly be favourable to natural selection, by giving a better chance of profitable variations occurring; and unless profitable variations do occur, natural selection can do nothing. (Darwin, 1859, p. 82; el párrafo correspondiente de la sexta edición es muy parecido, salvo que en él no figura la cláusula *by specially acting on the reproductive system*).
- 37 According to this view, the chance of discovering in a formation in any one country all the early stages of transition between any two forms, is small, for the successive changes are supposed to have been local or confined to some one spot. (Darwin, 1859, p.298,1872, p. 279, con alteraciones de estilo. Continuación de la cita 25).
- Local varieties will not spread into other and distant regions until they are considerably modified and improved; and when they do spread, if discovered in a geological formation, they will appear as if suddenly created there, and will be simply classed as new species. (Darwin, 1859, pp. 464-465; 1872, p.409, con alteraciones de estilo).

Conferencia de Clausura

Cuestiones de forma: desde el pensamiento de Darwin hasta la actualidad

De Renzi, M.¹

1: Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología evolutiva. Universitat de València. Apartado Oficial 22085, 46071 Valencia. derenzim@uv.es

Introducción

El estudio de la vida se inició a través de la observación muy directa de los animales y las plantas, y Aristóteles, uno de los primeros en ocuparse de este tema, se fijó en uno de los aspectos más fácilmente aprehensible: la forma, ora como un todo, ora de los distintos órganos o estructuras en general. Siglos más tarde, en una etapa todavía precientífica, se intenta entender de alguna manera esa estructura visible, de la cual, parece, solamente un alma puede dar cuenta. El alma es lo que distingue lo vivo de lo inerte, un aserto aristotélico que se limita a ser repetido.

Existe materia y forma. La forma, también desde Aristóteles, se concibe como adecuada al cumplimiento de una función, o funciones, en el ser al cual está unida y que, justamente, caracteriza. La idea de materia se corresponde con algo indiferenciado. En tiempos antiguos – y no tan antiguos– la materia se correspondía con los cuatro elementos y, cuando una cosa es creada –afirma Fernel en el siglo XVII– la forma surge, y la forma perece al sobrevenir la muerte, mientras que la materia permanece, ya que si también se desvaneciera el mundo ya no existiría (Jacob, 1970).

Decidir que los seres se reproducían, y no eran engendrados, llevó mucho tiempo; el término reproducción surge al final del siglo XVIII (Jacob, 1970). La naturaleza, de algún modo, es el brazo ejecutor de un creador, que insufla el alma que da vida al ser. Era preciso pensar en términos de creación, lo cual no es otra cosa que lo que pretendía Charles Bonnet en un sistema engañosamente evolucionista, su teoría de la preformación: la divinidad había creado todos los seres en un acto único. Estarían encapsulados bien en el óvulo (de lo cual eran partidarios los ovistas), bien en el animálculo (cuyos partidarios eran los animalculistas; se ha de decir que antes que no fuera identificada la naturaleza celular del espermatozoide, se lo denominaba animálculo –animalillo– a causa de su movilidad, observada bajo el campo de los rudimentarios microscopios usados por Leeuwenhoek y otros microscopistas iniciales) y en la historia de la creación aparecerían primero las formas más simples, que contendrían las más complejas preformadas; éstas, progresivamente, irían eclosionando como en una muñeca rusa, hasta llegar al hombre como cima de la creación; dicho de otra manera, la creación se desplegaba de acuerdo con la ascensión a través de una escala del ser o *Scala naturae* (Gould, 1977a; Richards, 1992).

La reproducción no es otra cosa que cada ser –autónomamente o con el concurso de otro de sexo contrario de la misma especie– produce una o más copias de sí mismo, copias que en principio no están preformadas. Únicamente existe algún tipo de memoria intrínseca, no externa, sino generada con la organización biológica (la vida no correspondería a las partes sino al todo), que ordena los materiales y los configura. Sin embargo, la adecuación de toda la estructura a un funcionamiento interno, o en relación con un medio externo, muestra que

existe un *propósito*, lo mismo que ocurre cuando construimos una máquina o un simple instrumento *para* hacer algo con él; en este caso, quien construye la máquina es el creador. El propósito, pues, ha sido algo que ha llamado enormemente la atención desde los tiempos más antiguos, hasta que surge la biología como una ciencia independiente, que no necesita acudir a argumentos teológicos.

La clave se situará más tarde en la edificación del concepto de célula. Los organismos están formados por células y, asimismo, el óvulo y el espermatozoide son células; su conjugación conduce a una célula mayor, el cigoto, que empieza a dividirse y desarrolla el ser completo; allí no hay nada preformado, todas las células responden a una misma estructura. El desarrollo, en principio, es epigenético. Queda el problema de esa memoria que hace que de un huevo o una semilla, salgan un animal o una planta semejantes al organismo que los formó. Los primeros avances en biología mostraron no sólo que no se necesitaban fuerzas vitales, sino que las fuerzas que actuaban eran de carácter eléctrico; al mismo tiempo, las partes, que se creía que no estaban vivas, resulta que sí lo estaban, en tanto que la unidad anatómica sería la célula.

Un primer problema a plantear es si esa memoria es constante, o bien, susceptible de cambio. Si es lo primero, estaríamos en las concepciones fijistas del primer Linné, que todavía tienen mucho de platónico: las especies son eternas y responden a una esencia, que se refleja en un tipo (Mayr, 1969). Si es lo segundo, seres de una especie pueden dar lugar a otros que constituirán nuevas especies, bien sea porque los huevos o las semillas desarrollen animales o plantas que se distancien, en cada generación, algo más de sus ancestros – gradualmente o por saltos– hasta dar otras especies, bien, como algunos creyeron a mediados del siglo XIX (el caso de Robert Chambers, citado por Ruse, 1979; p. 137), que un organismo de una especie se transformaba en uno de otra durante su vida.

En los tiempos anteriores al pensamiento evolucionista de Darwin surgen diversos puntos de vista: los transformistas asumidos por Jean Baptiste Monet, más conocido como Lamarck, y de algún modo Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, seriamente influido por las ideas trascendentalistas de la filosofía de la naturaleza alemana, que concebían la naturaleza obedeciendo a leyes comunes de transformación. Esta filosofía de la naturaleza impregnó el romanticismo y tenía sus raíces en la filosofía de Kant, así como también Schelling. Fue una visión unificadora que tuvo como consecuencia que las leyes que rigen la “evolución” de las especies son las mismas que las que rigen la “evolución” de los embriones: los embriones *recapitulan* la evolución de las especies. Este paralelismo constituyó la base de la llamada morfología trascendental o idealista, un argumento que también aparecerá en Goethe (a finales del siglo XVIII, el término evolución era usado indistintamente para ambas cosas –v. g. Richards, 1992–, aunque con una significación distinta a la que usaron Darwin y los evolucionistas posteriores al aplicarlo a las especies y, por tal motivo, se ha entrecomillado). Desde Kant, se insiste otra vez en la idea de propósito para dar razón de la vida. A las ideas de la morfología trascendental se opuso el gran embriólogo Karl Ernst von Baer. Sin embargo, Cuvier continuó defendiendo la preformación desde su punto de vista antitransformista, ya que esta teoría mantiene que ya está todo creado y que lo único que tiene lugar es un desencapsulamiento a través del tiempo. Lo que toma de Kant es la insistencia en la noción de propósito como característica de la vida.

Darwin ya presupone otros puntos de vista. La evolución se presenta como el mejor *modelo* para explicar la vida (De Renzi, 1997; el término modelo sirve para designar aquella

imagen de las cosas sobre la cual se pueden edificar teorías explicativas que pueden, incluso, llegar a ser rivales; Bunge, 1976). Ello procede de toda su argumentación basada en distribución geográfica, datos ecológicos y sobre todo morfológicos y embriológicos. A esto hay que añadir la constatación de algo ya conocido empíricamente: existe variabilidad dentro de las poblaciones naturales, lo cual constituye la base de la selección artificial que tan útil ha sido para el hombre. La idea de selección natural es un símil basado en dichas acciones humanas, que se funda, a su vez, en la limitación de los recursos naturales que prevé Malthus. Éste es el mecanismo cuya acción postula en su modelo evolutivo de la vida y que da base a su teoría, esta vez netamente materialista. Sin embargo, para Darwin “la verdadera alma” de la historia natural es la morfología, sobre todo aquella capacidad de conservación de estructuras generales a través del cambio que había observado Geoffroy, a quien nombra explícitamente (Darwin, 1859; p. 434). Aquí Darwin, de alguna manera echará mano a las ideas trascendentalistas alemanas, algo que ya habían hecho su oponente Richard Owen, que toma el concepto de arquetipo de Kant, o el antievolucionista Louis Agassiz, y por tanto con un giro radicalmente opuesto. Pero también von Baer le prestará una base argumental, aunque este último autor también se declaró antievolucionista (Gould, 1977a, Richards, 1992).

La forma y su cambio es la idea-base alrededor del cual gira una parte importante de las ideas evolucionistas. Haeckel ve a Goethe, Lamarck y Darwin como los promotores del pensamiento evolucionista (Richards, 1992). Sin embargo, contempla desde un punto de vista materialista los aspectos recapitulacionistas insertos en la filosofía de la naturaleza alemana. Los arquetipos, producto del idealismo alemán, han existido realmente; están en el punto inicial de las series evolutivas y se pueden hallar en la base de las secuencias del desarrollo embrionario. En su sistema, asimismo, se incluye una noción de herencia de caracteres adquiridos, ya que los estados adultos alcanzados a través de la evolución pasan, por adición de nuevos estados adultos, a ser estados embrionarios en el siguiente paso evolutivo.

Se puede decir que estos desarrollos conceptuales, que van desde el final del siglo XVIII hasta ya casi finalizar el siglo XIX, han dominado la ciencia de la evolución morfológica. También, que los conceptos filosóficos han estado en el origen de muchas de estas actitudes y que, por lo tanto, han estimulado la investigación biológica, aunque luego se haya podido refutar su validez. Goethe o Geoffroy Saint-Hilaire pueden estar en la base de cuerpos de conocimiento tan importantes como la morfología teórica de Raup (McGhee, 1999; De Renzi, *en prensa*). Se ha pasado de un punto de vista idealista, propio de la filosofía de la naturaleza alemana, a puntos de vista materialistas que culminarán con Charles Darwin. El propósito será alcanzado por selección natural de las variantes más eficaces. Sin embargo, continúan perdurando los problemas, ya que la forma adulta es un producto del desarrollo embrionario. Al ser la forma prácticamente con lo único que puede contar el paleontólogo, los mecanismos que la generan y su posibilidad de modificación nos darán las claves para comprender su evolución y, recíprocamente, el trabajo en este sentido es una de las aportaciones esenciales de la paleontología a este tema. D’Arcy W. Thompson con su *On Growth and Form* (Thompson, 1942) hizo que asumiéramos la forma de los organismos desde un punto de vista material y regida por las leyes de la física y de la química. El neodarwinismo o síntesis moderna de la evolución prescindió en gran parte de toda esta problemática y centró en los genes y el cambio de sus frecuencias, esencialmente por la acción de la selección, como principal mecanismo de toda la problemática de la evolución. La paleobiología siguió inicialmente los presupuestos de la síntesis moderna, con especial acento en los argumentos seleccionistas y adaptacionistas. Rudwick (1964) ya advirtió que se debía investigar en los

fósiles la significación adaptativa de los distintos caracteres y ver si sus cambios implicaban mejora. Sin embargo, el retorno de los presupuestos de la filosofía alemana de la naturaleza, aunque sin el enfoque idealista previo, se dieron con la morfología teórica de Raup, ya mencionada, y en lo que Seilacher (1970) denominó *Konstruktions-Morphologie*, que fue traducido desafortunadamente por *constructional morphology* al inglés por Raup (1972). Existe un retorno a la consideración de las relaciones entre desarrollo y evolución (más abreviadamente conocidas como *evo-devo*), una de cuyas raíces estaría en el libro *Ontogeny and Phylogeny*, de Stephen Jay Gould (Gould, 1977a). Estos temas, junto con una reflexión de la aportación de Darwin a los mismos, constituirán el objeto de esta exposición.

La forma y su evolución: precedentes

Como ya vimos, se ha recorrido un largo camino desde el siglo XVII hasta la actualidad en lo referente a los conceptos de forma orgánica. Las cosas se complican cuando pensamos que la forma no sólo se hereda en los descendientes a partir de los progenitores, sino que no permanece fija y puede variar a través del tiempo; es decir, evoluciona. Podemos retrotraernos a Aristóteles, cuya influencia ya ha sido notada (para una amplia reflexión filosófica de la idea de forma orgánica, sobre todo desde el punto de vista aristotélico, ver Nuño de la Rosa, 2005). Sin embargo, se va a centrar el tema en los precedentes más inmediatos hasta la primera mitad del siglo XIX. Quizá fuera importante remontarnos al siglo XVIII, con sus controversias entre partidarios de la epigénesis y preformistas. Los primeros, con Harvey en el siglo anterior, defendieron que “las partes de los animales se generan a partir de un fluido según ciertas leyes” (*fide* Richards, 1992; p. 8), algo ya procedente de la biología aristotélica. El problema es que, Harvey entre otros, invocaban una fuerza inescrutable a fin de explicar dicho proceso: la *vis plastica*.

Preformación y epigénesis en el siglo XVIII

Hay acuerdo en que, para la época considerada, la teoría que mejor explicaba el desarrollo embrionario era la de la preformación. Tuvo diversos defensores, entre los que destacaron el entomólogo Jan Schwammerdam, el anatomista Albrecht von Haller y, sobre todo, el también estudioso de los insectos, Charles Bonnet. Hay que decir, en honor a la verdad, que la preformación no era entendida en un sentido literal (v. g. el homúnculo situado en los espermatozoides, tal como lo concebía Hartsoeker hacia 1600; Grant, 1978) sino como que el material generativo estaba predelineado “en ideas y tipos según una similitud racional” (Schwammerdam; *fide* Richards, 1992; p. 7). Es más, Bonnet en 1762 afirmaba que “mientras que el pollo es todavía un germen, todas sus partes tienen formas, proporciones y posiciones que difieren en gran medida de aquéllas que alcanzarán durante la evolución [...] Si pudiéramos ver el germen aumentado [...] sería imposible reconocerlo como pollo [...] Todas las partes del germen no se desarrollan ni al mismo tiempo ni uniformemente” (*fide* Gould, 1977a, p. 20; Bonnet usa evolución como sinónimo de desarrollo; ver la introducción).

Una vez más hay problemas teológicos implicados. Los partidarios de la epigénesis recurrían a poderes que manifestaban una capacidad autónoma de modelado, por la cual del caos surgía el orden, y éstos tenían un carácter cuando menos demiúrgico, por lo cual quedaban en entredicho desde un punto de vista teológico. La filosofía mecanicista de Newton no permitía recurrir a ellos por tal motivo. Dios no crea las especies aquí y ahora, pero si todo hay que explicarlo mediante las simples leyes del movimiento de la física newtoniana, éstas estarían muy lejos de explicar en sus detalles el desarrollo de las muy

diferentes especies que pueblan la Tierra. Habría una cuestión de causas primeras, algo que en el siglo anterior ya se evitaba. El mundo sólo se podía estudiar a través de lo visible y las regularidades que muestra. Dios sería la causa primera de esa organización, muy lejos de los aspectos puramente mecanicistas. Entonces, si no hay poderes o fuerzas organizadoras en cada acto de *engendrar* un ser, sus gérmenes debieron haber sido creados simultáneamente al principio de todo, cada uno en su especie y, al estar ya todos formados, las especies serían inmutables (Jacob, 1970; ver también De Renzi, 1998).

Bonnet presuponía una teoría de la encapsulación (*emboîtement*), por la cual estarían preformados todos los gérmenes de la especie (así, en Adán y Eva ya estarían todos los hombres preformados y ello haría que el pecado original los alcanzase sin excepción). Sin embargo, las especies se podían ordenar de acuerdo con una escala del ser (*Scala naturae*) que implicaba una noción creciente de perfección, la cual culminaría, en nuestro mundo, con el hombre. De esta manera, las formas menos perfectas contenían, encapsuladas, igual que en una muñeca rusa, los gérmenes de las formas cada vez más perfectas. En primer lugar, hay que decir que Bonnet supone que la muñeca rusa se va desmontando a través del tiempo y las especies surgen, sucesivamente, en orden de perfección creciente, siguiendo la cadena del ser; transpone la evolución embriológica al despliegue de lo preformado por desencapsulación. Es quizá el primero en intentar una conexión entre historia de la vida y desarrollo. Ya se sabe que esto no es evolución en el sentido que se entendió a partir de Darwin, ya que las especies estaban en forma de gérmenes creados por la divinidad desde el principio de los tiempos y, por tanto, inmodificables. Sin embargo, Thomas Henry Huxley vio en estas ideas algo muy cercano al evolucionismo de Darwin, aunque sin ser lo mismo (Richards, 1992; p. 13).

Además, Charles Bonnet añade algo que se retomará en el siglo XIX con Buckland en Inglaterra. La diferencia está en que Buckland sí creía en intervenciones creadoras directas (Ospovat, 1981; p. 26), y no era este el caso de Bonnet. La idea esencial y común era que el mundo había estado asolado por grandes catástrofes, después de las cuales surgían especies mejores –bien fuera por el desencapsulado, en Bonnet, o por creación directa, en Buckland– hasta culminar en el hombre. Esta concepción era direccionalista y, además, en sentido de progreso (ver también Gould, 1977b).

Tenemos, pues, un intento de teoría de la producción de forma y estructura que se sitúa fuera de lo escrutable –creación–, de manera que no se puede decir nada acerca de cómo se forman esas partes constitutivas de los gérmenes ni cómo se formaron estos. Lo único que se puede llegar a conocer son los aspectos mecánicos por los cuales las partes crecen, cambian de proporción y se desplazan; es decir, comprender el movimiento, que es lo que proporciona la mecánica newtoniana con sus leyes. Bonnet, sobre todo, era consciente de que la microscopía de la época dejaba mucho que desear y que, en consecuencia, ninguno de esos aspectos podía caer todavía dentro del dominio empírico.

Sin embargo, Caspar Friedrich Wolff vio, después de efectuar cuidadosas observaciones, cómo surgía el sistema vascular, entre otros, en el embrión de pollo a partir de material laminado, vesicular, tubular, etc., un hallazgo que todavía tuvo lugar dentro de la segunda mitad del siglo XVIII. En su estudio asumía, una vez más, una hipótesis no contrastable: la acción de una fuerza esencial (*vis essentialis*; recordemos Harvey con su *vis plastica*). Su famosa aportación no fue objeto de consideración en el contexto preformista dominante. Sólo la teoría celular, en tanto que se puso en evidencia que el desarrollo partía de una sola célula –el óvulo fecundado– y originaba al organismo, formado por miríadas de células, podía dar

apoyo a la epigénesis, puesto que éstas no constituían por sí mismas estructuras preformadas. Esto daría la razón a Wolf. Sin embargo, si no existían estructuras preformadas ¿cómo se llegaría a un adulto semejante a sus progenitores? El problema, pues, quedaba abierto, aunque es cierto que los partidarios de la epigénesis y críticos, por lo tanto, de la preformación, desean abordar el campo prohibido: la investigación de causas primeras. Así, Buffon quiere conocer, explícitamente, “la mecánica de la cual se sirve la naturaleza para obrar la reproducción” (Jacob, 1970; p. 85) y este mismo *savant* habla de un “molde interior” que penetra todo (Jacob, op. cit., pp. 93-94) y que daría razón, esta vez sí, de la reproducción.

Kant y la filosofía alemana de la naturaleza

Hasta aquí, la explicación de la forma orgánica queda pospuesta –causas primeras inescrutables– y no cabe pensar en evolución, en tanto que todo está preformado desde el principio de los tiempos. La ascensión a través de la escala del ser y, además, en sentido de progreso no significa evolución, aunque T.H. Huxley dijera que sería el precedente más antiguo y más próximo a la idea evolucionista. El romanticismo alemán va a poner un conjunto de semillas, derivadas de Emmanuel Kant, una de las figuras máximas de la filosofía germánica, que de alguna manera estarán en el origen del pensamiento evolucionista moderno y, sobre todo, serán el punto de partida que conducirá a pensar en las relaciones entre desarrollo y evolución. Estas nuevas aproximaciones, junto con la epigénesis, conducirán, entre otras cosas, a ver el desarrollo embrionario no como el despliegue de un adulto en miniatura sino como una secuencia de adultos en miniatura de especies “inferiores”; es decir, el desarrollo como una ascensión por la escala del ser (Richards, 1992). De esta manera, el desarrollo recapitula la escala del ser, algo que inicialmente no todos leen en sentido evolucionista, pero que en la segunda mitad del siglo XIX sí se interpretará así de la mano de Haeckel. Sin embargo, hay que decir que a partir de 1830, tanto los embriólogos como aquellos que piensan en términos de transformación de especies, cuando aluden a sus procesos respectivos lo hacen indistintamente con el término evolución (*evolutio*, *Entwicklung*). Ciertamente Bonnet lo utilizó en francés (*évolution*), pero para designar los pasos del despliegue de formas preformadas.

Es importante decir que Kant, en principio, ve como insuficiente el mecanicismo para explicar la vida (en la *Tercera Crítica*, Richards, 1992; Nuño de la Rosa, 2005) y que los organismos muestran propósito en su diseño (*intellectus archetypus*), el cual sería el responsable de su organización. Cabe hacer una aclaración antes de seguir adelante: la postura mecanicista implica causas que dan lugar a efectos de la siguiente manera:

$$C_1 \rightarrow E_1 \vdash C_2 \rightarrow E_2 \vdash C_3 \rightarrow E_3 \vdash \dots \rightarrow F$$

Así, la causa C_i da lugar ($\rightarrow$) al efecto E_i , el cual se convierte ($\vdash$) en causa (C_{i+1}) de un nuevo efecto (E_{i+1}) en el siguiente paso, hasta llegar a un resultado final y, en ningún caso, un efecto dado determinará una causa anterior. Sin embargo, Blumenbach hizo un análisis de la epigénesis del feto, que en su momento leyó Kant, según el cual los primeros estados tienen sentido sólo en relación con el producto final (Richards, op. cit.). Más generalmente, que un efecto posterior E_i se convirtiera en el causante de un efecto anterior como E_{i-3} . Éste, que es el efecto de los primeros estadios, es como si fuera también una causa de los mismos. Esto hace pensar en cosas muy actuales, por analogía y, también, por negación del pensamiento mecanicista en biología; por ejemplo, la afirmación que el desarrollo es efecto y causa de la expresión de los genes, frente a una visión netamente mecanicista de la ontogenia dominada por los genes y su expresión, algo que planteó Alberch (1991); no obstante, no adelantemos

ideas. Si seguimos situándonos en el pensamiento de Kant, las secuencias causales orgánicas se nos manifiestan de una manera coherente, talmente como si resultaran de la ejecución de un plan ideal, lo cual tiene que ver con la obra de arte, en la cual sus elementos se disponen como resultado de la ejecución de un plan armonioso. En este sentido, se puede pensar en los términos de la causa formal aristotélica (en la analogía de la escultura y las causas que la determinan, la causa formal es el modelo que tiene el escultor –real o en su mente– para ejecutarla). Este fue uno de los motivos por los cuales las formas de los organismos debieran ser entendidas por mentes como la de Goethe o Coleridge en los mismos términos con que se aprecia una obra de arte: una aproximación estética a la biología. Por ejemplo, cuando después de que los botánicos Schimper y Braun vieran que en la distribución de los primordios de las plantas surgiera, de algún modo, el número áureo –el número áureo, también conocido como proporción divina, como lo denominaron en la época renacentista, jugó un papel muy importante en las artes de dicho período– hubo pensadores de la estética como Zeising que acabaron afirmando que la estructura de las plantas estaba construida según normas estéticas, algo inherente a las creaciones artísticas (Radl, 1909b).

No obstante lo que se acaba de decir (ver Richards, 1992), Kant también afirma que el propósito en los animales presenta aspectos que se pueden explicar desde una perspectiva mecanicista, en tanto que “la inclusión de muchos géneros animales en un *esquema común* [...] en términos del cual acortar una parte o extender otra [...] debería ser capaz de producir una gran variedad de especies” (Richards, 1992, p. 23; la cursiva es mía). Esto implica que la idea (ese *esquema común*) puede plasmarse una y otra vez mediante las simples leyes del movimiento. La idea o esquema común no sería otra cosa que el arquetipo, algo que podría conectarse, en el siglo XIX, con von Baer u Owen; este último concebía un dios creador que gobierna mediante causas secundarias y leyes de la naturaleza dictadas desde el principio de los tiempos (Rudwick, 1972; De Renzi, 1998). Pero siguiendo todavía a Richards, podemos ver que Kant va más lejos ya que, y esto es lo importante, se le podría considerar como el que justifica intelectualmente la evolución en el sentido de transformación de especies –si es que no bastara con esas traducciones mecanicistas del arquetipo–; para Kant, las especies actuales serían el resultado de que las especies, inicialmente “surgidas de la madre tierra por generación espontánea”, y cuya forma estuviera menos ajustada, en principio, a un propósito pudieran adecuarse ellas mismas en mayor grado tanto a sus circunstancias geográficas como a sus relaciones con otras especies. Aquí ya tenemos prefigurados los grandes temas del siglo XIX, desde la influencia de los factores ecológicos que atañen a la distribución geográfica de las especies, hasta las relaciones entre estos efectos y la evolución. Fijémonos que, como mínimo, estaría el germen de las posturas de Lamarck.

Sin embargo, estas ideas kantianas, tal como las expresó en la llamada *Tercera Crítica*, de 1790, junto con las ideas, entre otros, de Schelling y Goethe, constituyeron el germen intelectual del romanticismo: la filosofía de la naturaleza alemana (*Naturphilosophie*), que suponía el establecimiento de un orden universal de validez metafísica, conjuntamente con la superioridad del hombre, cuya consecuencia sería la de que éste ocupara un lugar preferente en la jerarquía de la naturaleza; a esto se añadiría que el hombre formaría una gran hermandad profundamente identificada con la vida y la existencia en general; la naturaleza era vista no como algo fijo sino en desarrollo (Gould, 1977a). Esta filosofía de la naturaleza (nos referiremos a la *Naturphilosophie* siempre que no se refiera a otra filosofía) tuvo consecuencias notables para el estudio de la vida y de las nociones evolucionistas pre-darwinistas. Estas consecuencias son, básicamente, 1) una determinada manera de concebir

las formas de los organismos de acuerdo con una unidad o idea que lo sintetizaría todo, el arquetipo, tal como ya hemos visto, lo cual conduciría a la llamada morfología trascendental o idealista, cuyas manifestaciones podemos hallar en las investigaciones de un Goethe acerca de la planta primordial (Radl, 1909b) o en los modelos de las conchas espirales basados en la espiral logarítmica, desde el canónico Moseley en 1838 hasta, muy próximo a nosotros, el modelo de Raup, que inicia la morfología teórica moderna (McGhee, 1999). 2) el orden universal mostraría leyes comunes y unificadoras, un punto de vista kantiano, para los procesos inherentes a la vida. De este modo, Kiemeier, en 1793, proclamaba que la fuerza que ha conducido hacia delante la serie de las especies es, la misma en leyes y naturaleza, que la causante de la sucesión de los estados de desarrollo embrionario (Richards, 1992; ver también Gould, 1977a). Este punto ya nos conduce, indirectamente, a los argumentos evolutivos propiamente dichos, aunque el término *evolución* todavía fuera utilizado indistintamente para no sólo hablar de sucesión de especies sino también de desarrollo embrionario. Al mismo tiempo, esta argumentación nos lleva a pensar, en términos modernos, en relaciones entre desarrollo y evolución (*evo-devo*). Las ideas básicas de recapitulación ya estaban puestas, aunque no todo el mundo pensara en términos de recapitulación, como fue el caso de von Baer. Tanto von Baer como Louis Agassiz fueron antievolucionistas, pero Agassiz sí creía en la recapitulación. Es más, ya en pleno desarrollo de la paleontología tal como la estableció Cuvier, Agassiz habló del triple paralelismo (Gould, 1977a) entre la ordenación de formas adultas, de acuerdo con una escala de perfección creciente, que sería aquella escala del ser que Bonnet había hecho explícita, la recapitulación de dicha escala a través del desarrollo embrionario como sucesión de estados adultos de especies “inferiores” y, finalmente, el mismo recorrido, en el orden de los fósiles hallados en estratos sucesivos a través del tiempo geológico. En esta época, la recapitulación es vista por muchos como movimiento (intelectual) a través de la clasificación y no necesariamente en términos reales de transformación de especies (Richards, 1992).

La forma y su evolución: el siglo XIX

No se pretende dar un carácter exhaustivo a estas consideraciones, sino que más bien se va a mostrar cómo todas estas ideas gestadas durante los siglos XVII y XVIII han influido en las concepciones de la forma en algunas de las grandes figuras de la investigación morfológica del siglo XIX, fueran evolucionistas o contrarios a dicha idea. Aunque Darwin, por pleno derecho, pertenece al siglo XIX, le dedicaremos un comentario aparte en el siguiente apartado.

Un muy conocido antievolucionista o, mejor, antitransformista, fue Georges Cuvier que, por otra parte, es considerado el fundador de la zoología y paleontología modernas. Su base fue la anatomía comparada y su concepción de la forma orgánica era netamente funcionalista. Sus comparaciones anatómicas sólo se podían utilizar dentro de cada uno de los cuatro grandes *embranchements*, sinónimos de nuestros filos o tipos, que para él se reducían a Vertebrata, Articulata, Mollusca y Radiata. Si bien los vertebrados y los moluscos se acomodarían más o menos a nuestros puntos de vista actuales, los radiados poco tenían que ver, puesto que reunían “celentéreos”, de una parte, y equinodermos, de otra, solamente a causa de la simetría radial. Los articulados ponían juntos artrópodos y gusanos segmentados. Cuvier se educó en Alemania, concretamente en Stuttgart. Sin embargo, no menciona, o no parece mencionar, arquetipos, aunque su insistencia en que no se podía efectuar comparaciones entre organismos de distintos *embranchements* asumía tácitamente alguna

necesidad al respecto; sin embargo, su postura en referencia al desarrollo embrionario, como veremos en seguida, no lo exigía para nada.

Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, de cual se hablará enseguida, le acusó de usar una metodología comparativa en los vertebrados (Geoffroy Saint-Hilaire, 1830), por la cual, a partir del hombre, se mostraba cómo las extremidades se modifican, pero sin en ningún momento decir que eso son modificaciones de las piezas que guardan siempre el mismo orden dentro de una misma estructura conexas. Recordemos que Kant sí que había entrevisto algo de esto, cuando hablaba de esquema común y de acortar una parte o extender otra, lo cual resultaría en una gran variedad de especies. Es decir, lo que disputa Geoffroy es que Cuvier no tiene en cuenta para nada la unidad de plan que se daría en un mismo *embranchement*. Además, Cuvier es un preformista y, en consecuencia, piensa en términos creacionistas. Cada germen ha sido creado independientemente por la divinidad y, por ello mismo, no es de necesidad que se mantenga ningún plan. Lo único que se requiere es que la forma esté ajustada, igual que una máquina, a las condiciones de existencia. Para ello, el ajuste entre sus partes ha de ser preciso y no se puede cambiar una pieza sin hacerlo con las demás. Es el principio de correlación orgánica. Si se modifican las condiciones de existencia, eso exige el reajuste de algunas piezas; la modificación no será posible y la especie no sobrevivirá al cambio y se extinguirá (Rudwick, 1972; Richards, 1992). Como preformista, no se plantea la causa primera de cómo surgirían las distintas estructuras y únicamente se plantea la causa final, la función a la que están destinadas.

Cabe decir que reconocer la epigénesis equivale a admitir que cada ser se forma, de alguna manera, a partir de otro que previamente está vivo. Los seres se reproducen, lo cual es lo contrario de la preformación, como ya vimos. Esa cadena de progenitores y descendientes es ya modificable; si se produce alguna modificación en el elemento progenitor responsable de la reproducción, el nuevo ser diferirá, y esto será la base del pensamiento evolutivo. Con la teoría celular, quedó claro que el espermatozoide y el óvulo eran células, como lo era el resto de la composición del organismo, y el huevo resultante de la fecundación del segundo por el primero también es una célula. Como que toda célula es hija de otra, en la modificación de esas células reproductoras radicaría la variación esperable. Con tal motivo, la epigénesis queda encuadrada en un marco teórico que va más allá de las cuidadosas observaciones del desarrollo del embrión de pollo con unas técnicas de microscopía mejoradas.

Pero la teoría celular es anterior a Cuvier y su contemporáneo Lamarck, que defiende una posición transformista. Cuando Lamarck publicó su *Philosophie zoologique* (Lamarck, 1809), la epigénesis había ganado prestigio y se reconocía que los organismos se reproducían. Lamarck nos podría parecer un seguidor de la idea de la escala del ser (no en el sentido que le daba Bonnet en su teoría del encapsulamiento), pero parece que eso fue un fruto de sus meditaciones (Radl, 1909b; pp. 8-9). Es muy posible que tales ideas gozaran de una cierta popularidad entre las clases instruidas y hubieran llegado a él de un modo u otro; es decir, que no parece haber relación, cuando menos directa, con los puntos de vista derivados de la *Naturphilosophie* alemana; su transformismo no parece tener siquiera relación con la postura kantiana antes mencionada. También parece ser que lo que Lamarck decía acerca del fundamento de sus afirmaciones en la observación tampoco tenía mucha base.

En sus ideas podemos hallar tres puntos esenciales (Lamarck, 1809): 1) la transformación de un sistema a otro nunca se efectúa mediante un salto, sino que es gradual (pp. 91-92); 2) son las costumbres, la manera de vivir y las circunstancias en que están inmersos los

individuos la causa de la forma de su cuerpo y la de sus órganos y no al revés, y, finalmente, 3) tiempo y circunstancias favorables es lo que necesita la naturaleza para realizar su obra. Según lo que se acaba de decir, las causas eficientes de la forma estarían en el ambiente. Sin embargo, en su *Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres* habla de necesidades *internas* que experimenta el animal y que conducen a la formación de un nuevo órgano a causa del movimiento que excita dicha necesidad (Radl, 1909b; p. 11). Para Lamarck (1809) la naturaleza sigue una verdadera polaridad que va de lo simple a lo complejo en sus producciones (p. 196) y, por lo tanto, animales y vegetales complejos son los últimos en aparecer.

Finalmente, para él la especie no existe, ya que cualquier cambio de situación hace que las nuevas condiciones influyan y cambien sus diversas características (proporciones de sus partes e incluso organización; Lamarck, 1809; pp. 56-57) y tales diferencias progresivas hacen que los individuos inicialmente procedentes de una especie se hayan convertido o *transformado* en los de otra. Esto negaría la existencia de especies perdidas (extintas), ya que progresivamente las circunstancias modificarían los individuos inicialmente asignados a una especie y los convertirían en los de otra especie actualmente representada. Como vemos, es una noción plenamente uniformitaria que negaba el catastrofismo universal postulado (Richards, 1992), entre otros, por Cuvier en 1799.

Debo hacer un inciso a partir de esto: Charles Lyell, en sus *Principles of Geology* (Lyell, 1832), se dedica a presentar los argumentos de Lamarck y a criticarlos. Él se adhiere a las ideas de Cuvier. Insiste en que no existen hechos autenticados de transmutación y para él, cada especie viene definida por su estabilidad. Cada forma representaría un salto con respecto a las formas afines, lo cual curiosamente entraría en contradicción con su concepción uniformitaria de la naturaleza y, en principio, fue antievolucionista.

La otra gran figura a la que se va a prestar atención es al ya citado Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, puesto que concibe la forma de una manera nueva y, además, Rudwick (1972) afirma que es capaz de formular una primera teoría evolucionista, aunque con huellas del pensamiento de Lamarck; sin embargo, Gould (1977a) considera que esto no es algo claro, y lo mismo autores tan autorizados como Radl (1909a), lo cual viene de la confusión que había con la palabra evolución. En principio, Geoffroy fue quien trajo las momias de animales del valle del Nilo halladas en las pirámides y que se usaron múltiples veces contra la evolución (Rudwick, 1972; Ruse, 1979). Anteriormente se ha introducido la figura de Geoffroy como antagonista de Cuvier en lo referente a la manera de practicar la anatomía comparada. La argumentación, junto con la respuesta de Cuvier, está en su obra, no tan conocida como la de Lamarck, pero cuya lectura es casi obligada: los *Principes de Philosophie zoologique*, cuyo título incluye la designación de filosofía zoológica en honor de Lamarck. En principio amigo de Cuvier, Geoffroy se distanció progresivamente de aquél y sus posturas antagónicas derivaron a una dura discusión. Étienne Geoffroy Saint-Hilaire es considerado como el cabeza de fila de los morfólogos trascendentales franceses (Gould, 1977a; p. 47); esto significa que estaba profundamente imbuido de la *Naturphilosophie* alemana, con todas sus consecuencias, entre otras la idea de la unidad de plan que uniría a todos los animales; lo mismo con las ideas de la escala del ser y de la recapitulación, pero esto último lo dejó en las manos de su discípulo Étienne Serres. Ahora bien, llama la atención que no deja de ser preformacionista. Si ello es así, el creador no deja de experimentar dentro de un mismo plan cada vez o pudo ser

verdadera evolución de los gérmenes ya creados (los mismos elementos se modifican de diferentes maneras según las leyes de movimiento; es decir, principios puramente físicos).

¿En qué piensa Geoffroy en su disputa con Cuvier? Piensa en que, más allá de las funciones nos encontramos con estructuras que se mantienen constantes. Él observa (Geoffroy Saint-Hilaire, 1830; p. 9) que, en los animales vertebrados, existen cuatro porciones en la extremidad anterior: hombro, brazo, antebrazo y mano, en el hombre. Que esta última equivale a la garra del gato o al ala del murciélago, y no quiere detenerse en consideraciones funcionales acerca de la parte terminal de dicha extremidad, lo cual es para él secundario. Sin embargo, para él, esa parte siempre aparece como conectada con la otra: el antebrazo. Y con ello pasa a los demás vertebrados: es el principio de las *conexiones*, lo cual se basa en observaciones y hechos. Esto le va a conducir, al llevarlo hasta su extremo, a la idea de unidad de plan para el reino animal. La parte terminal de la extremidad anterior de cualquier animal se puede comparar con la mano humana, ni que sea la de un caballo (p. 12). Sin embargo, para los que creen en la *finalidad* (función) de las estructuras, todo esto es secundario. Si existe esa unidad, según ellos, es a causa de la similitud de las funciones, lo cual choca con las evidencias (Ospovat, 1981). Sin embargo, la noción de arquetipo permite entender mejor todas estas cosas. Se presenta como una metodología unificadora (Geoffroy Saint-Hilaire, 1830; p. 13), que permite, dentro de lo general, especificar los aspectos particulares; v. g. la extremidad anterior de un fisípodo (sic) como caso particular de la estructura general. Esto iba básicamente contra que cada “familia” es única y, por lo tanto, como mucho, se puede generalizar dentro de ella, algo que ve como inútil (p. 21). En esta página y las siguientes enuncia el principio básico: que se trata de los mismos órganos que se complican; si eso se detiene, surgen los animales más simples, pero si continúa, surgen las formas más complejas. Y que no se trata de maravillas, sino de cuestión de *tiempo*. Por tanto, no animales diversos, sino que un solo hecho los domina. Estamos, pues, ante la unidad de plan.

Hay que pensar que Geoffroy Saint-Hilaire publica esta obra tan importante en 1830, y que las observaciones de Brown, por las cuales los elementos anatómicos llamados células en las plantas muestran siempre un gránulo que denomina núcleo, por diferente que sea su constitución, son del año 1833; algo más tarde, esto lo toma Schleiden (Radl, 1909b). Por lo tanto, la teoría celular no se había formulado como tal todavía. Geoffroy sigue siendo preformista. Su amistad con Haüy, el mineralogista y cristalógrafo, le hace pensar que los organismos ensamblan sus partes de modo que unas determinan las otras como lo hacen los distintos planos en un cristal. Bonnet había hablado de las distintas unidades del futuro ser ya conformadas, que crecían, cambiaban de forma y se desplazaban. El movimiento es accesible a las explicaciones mecanicistas. Los elementos de la organización se ensamblan entre sí como lo hacen las casas en un plan urbanístico, no arbitrariamente, sino según necesidades de posición, de conveniencia recíproca, que denomina “afinidades electivas de los elementos orgánicos” (Radl, 1909a). Aquí, la unidad de plan parece existir ya en los gérmenes creados y sólo las distintas condiciones los desarrollarán de una manera u otra. No obstante, estas ideas ya conducían a una postura que inducía a muchos a reafirmarse en sus ideas transformistas, por más que él, al parecer, negara su adscripción a tales ideas. Justamente, una de las acusaciones de Cuvier fue la de ver una base para el transformismo.

Para terminar con las ideas de Geoffroy Saint-Hilaire, debemos insistir en algo que para Darwin va a ser muy importante para explicar la evolución morfológica: las leyes de

correlación. Vienen a decir que ninguna parte del cuerpo se desarrolla en exceso sino es en detrimento de las otras. Los rudimentos los asimila a órganos que en otros animales están bien desarrollados, pero que al quedar en estado vestigial han perdido sus funciones. Como que Cuvier no concebía órganos –o estructuras– sin función, ello fue una parte más del choque entre ambos.

Pocos años antes, hacia 1828, Karl Ernst von Baer publicó el trabajo que se considera como el punto de partida de la moderna embriología. En este trabajo quedó claro que el desarrollo embrionario no consistía en una ascensión a través de la escala del ser; esta idea de la morfología trascendental era algo contra lo cual, a partir de un momento dado, se opuso. Los caracteres generales del grupo son los primeros en aparecer durante el desarrollo, lo cual hace que los embriones de un gran grupo sean muy semejantes, aunque los adultos puedan ser muy divergentes entre sí. Luego aparecen los caracteres específicos del grupo; v. g. el embrión de un pollo y el de un ser humano presentan fases muy semejantes hasta que uno se diferencia en ave y el otro, en mamífero. Sin embargo, un embrión de molusco no se parecería en nada al de un vertebrado. En definitiva, esto remite no a un solo arquetipo, sino a varios. Era lo que suministraba unidad a sus observaciones: se partiría de los aspectos generales del arquetipo durante las primeras fases embrionarias y luego se establecerían las diferenciaciones de nivel superior, hasta llegar a las particularidades de cada especie (Ospovat, 1981; Richards, 1992).

De todos modos, aunque von Baer era antievolucionista, volvía a dar argumentos a una teoría evolucionista, en tanto que de la unidad (el arquetipo), por ramificación, se llegaba a la diversidad, y ello tanto si se consideraba el problema desde la morfología adulta o la embriología (Ospovat, 1981) o, como añadió Louis Agassiz, a través de las formas fósiles ordenadas cronológicamente. Recordemos que Geoffroy afirmó que no había nada de lo cual maravillarse, que todo era una cuestión de tiempo.

Para cerrar este apartado, haré algunas consideraciones sobre Richard Owen. Este zoólogo retoma los principios de Geoffroy y hace una distinción básica. Los elementos que, independientemente de su función, siempre se presentan en conexión los denomina homólogos, mientras que aquéllos que se asemejan por realizar una misma función, los denomina análogos. El fundamento de la homología estaría en un arquetipo en el sentido de von Baer, no en el de una unidad de plan general para los animales. Los distintos arquetipos estarían en la mente del creador, como ideas en el sentido platónico, y cuya materialización correría a cargo de causas segundas, que obrarían en nombre del creador y que Owen identificaba con la naturaleza (ver Rudwick, 1972; p. 212). Owen, pues, creía en un creador, pero que no intervenía en su creación, lo cual mostraba su perfección, algo parecido a lo que decía Lyell acerca de la uniformidad y una naturaleza cambiante en un perfecto equilibrio dinámico, lo que también denominamos un estado estacionario.

Charles Robert Darwin: el punto de inflexión

Darwin marca un punto de inflexión con su *On the Origin of Species by Means of Natural Selection* (Darwin, 1859) y ya nadie, después de su edición y, a pesar de la polvareda que alzó, podrá decir que no existe un nexo de descendencia entre unas especies y otras. Sin embargo, tal descendencia está en relación con la reproducción (p. 489), que como ya se dijo más arriba, fue algo que costó mucho reconocer que era así, que cada ser podía producir seres semejantes a sí mismos y que no era un mero soporte de gérmenes preformados. Justamente, cuando Darwin (1859) habla de embriología dice algo muy importante: que la descendencia

entre especies es el enlace oculto que han estado buscando los naturalistas bajo el término “sistema natural” (Darwin, 1859; p. 449). Y no solamente es la reproducción uno de los elementos esenciales para el cambio; también lo son la herencia y la variabilidad (p. 489).

Ahora bien, nunca hace ninguna afirmación acerca de preformación o epigénesis, que son los temas candentes del siglo XVIII y bien entrado el siglo XIX (recordemos Geoffroy Saint-Hilaire), mas se supone que sí hubo de haberse adherido a la tendencia epigenetista (por influencia de su abuelo Erasmus Darwin, que iba contra la preformación; Richards, 1992) en tanto que realmente la descendencia (en organismos) recibe las modificaciones sufridas por los progenitores en sus elementos sexuales (Darwin, 1859; p. 443). El término elementos se supone que se refiere a las células reproductoras, aunque no parece haber tampoco referencia a la célula, un concepto que ya en 1839 estaba prácticamente perfilado en sus aspectos básicos con los trabajos de Schwann. Éste, por cierto, era muy religioso y temió las consecuencias que pudiera tener contra la creencia el rasgo unificador que había descubierto, en tanto que plantas y animales estaban relacionados por un principio de evolución común (en el sentido de desarrollo embrionario), que no era otro que la célula, puesto que espermatozoides, óvulos y cigotos son células (Radl, 1909b). El organismo no está preformado, sino que es un agregado de células derivado de la división del cigoto; dichas células se diferencian progresivamente y se asocian para formar los órganos; es lo que da sentido a la epigénesis y a la reproducción. La otra consecuencia es que se pueden modificar, bien las células germinales, bien el cigoto y, con ello, los resultados del desarrollo, lo cual es el fundamento de la variación y, finalmente, de los cambios transespecíficos o evolución en el sentido actual del término.

Si atendemos al *Origin* (Darwin, 1859; pp. 434-450), los aspectos referentes a la forma (morfología) y a su desarrollo (embriología) aparecen comentados a la luz de la teoría que despliega a lo largo de la obra. Darwin quiere discutir mediante su mecanismo de la selección natural los avances conceptuales acerca de la morfología que proceden, sobre todo, de Geoffroy Saint-Hilaire y, posteriormente, de Owen. Se trata de la unidad de plan, no tanto de la unidad de plan total que planteaba el primero, sino de aquella más limitada, que derivaría de los *embranchements* de Cuvier, asociados a los respectivos arquetipos que, dentro de estas mismas páginas, Darwin asociará con lo que él llama “ancient progenitor” (para nosotros, es más familiar ancestro o antepasado común). El hecho de la homología, tanto entre órganos de las distintas especies de una misma “clase”, como dentro del mismo organismo; v. g. estambres en plantas o miembros pares en tetrápodos, lo que también se conoce como homología serial, es algo que debe ser explicado. El ancestro común presenta esa estructura que, a causa de un “strong principle of inheritance”, se mantiene a través de las generaciones. Darwin, en esto, concuerda con Owen en que la explicación mediante causas finales (funcionalidad) no parece ajustarse. Para Owen, era el creador quien se había propuesto construir así el organismo y esto es lo que cita Darwin. Ahora bien, esa estructura mantenida constantemente está formada por diversas partes; v. g. húmero, radio/ulna, carpo, metacarpo y falanges para las extremidades anteriores de los tetrápodos.

Un primer problema se presenta cuando se pregunta por el origen del arquetipo: ¿lo deja en manos del creador, como pone en boca de Owen sin refutarlo? Sin embargo, para Owen en *On the Nature of Limbs*, de 1849 (ver cita literal en Rudwick, 1972, p. 212), el arquetipo sólo está en la mente del creador, que no interviene en la creación, sino que delega en la naturaleza, como antes se dijo. Sin embargo, el ancestro común adulto es para Darwin la representación del arquetipo (Darwin, 1859; p. 435). Si no hay explicación finalista ¿quiere

ello decir que ha surgido sin propósito, pero sin entrar en conflicto con su ambiente biótico y físico? Está claro cómo actúa la selección sobre las variantes dentro de la constancia de la estructura, pero ¿cómo surgieron las grandes novedades evolutivas –representadas por los arquetipos–, a partir de las cuales se trazarían las grandes vías de la evolución? Este problema se podría unir con el caso que se plantea a continuación.

Owen, a quien vuelve a citar, muestra que el cerebro está encerrado en una caja compuesta por numerosos huesos de formas muy variadas, lo cual constituye una ventaja en el parto de los mamíferos, pero no parece tener propósito en el de aves o reptiles. Aquí está en germen el concepto de exaptación (Gould & Vrba, 1982), como un rasgo no modelado por selección natural para su papel en el organismo y podría dar razón acerca de lo discutido en el párrafo anterior. De todos modos, ¿hasta dónde puede llevarse la modificación de la estructura homóloga? Darwin dice que al final se oscurece e, incluso, desaparece. El ejemplo de oscurecimiento basado en las aletas de los ictiosauros (*sea-lizards* los denomina) no parece muy afortunado, ya que las homologías propias de las extremidades son perfectamente reconocibles. Es obvio, no obstante, que muchos crustáceos parásitos han perdido, en su estado adulto, cualquier homología característica de su grupo. El oscurecimiento estaría más bien en las estructuras vestigiales; v. g. extremidades posteriores de mamíferos marinos que, sin embargo, se mantienen.

Ahora bien, la selección natural la concibe, aunque sin decirlo, como una de las grandes fuerzas de la naturaleza –sea la gravitación o la fuerza de interacción eléctrica– y sujeta a ley, como dichas fuerzas. Propongo una analogía que se basaría en lo siguiente: una piedra que sujetan los dedos de una mano, se dirige en línea recta hacia el centro de la tierra si los dedos se limitan a abrirse y la sueltan sin darle otro impulso. La selección obra del mismo modo; por decirlo con las palabras del propio Darwin (Darwin, 1859; p. 489): “And as natural selection works by and for the good of each being, all corporal and mental endowments will tend to progress toward perfection”. Dicho de otra manera: que en cuanto la selección actúa, lo que deba mejorar, mejorará, igual que caerá la piedra en cuanto los dedos se abran y la suelten. Aquí está, además, un rasgo de la evolución, que parece estar dirigida en un sentido muy preciso: la perfección. Gould (1977b) negó direccionalidad en el proceso concebido por Darwin, pero basta con leer ese párrafo, que además se corresponde con la penúltima página del *Origin*; es decir, que ya forma parte de las conclusiones, para convencerse que la afirmación de que Gould no parece bien fundada. Richards (1992) discute ampliamente esta cuestión (ver también González Donoso, 1981).

Veamos ahora lo que hay con respecto a la embriología. En su discusión (Darwin, 1859) está presente von Baer, como veremos enseguida; sin embargo, si bien esto es cierto, los aspectos recapitulacionistas continúan allí (Richards, 1992; ver más adelante). Darwin admite que existe una semejanza de las primeras fases embrionarias para los miembros de una misma clase –recuerda la famosa anécdota de Agassiz sobre la imposibilidad de atribuir a un mamífero, a un ave o un reptil un embrión conservado en un frasco que había olvidado de etiquetar previamente– y cómo esta semejanza no suele estar con frecuencia relacionada con las condiciones de existencia. Sólo las larvas, embriones con vida libre, lo están y, en consecuencia, elaboran complejas adaptaciones que pueden llegar a oscurecer dicha semejanza.

Las semejanzas iniciales cabe explicarlas por referencia a las mismas fases del desarrollo embrionario del ancestro común de la clase. Sin embargo, para Darwin no queda claro si el

desarrollo siempre representa un ascenso en organización a niveles cada vez más altos; hay casos en que sí ocurre (oruga-mariposa), pero en otros no, como los cirrípedos parásitos (larva más elaborada y machos convertidos en un simple saco; Darwin, 1859; p. 441), pero incluso hay casos en que el embrión es muy próximo al adulto, como es el caso de la marsopa, sobre todo sus extremidades, o el calamar, en que casi no hay metamorfosis. El desarrollo, para Darwin, a partir de todas las evidencias que reúne, es modificable y esa modificación puede sobrevenir incluso antes de que se inicie, sobre todo en los elementos sexuales masculinos y femeninos. Otra cosa es cuando aparecerá en vida, si pronto o tarde para el adulto. Aquí aparece implícita una noción de lo que, durante la segunda mitad del siglo XX se denominará heterocronía (De Beer, 1958; Gould, 1977a) como elemento capaz de promover variación y evolución.

Sin embargo, el desarrollo embrionario, a su vez, no sólo representa el paso a distintos niveles de organización (lo que hoy veríamos como diferenciación), sino que también implicaría todo lo referente al aumento de tamaño: el crecimiento. En el esquema de Darwin, junto con reproducción, herencia y variabilidad, el crecimiento forma parte del conjunto de leyes básicas para entender la evolución (Darwin, 1859; p. 489). Darwin es consciente de que además existen unas correlaciones de crecimiento y que órganos en mutuo contacto, al crecer, sus formas han de amoldarse a dicha circunstancia y que la organización total durante el crecimiento y el desarrollo hace “que cuando tienen lugar ligeras variaciones en cualquier parte, otras se modifican” (Darwin, 1859; pp. 143-150). Geoffroy Saint-Hilaire y Goethe ya habían hablado de estas cuestiones. Actualmente, cualquier investigador en biometría del crecimiento sabe que surgen correlaciones cuantificables. La cuestión es si tales correlaciones son causadas por leyes internas del crecimiento (como la ley de la cual se hablo más arriba de Geoffroy, también conocida como ley de la compensación del crecimiento) o por efectos de la selección sobre las modificaciones, que conduciría a una especie de economía de la naturaleza, que Goethe ya había mencionado, pero desde una perspectiva internalista.

Al no estar claro si las correlaciones son impuestas por los aspectos intrínsecos del crecimiento o por selección, tampoco quedaría claro si existen limitaciones a la variación, un problema que se suscitó con mucha intensidad a partir de la segunda mitad del siglo XX, como enseguida veremos. Aquí se presenta otra vez el mismo problema del mantenimiento de la unidad de plan para las estructuras adultas a partir del ancestro común. El “strong principle of inheritance” fue el que sirvió de justificación para el primer caso (unidad de plan y homologías), y parece que se extiende a la interpretación evolutiva de las generalizaciones empíricas de von Baer. En ambos casos, parece que se trata de aspectos no influenciados o aislados con respecto a las condiciones de existencia. La selección está limitada a actuar en la gama de variantes dentro de esa constancia estructural. Estamos, pues, ante una verdadera limitación.

Pues bien, dichas partes sí que pueden modificarse por ligeros pasos que serán objeto, posteriormente, de la acción de la selección natural y, de aquí, las diferentes adaptaciones de los miembros anteriores, como son las alas de las aves y de los murciélagos, tan distintas entre sí en lo referente a las modificaciones que implican, o las extremidades de las formas corredoras; en cada caso, la selección las conduce a diversos propósitos funcionales. Lo mismo cabe decir para las homologías seriales, que en las formas primitivas cada estructura es prácticamente semejante a otra. Así, los apéndices en los artrópodos son muy semejantes en los trilobites, con excepción de las antenas, mientras que en los crustáceos se modifican a fin

de dar antenas, mandíbulas, apéndices locomotores propiamente dichos y, finalmente, apéndices nadadores, pero siempre se derivan de la misma estructura básica. Aquí tenemos aquello que Kant entreveía: el principio mecanicista que actúa sobre el arquetipo; la novedad es la selección natural sobre las distintas variantes, que confiere el propósito. Esto aparece como una indicación de la evolución según módulos que son parcialmente independientes unos de otros, que dará origen al concepto de evolución en mosaico de Louis Dollo (Gould, 1977a) y que también está asociado con lo que hoy día se conoce como *modularidad* (Callebaut & Rasskin-Gutman, eds. 2005).

El pensamiento evolucionista de Darwin, sin embargo, no surge armado de su cabeza como lo hizo Palas Atenea de la cabeza de Zeus, según cuenta el mito; algo parecido ocurrió con Geoffroy Saint-Hilaire y su pensamiento final. Uno de los precedentes de Darwin era, como ya se avanzó, un familiar, su abuelo Erasmus Darwin, que dio la vuelta a un argumento que Linné expresó ya muy tardíamente: el de la producción de nuevas especies mediante hibridación; pero Erasmus no sólo fue cautivado por dicho argumento, sino que también lo fue por otro del enemigo de Linné, Buffon: los tipos creados degeneran por influencia del ambiente y derivan en una multitud de especies.

Hemos visto que los temas de la evolución morfológica deben mucho a la unidad de plan de Geoffroy Saint-Hilaire (recordemos la oposición de Cuvier a causa del transformismo que, implícitamente, contenía), pero el interés de Darwin por Geoffroy viene del que fue su profesor en Edimburgo, en sus años de estudios de medicina: Robert Grant, cuyos puntos de vista eran más bien materialistas. Grant era admirador de Lamarck y amigo de Geoffroy y, realmente, asustó al joven Darwin cuando le expuso sus puntos de vista evolucionistas. Estos se basaban en la unidad de plan y la recapitulación, que darían razón de las múltiples características que relacionaban a los animales entre ellos. Pero las ideas de su abuelo Erasmus Darwin también tuvieron una gran influencia; éste publicó en 1796 un libro titulado *Zoonomia*, cuya posición era contraria a la preformación y que se acogía a las últimas ideas de Linné, así como también de Buffon, para construir una teoría sobre cómo se originaban las especies, para lo cual tomaba la embriogénesis como modelo (Richards, 1992).

El argumento esencial de Richards (1992) es que Darwin sigue los pasos del abuelo en cierto sentido, puesto que ya a partir de los cuadernos de notas (sobre todo el *Notebook B*, accesible en <http://darwin-online.org.uk>) empieza a concebir la evolución (de las especies) sobre la base de un modelo embriológico. Esto consiste, básicamente, en postular la analogía entre la evolución de las especies y el desarrollo embrionario. Es decir, el embrión se desarrolla y cambia morfológicamente de acuerdo con el principio de recapitulación. Todas las cuestiones de unidad de plan o de la unidad dentro de cada *embranchement* de Cuvier podían quedar aclaradas a la luz de tal principio. Richards (*op. cit*) destaca que, al tratar el tema de la embriología en el penúltimo capítulo del *Origin*, queda enmascarada su importancia en la construcción de la teoría, aunque esté en su base. Esa importancia surge del estudio de los mencionados cuadernos de notas.

Richards mantiene que, aunque Darwin parece convertirse a las ideas de von Baer (Gould, 1977a; Ospovat, 1981), no dejó en el fondo de pensar en términos de recapitulación, lo cual era el fundamento de su concepto de evolución progresiva anteriormente mencionado. Hay una analogía muy chocante (Richards, 1992) entre dos esquemas que no se sabe si se formularon independientemente en el tiempo o no (casi simultáneamente en 1837). El primero fue publicado por Grant, su antiguo maestro de Edimburgo; en el hace una interpretación

gráfica de la idea de la relación embriológica entre los arquetipos de von Baer: a partir del germen, común a todos los animales, derivarían independientemente los cuatro arquetipos según una estructura ramificada, a saber: invertebrados, peces, mamíferos y el hombre. El otro esquema es de Darwin y está en la página 36 del *Notebook B*; así como el esquema de Grant es embriológico, el de Darwin es un esquema de descendencia de especies; es decir, evolucionista en nuestro sentido actual. Aquí las especies surgen de nodos, que serían los antiguos tipos, lo cual daría razón de las agrupaciones de géneros. El nodo representaría lo general, mientras que las especies representarían sus modificaciones particulares, de la misma manera que los arquetipos de von Baer estarían en la base del desarrollo de cada grupo y después, al final de aquél, aparecerían los caracteres concretos de las especies. Esto alude a un claro modelo embriológico de la evolución, pero de alguna manera basado en von Baer. Sin embargo, el conocimiento más directo de von Baer por parte de Darwin (a partir de conferencias y traducciones) es más tardío que esta fecha (Richards, 1992).

Ahora bien, según Richards (*op. cit.*), Darwin parece revelar una posición recapitulativa en el capítulo XIII del *Origin*. Ahí afirma (Darwin, 1859; p. 450) “It should also be borne in mind, that the supposed law of resemblance of ancient forms of life to the embryonic stages of recent forms, may be true” y parece insinuar algo parecido a adición terminal (Darwin, 1859; p. 447; ver también Richards, 1992; p. 154).

Los problemas son los mismos que los que planteaba la homología. ¿Qué es lo que retiene la forma embrionaria inicial y por qué todo se edifica en torno a ella, sea por aparición de los caracteres particulares o por recapitulación de las formas antiguas ya extintas? Se invoca un “strong principle of inheritance”, pero eso lo único que hace es mostrar que hay una herencia fuerte y otra débil. No podemos pedir a Darwin el conocimiento de una ciencia que todavía no existía (“...laws governing inheritance are quite unknown”; Darwin, 1859; p. 13). Baste con que nos haya mostrado el problema e incitado a su solución.

Después de Darwin

Darwin culmina la biología de toda una época; con ello quiere decirse no sólo que plantea las cuestiones básicas, sino que lo hace para unificar el estudio de la vida alrededor de la evolución. El tema que nos ocupa es la evolución morfológica que, como hemos visto, tanto en lo referente a la forma adulta como a su desarrollo, ocupa una parte esencial de las investigaciones de Darwin. El ambiente tiene una parte importante en este juego, pero según las propias palabras de Darwin, distan de ser importantes los efectos de las condiciones de vida sobre las leyes de reproducción, crecimiento y herencia (Darwin, 1859; p. 10). Sin embargo, al cambiar aleatoriamente el ambiente, la selección natural favorece las variantes más adecuadas a cada tipo de condiciones, y eso podría significar un recorrido completamente al azar de las diversas características que a cada momento son seleccionadas, pero también vimos que existía una direccionalidad inherente al cambio basada en su modelo embriológico de la evolución que se funda, hasta un cierto punto, en la recapitulación. Sin embargo, y como ya dijimos, el problema de la herencia no estaba resuelto en su época. No es hasta 1865 que Mendel publica sus leyes (Jahn et al. 1990); es decir, seis años después del *Origin*. A partir de aquí, la genética avanzó en una trayectoria vertiginosa hasta los puntos de vista actuales, que irían desde la situación de los factores hereditarios en la célula hasta la base molecular del gen.

La genética pareció dar la clave de uno de los puntos clave que planteaba la teoría evolutiva de Darwin: el origen de la fuente de variación hereditaria, debida a mutación y

recombinación. Ambas se producían aleatoriamente, lo cual estaba en continuidad con la idea básica de Darwin, aunque él le daba otro sentido, como enseguida se comentará: el de ignorancia. El posterior desarrollo de la genética de poblaciones durante la primera mitad del siglo XX hizo que a principios de los años 40 surgiera la teoría sintética de la evolución, que asumía los hallazgos de la genética y veía en la selección natural de Darwin uno de los mecanismos responsables de la segregación de la variabilidad hereditaria. Sin embargo, a este mecanismo habría que añadir otros tres: tasa de mutación, migración (flujo genético) y deriva genética. Una importante exposición de esta síntesis moderna de la evolución, con un enfoque especial sobre los problemas planteados por el registro paleontológico, se puede hallar en el famoso libro de George Gaylord Simpson *Tempo and Mode in Evolution* (Simpson, 1944). Ahora bien, la teoría sintética supone un grave inconveniente: la selección no se mide por el avance que significa para la supervivencia promocionar determinados rasgos –morfológicos, fisiológicos, etc.– dentro de un espectro de variabilidad, sino que se la estima como la principal promotora del cambio de frecuencias génicas, lo cual presenta el problema de afirmar que cada rasgo (fenotipo) está regido por un gen, algo que veremos que no es así para los caracteres morfológicos.

Las cosas fueron mostrando que los problemas que se resolvían abrían más y más preguntas. Como que la temática de este artículo versa sobre los aspectos de la evolución morfológica, hay que hablar del proceso básico generador de forma: el desarrollo embrionario y sus mecanismos causales, los cuales deben ser situados en el contexto de la epigénesis y no la preformación. Sin embargo, si bien no hay estructuras preformadas, sí existe una *guía* que posteriormente será denominada *información*, que conducirá el desarrollo a su *telos*; es decir, como consecuencia final del proceso (Greene, 1976). El material hereditario (ADN), que es parte de esa guía, se duplica mediante ordenación de nucleótidos sobre la matriz que representa las dos ramas de la doble hélice abiertas y con unas reglas muy precisas. Ahora bien, no toda información es necesariamente genética, sino que también es epigenética y es hereditaria a su vez (Jablonka & Lamb, 2006).

Después de Darwin, Haeckel dio una versión evolucionista de los procesos de recapitulación (De Beer, 1958; Gould, 1977a), que se resumía en la frase “la ontogenia recapitula mecánicamente la filogenia”. En la teoría de Haeckel destaca la adición terminal de caracteres, que son modificaciones adquiridas en estado adulto y heredadas, y que se convierten en fases embrionarias en el siguiente paso. Esta insistencia en la herencia de caracteres adquiridos hizo que se tildara de teoría lamarckista. Acabamos de ver que esto, en parte, lo admitía Darwin. Arrastrar toda la filogenia en el desarrollo individual implicaba haber de abreviar el proceso (acelerarlo) o incluso condensarlo. Al eliminar la contradicción con la genética mendeliana y los aspectos lamarckistas, esto abriría la puerta a la noción de *heterocronía*, que ha dado lugar a una vía para la comprensión de la evolución desde el punto de vista del desarrollo, lo que se conoce con el nombre familiar de *evo-devo* (para una historia del tema, ver Gilbert, 2003). Es importante decir que aunque se inicia en Haeckel, dentro del siglo XIX, su manifestación moderna se inicia en los años 70 de la mano del paleontólogo Stephen Jay Gould (Gould, 1977a) y un biólogo del desarrollo interesado en la evolución y los patrones históricos mostrados por el registro fósil, que fue Pere Alberch. Una selección de sus trabajos relevantes, así como tres artículos que enfocan su trabajo desde tres puntos de vista diferentes se puede encontrar en Rasskin-Gutman & De Renzi, eds. (en prensa).

La teoría de Darwin relacionada con la evolución de la forma es una teoría que indaga, en último término, el origen de las adaptaciones mediante la selección natural. Las variantes se producen al azar y aquí Darwin (1859; p. 131) planteó que, aunque esto era incorrecto, servía para reconocer la ignorancia de las causas que operaban en cada caso particular de variación. Sin embargo, notaba que existían leyes de crecimiento y correlaciones de crecimiento, ya observadas por los criadores en general, que al efectuar selección artificial sobre una característica arrastraban inconscientemente otras. Una vieja correlación de crecimiento ya había sido razonada por Galileo Galilei (1638) en uno de sus famosos diálogos, cuya traducción a términos modernos sería la denominada semejanza elástica: los huesos largos de un animal, al aumentar de tamaño en un factor determinado, aumentan su sección en un factor mucho mayor a fin de poder soportar la carga ejercida por la masa del animal.

Todas estas consideraciones llevan a plantear varias cuestiones. Se ha llegado a decir que todo rasgo de un organismo es adaptativo y, en cambio, el mismo Darwin (ver apartado anterior) afirmaba que los planes básicos habían surgido sin mostrar propósito (¿por qué solamente dos extremidades y por qué con la estructura que muestran?). Las estructuras morfológicas se pueden estudiar desde el punto de vista de su modo de operación mecánica y, de aquí, intentar inferir las funciones que ejercen. A estos problemas han sido siempre sensibles los paleontólogos, ya desde Cuvier o Geoffroy Saint-Hilaire. Declarar que toda estructura es adaptativa, y que los cambios direccionales que se observan en series de fósiles ordenadas cronológicamente implican selección natural conducente a la mejora funcional, implica una tautología. Rudwick (1964) fue consciente de esto, así como también de que una parte muy importante de formas extintas, como los equinodermos paleozoicos, presentaban estructuras que no estaban presentes en los equinodermos actuales; v. g. las ranuras dispuestas en rombos sobre la teca de los rombíferos (†). De esta manera, los métodos comparativos al uso que pudo emplear Cuvier para los vertebrados no podían ser utilizados, por la sencilla razón de que uno de los elementos estudiados faltaba en uno de los términos de la comparación. Rudwick propuso ver cómo tales estructuras podrían funcionar mecánicamente y, de aquí, qué funciones podían cumplir; se escogía aquella función que dentro de los límites impuestos por los materiales orgánicos podía ejecutar mejor la estructura; dicho de otro modo, la estructura estaría próxima al *paradigma* propuesto para aquella función. Esto permitió asignar funciones a estructuras anómalas de braquiópodos (*Prorichthofenia*) o las estructuras antes mencionadas en los rombíferos, que se concluyó que eran estructuras respiratorias no presentes en los equinodermos actuales. Mediante el paradigma se puede, a su vez, comparar la eficiencia de las estructuras implicadas en las tendencias evolutivas y decidir si se incrementa progresivamente o no.

Sin embargo, es de alto interés la cuestión de si todo es o no adaptativo. El problema está en el desarrollo embrionario, que tiene su propia mecánica y es la causa de que aparezcan finalmente estructuras en diversas etapas del ciclo vital de los organismos, y esto parece desprenderse siempre de la lectura de Darwin (1859). Él mismo habla de la estructura del cráneo de todos los vertebrados y el sentido que tiene esto para los mamíferos placentarios, pero no para los reptiles o las aves. Esto plantea un importante problema para los que creen que todo es adaptativo, lo cual procede de tiempos muy antiguos y fue una actitud que Cuvier exacerbó. Gould & Vrba (1982) mostraron que para estos aspectos se necesitaba un concepto ausente en la literatura tradicional sobre el tema: el de *exaptación* que, al contrario de la adaptación, la selección natural no había intervenido en su modelado para su finalidad específica: la *función*; entonces, las exaptaciones sí prestan servicios al organismo que las

posee, pero no son funciones, sino *efectos*. En el esquema de Gould & Vrba, adaptación y exaptación forman parte de un concepto más amplio: el de aptación. Pero no todas las características son aptaciones, sino que pueden haber rasgos que no proporcionen servicios a su poseedor y sobre los cuales no intervenga la selección: son las no-aptaciones, con lo cual se abarca todo el cuadro.

Ahora bien, la causa final no es suficiente. Se han de cumplir previamente otros requisitos. Ya vimos que Kant consideraba que los aspectos mecanicistas daban razón de una parte importante de la naturaleza de los organismos. Además, las funciones, en parte, se pueden estudiar desde ese punto de vista; pero hay más: el preformista Geoffroy Saint-Hilaire hablaba de algún tipo de afinidades electivas en el ensamblaje de las estructuras preformadas, y esto se refiere a la formación de la estructura y no a sus funciones. No es, sin embargo, hasta el siglo XX que estos aspectos mecánicos cobran importancia y son estudiados en la gran obra *On growth and form*, de D'Arcy Wentworth Thompson (Thompson, 1942). Esto significa conceder importancia, desde el punto de vista de la causalidad, a las causas eficientes. En otra metáfora aristotélica citada por Thompson (*op. cit.*) se dice que la casa es para vivir (causa final), pero necesita de los albañiles (causa eficiente), de la piedra o la madera (causa material) y del plano de la misma (causa formal). Hay que ensamblar el conjunto; desde dentro, eso sí, lo cual nos conduce a principios de autoorganización que se basan en las propiedades intrínsecas de los materiales que entran en juego: células, tejidos, órganos.

Las consideraciones sobre la unidad de plan, ni que sea en los cuatro *embranchements* de Cuvier, ya mostraron a Darwin una estructura estable dentro de la cual la evolución podía jugar, pero sin salirse de ella. El paleontólogo alemán Adolf Seilacher planteó que esto determinaba para la forma una carga que se arrastraba a través de la filogenia y que limitaba (*constrain*), de alguna manera, las posibilidades evolutivas, que él denominó *factor-histórico-filogenético*. Pero además, los distintos tipos de materiales disponibles en el contexto histórico, dentro de la organización que éste determina, han de jugar de acuerdo con sus propiedades, determinadas por las leyes de la física y de la química, lo cual nos lleva a los aspectos mecanicistas del problema, y son aspectos que la vida no puede saltarse, con lo cual aparece otro tipo de limitaciones (*constraints*). Esto tiene que ver con la *fabricación* de las estructuras, lo cual deja un margen para la variabilidad, que no puede ser indefinida. Sobre esa variabilidad actuará la selección natural para elaborar las distintas adaptaciones (*función*). En conjunto, la forma y su evolución estaría regida por tres factores: histórico-filogenético; estructural o, también, de fabricación, y funcional (Seilacher, 1970; Raup, 1972), en un esquema triangular denominado *Konstruktions-Morphologie*, a lo cual, posteriormente, se añadió un cuarto aspecto: el ambiente efectivo, con lo cual de un triángulo se pasó a un tetraedro, y un cambio de nombre: *biomorfodinámica* (Seilacher, 1991).

La carga histórica, que se correspondería con la unidad de plan correspondiente a cada arquetipo, se justifica en términos de la estabilidad del desarrollo embrionario, que también justifica la conservación de los estados iniciales (von Baer). Toda la experimentación desde el siglo XIX hasta el presente ha mostrado que esto era así. Fue Waddington (1957) quien llamó la atención sobre estas cuestiones con los conceptos de *canalización* (el proceso sigue vías o canales –*creodos*– de seguimiento obligado) y *homeorresis* (capacidad por la cual el desarrollo puede ser perturbado en su *fluir*, pero tiende a recuperar su destino final también en el *fluir*) que describen la estabilidad del proceso. Los cambios genéticos jugarían el papel de perturbaciones internas del desarrollo, que tendería a amortiguarlos o anularlos. Esto plantea

la cuestión de cómo juegan los genes en la producción de la forma. Por una parte, hablamos de material hereditario cambiante, pero por otro, hablamos de estabilidad, pero es una estabilidad dinámica, no la de la casa que, si no se estropean sus partes, se mantiene. El organismo es un sistema abierto alejado del estado de equilibrio, a diferencia de una casa construida con materiales no perecederos.

La primera pregunta es sobre la relación entre genes y morfología. ¿Cómo un carácter morfológico se asocia con un gen? Sin embargo, los genes expresan primariamente proteínas. La realidad es que los caracteres morfológicos implican interacciones génicas. Las proteínas formadas pasan a estar integradas en células o matrices extracelulares, y su interacción confiere diversas propiedades mecánicas y químicas tanto a las células como a las matrices, que se traducen en cosas tales como movimiento; también adherencia, o imposibilidad de adherirse, entre determinados tipos de células y las matrices correspondientes, lo cual se extiende a las propiedades de los tejidos y los órganos, con la consiguiente aparición de forma como resultado de alcanzar el equilibrio dinámico. En esto consiste la causalidad eficiente asociada con la expresión de los genes; en conclusión, algo indirecto. Pero esto se refiere a los genes estructurales; estos se expresan mediante regulación génica, que corre a cargo de los genes reguladores. Genes que regulan genes. Ahora bien, ¿qué factores regulan los genes reguladores? Hay consenso, a partir de un momento dado, de que los acontecimientos epigenéticos son los que regulan el conjunto en una interacción dinámica. Esto se inicia con los trabajos de Alberch (1982) y Edelman (1988). Alberch (1991) afirma que el desarrollo es efecto, pero también causa, de la expresión de los genes, frente al esquema mecanicista dominante, como ya se comentó anteriormente. Trabajos recientes como el de Salazar-Ciudad (2008) muestran cómo la compleja morfología de los dientes de los mamíferos (cúspides, crestas, etc.) se generan a partir de un juego complejo de expresión génica y acontecimientos epigenéticos que evocan nuevas secuencias de expresión génica. Otra cuestión es si la elección de una vía de desarrollo u otra es una cuestión aleatoria. Alberch (1991) muestra con experimentos anteriores cómo las ranas, si hay pérdida de dedos, siempre pierden el primer dedo, mientras que las salamandras pierden el quinto, si alguno hay que perder. Esto se observa mediante el uso de inhibidores mitóticos, pero también se muestra a través de la filogenia de ambos grupos (anuros y urodelos). Hay pues una direccionalidad impuesta por el desarrollo, que en parte dirige la evolución y genera tendencias evolutivas. Pero hay más, el desarrollo está canalizado y, por lo tanto, hay unas pocas vías que conducen a campos de variación discretos y pasar de un dominio a otro de variación sólo puede tener lugar por saltos al traspasar un umbral, y basta un pequeño cambio en un gen cuantitativo para que ello sea así (Waddington, 1957; Alberch, 1980, 1989). En consecuencia, la evolución puede responder a un modelo gradual dentro de esos campos discretos de variación, pero en general presentará soluciones de continuidad, que no quiere decir que se produzcan saltos inmensos, sino cambios discretos apreciables, como las pérdidas totales de dedos de las que hablaba Alberch (1991).

Si continuamos con el problema de la unidad de plan (que conlleva la semejanza de las primeras fases del desarrollo embrionario), hacia mediados de los 90 del siglo pasado se vio que, para los animales, existe un conjunto de genes homólogos compartidos: los genes *Hox*, y las diferencias entre los distintos filos animales surgen de cómo estos genes son regulados y cómo las proteínas codificadas por ellos regulan los genes-diana (Gilbert, 2000). Esto daría origen a una unidad general de plan. Se ha pensado en las llamadas homologías profundas (Shubin & Marshall, 2000), que comparten una base genética común; v. g. en la formación

del ojo, tanto en invertebrados como vertebrados, juega un papel esencial el gen *Pax6/eyeless*. La presencia de genes *Hox* y las homologías profundas mostraría que los animales tienen una raíz común, lo cual concordaría con von Baer o con el esquema de Grant a que se hacía referencia en el apartado anterior, en el cual todo partiría del germen y se derivarían inmediatamente los arquetipos. Sin embargo, a pesar de las diferencias, los arquetipos embrionarios son más semejantes de lo que parece, con zonas de expresión de los *Hox* en la misma sucesión espacial. Entonces podríamos pensar, más bien, en una unidad de plan parecida a la de Geoffroy Saint-Hilaire. Sin embargo, Shubin & Marshall (*op. cit.*) señalan que, aunque existe una homología manifiesta entre el miembro anterior del pollo y el del ratón, ambos difieren en el papel que juega un mismo gen (*Wnt3a*) en el desarrollo de su eje próximo-distal; es decir, estructuras homólogas pueden ser configuradas por interacciones génicas diferentes. Ahora bien, existen ejemplos en que los mismos genes pueden participar en la formación de estructuras no homólogas. Las homologías, además, ni siquiera puede pensarse que se forman de la misma manera en los embriones. De esta manera, una estructura homóloga de todos los vertebrados como es el tubo neural se forma de manera muy distinta en anfibios y en peces, lo cual tiene que ver con que el desarrollo es algo muy dinámico y al mismo resultado se llega por vías muy distintas (Alberch, 1985).

Todo esto nos hace pensar que la unidad de plan no se debe considerar como un aspecto fijado y congelado. Uno de los aspectos esenciales de la unidad de plan es la homología. Müller (2003) exponía que la homología, una vez generada e integrada en el *Bauplan*, se hace autónoma; es decir, se independiza de sus bases genéticas y epigenéticas (como acabamos de ver). Entonces pasa a actuar como un *organizador* (en el mismo sentido que ocurre con el labio del blastoporo en los anfibios), con lo cual pasa a tomar la dirección del proceso de desarrollo.

Y éste es, a grandes rasgos, el panorama que se abrió a los cien años de la publicación del *Origin*, y sólo en lo que atañe a la evolución morfológica, y además de una manera muy parcial.

Conclusión general

La forma cambiante de los organismos fue, hasta cierto punto, el tema máximo del *Origin* de Darwin. Las grandes preguntas que él reunió y reformuló para darles respuesta dentro del marco de la teoría evolutiva, se mantienen y generan otras muchas. La cuestión de la unidad de plan la resolvió por descendencia modificada a partir de un antepasado común, igual que las semejanzas de las primeras fases embrionarias, pero ya hemos visto que esto sólo es el comienzo. Hemos visto que la vida tiene aspectos de finalidad, pero también mecanicistas, aunque ninguno de los dos baste para explicarla.

Hay una idea básica que surge al final del siglo XVIII, que Kiehmeyer formuló muy precisamente: las secuencias del desarrollo embrionario y el orden en sentido de perfección progresiva que mostraría una clasificación de los seres vivos hasta llegar al hombre, son una consecuencia de las mismas leyes. Esto dio pie a que muchos científicos de esa primera época estudiaran simultáneamente procesos embriológicos y trataran de ver algo de ese despliegue en las secuencias temporales mostradas por los fósiles. Un ejemplo muy importante al respecto fue el de Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, estudioso de malformaciones en pollos y de secuencias de reptiles fósiles. Asimismo, el inicialmente geólogo Darwin monta su teoría mediante un modelo embriológico de la vida; la gradualidad del desarrollo embrionario era lo

que se desprendía en el marco de observación de la época. Ahora bien, hemos visto cómo los estudios sobre el desarrollo durante el siglo XX han mostrado su naturaleza discontinua.

Del mismo modo que los primeros paleontólogos se interesaron por la forma en general, los paleontólogos de nuestra época también estamos, o deberíamos estar, comprometidos con dicho estudio, tanto morfológico como de desarrollo. No sólo por la problemática intelectual que ello plantea, sino porque sólo contamos prácticamente con aspectos morfológicos, pero es sobre esos aspectos sobre lo que se funda todo lo relevante en la vida, y eso fue lo que percibió también Darwin. La monumental obra de Darwin fue un estímulo para estudiar el registro desde un punto de vista evolutivo. Nociones tales como la de radiación surgieron precisamente de dicho acicate.

Los paleontólogos de la segunda mitad del siglo XX han aportado numerosos aspectos al conocimiento de la forma que luego han tenido repercusiones en otros campos de la biología. Baste con pensar en los procedimientos de Rudwick para investigar la funcionalidad implícita en las estructuras de los fósiles, o la *Konstruktions-Morphologie* (biomorfodinámica) de Seilacher, que al fin y al cabo es el que plantea los límites del adaptacionismo inherente a la teoría sintética de la evolución (Gould & Lewontin, 1979). Y aquí, otra gran obra, también del siglo XX, el ya citado *On Growth and Form*, de D'Arcy W. Thompson, con su hincapié en las causas eficientes, materiales y formales, que deberían ser integradas del esquema de Seilacher. El aspecto de la causa formal significa que existen modelos de acuerdo con los cuales se construyen las formas orgánicas –el uso del término arquetipo, sin la connotación platónica de Owen, sino como esquema formal construido por nosotros, que reflejaría unos contenidos básicos de información retenidos en toda la descendencia– y que conducen a la morfología teórica moderna –con sus precedentes en los inicios del siglo XIX– tal como la concibió Raup con sus modelos de las conchas isométricas y el morfoespacio generado por unos pocos parámetros.

Todo esto debería animarnos, insisto una vez más, a los paleontólogos a emprender estudios sobre forma y desarrollo. Un ejemplo nos bastará para entenderlo: las conchas de invertebrados (moluscos, braquiópodos) crecen por acreción y, en consecuencia, hay un registro importante de su ontogenia, que conlleva diferenciación de elementos ornamentales, que son respuesta de la diferenciación del tejido vivo que la segrega. Esto quiere decir que podemos estudiar problemas de *evo-devo* con nuestros fósiles. Se trata de un campo que no está cerrado ni mucho menos, y que empieza a haber estudios importantes en organismos actuales (recordemos el de Salazar-Ciudad, 2008, referido a la ontogenia de la morfología dental). Como dijo Gould (1995), los paleontólogos deberíamos ocupar el lugar que nos corresponde en la junta de gobierno del discurso evolutivo, no en lugar hegemónico, pero sí en pie de igualdad, ya que no en vano somos los que detentamos el archivo.

Agradecimientos

Agradezco a la organización, y especialmente al Dr. Paul Palmqvist, su amable invitación a pronunciar la conferencia desarrollada en este trabajo, que forma parte de las investigaciones asociadas con el proyecto CGL2006-13808-C02-02 del Ministerio de Educación y Ciencia.

Referencias

- Alberch, P. 1980. Ontogenesis and morphological diversification. *American Zoologist* **20**, 653-667.
- Alberch, P. 1982. Developmental constraints in evolutionary processes. In: *Evolution and Development* (Ed. J.T. Bonner). Springer-Verlag, Berlín, 313-332.

- Alberch, P. 1985. Problems with the interpretation of developmental sequences. *Systematic Zoology* **34**, 46-58.
- Alberch, P. 1989. The logic of monsters: evidence for internal constraints in development and evolution. *Geobios*, mémoire special **12**, 21-57.
- Alberch, P. 1991. From genes to phenotype: dynamical systems and evolvability. *Genetica* **84**, 5-11.
- Bunge, M. 1976. *La investigación científica: su estrategia y su filosofía*. Editorial Ariel, Barcelona, 955 pp.
- Callebaut, W. & Rasskin-Gutman, D., eds. 2005. *Modularity. Understanding the development and evolution of natural complex systems*. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 455 pp.
- Darwin, C.R. 1859. *On the origin of species by means of natural selection* (edición facsimile 1964 de la original de John Murray, Londres). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 513 pp.
- De Beer, G. 1958. *Embryos and ancestors*. 3ª edición. Oxford at The Clarendon Press, 197 pp.
- De Renzi, M. 1997. La forma: sus reglas y evolución, y los datos del registro fósil. In: *Registros fósiles e historia de la Tierra* (Coord. E. Aguirre, J. Morales & D. Soria). Editorial Complutense, Madrid, 57-77.
- De Renzi, M. 1998. Creation without supernatural connotations: the idea of creation and evolutionary thinking during the 19th century. In: *Evolucionismo y racionalismo* (Ed. E. Molina, A. Carreras & J. Puertas). Institución Fernando el Católico (C.S.I.C.), Zaragoza, 143-156.
- De Renzi, M. *en prensa* (a). Morfología teórica y evolución morfológica. In: *Adaptación y evolución, 150 años después del Origen de las Especies* (Coord. H. Dopazo & A. Navarro). Sociedad Española de Biología Evolutiva.
- Edelman, G.M. 1988. *Topobiology: an introduction to molecular embryology*. Basic Books, New York, 240 pp.
- Galilei, G. 1638. *Consideraciones y demostraciones matemáticas sobre dos nuevas ciencias*. (version española, 1976). Editora Nacional, 447 pp.
- Geoffroy Saint-Hilaire, E. 1830. *Principes de philosophie zoologique*. Pichon et Didier, Libraires, y Rousseau, Libraire, París, 226 pp. Accesible en <http://books.google.es/books?id=hGE5yMiYjmsC>.
- Gilbert, S.F. 2000. *Developmental biology*. Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, Massachusetts, 749 pp.
- Gilbert, S.F. 2003. The morphogenesis of evolutionary developmental biology. *International Journal of Developmental Biology* **47**, 467-477.
- González Donoso, J.M. 1981. *Evolución biológica y progreso. Lección de apertura del curso académico 1981-82*. Secretariado de Publicaciones e Intercambio Científico, Universidad de Málaga, Málaga, 81 pp.
- Gould, S.J. 1977a. *Ontogeny and phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 501 pp.
- Gould, S.J. 1977b. Eternal metaphors of palaeontology. In: *Patterns of evolution as illustrated by the fossil record* (Ed. A. Hallam). Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 1-26.
- Gould, S.J. 1995. A task for Paleobiology at the threshold of majority. *Paleobiology* **21**, 1-14.
- Gould, S.J. & Lewontin, R.C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, **B205**, 581-598.
- Gould, S.J. & Vrba, E.S. 1982. Exaptation—A missing term in the science of form. *Paleobiology* **8**, 4-15.
- Grant, P. 1978. *Biology of developing systems*. Holt, Rinehart and Winston, New York, 720 pp.
- Grene, M. 1976. Aristotle and modern biology. In: *Topics in the philosophy of biology* (Ed. M. Grene & E. Mendelsohn). D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, Holanda, 3-36.
- Jablonka, E. & Lamb, M.J. 2006. *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. A Bradford Book, The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 462 pp.

- Jacob, F. 1970. *La logique du vivant: une histoire de l'hérédité*. Éditions Gallimard, París, 354 pp.
- Jahn, F., Lother, R. & Senglaub, K. 1990. *Historia de la biología: teorías, métodos, instituciones y biografías breves*. Editorial Labor, S.A., Barcelona, 780 pp.
- Lamarck, J.B. de M. 1809. *Filosofía zoológica* (versión española, facsímile sin fecha) Editorial Alta Fulla, Barcelona 1986, 244 pp.
- Lyell, C. 1832. *Principles of geology* (2). John Murray, Londres, Reino Unido, 301 pp. Accesible en <http://www.esp.org/books/lyell/principles/facsimile/>.
- Mayr, E. 1969. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill Book Company, New York, 428 pp.
- McGhee, G.R., Jr. 1999. *Theoretical morphology: the concept and its applications*. Columbia University Press, New York, 316 pp.
- Müller, G.B. 2003. Homology: the evolution of morphological organization. In: *Origination of organismal form: beyond the gene in developmental and evolutionary biology* (Ed. G.B. Müller & S.A. Newman). A Bradford Book, The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 51-69.
- Nuño de la Rosa, L. 2005. *Historia filosófica de la idea de forma orgánica: del hilemorfismo aristotélico a la anatomía celular*. Universidad Complutense, Madrid, 192 pp. Accesible en <http://www.gonzlezrecio.com/bionomos/index.html>.
- Ospovat, D. 1981. *The development of Darwin's theory: natural history, natural theology and natural selection 1838-1859*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, 301 pp.
- Radl, E.M. 1909a. *Historia de las teorías biológicas. 1. Hasta el siglo XIX*. (version española, 1988). Alianza Universidad, Madrid, 334 pp.
- Radl, E.M. 1909b. *Historia de las teorías biológicas. 2. Desde Lamarck y Cuvier*. (version española, 1988). Alianza Universidad, Madrid, 425 pp.
- Rasskin-Gutman, D. & De Renzi, M., eds. *En prensa. Pere Alberch. The creative trajectory of an evo-devo biologist*. Universitat de València, Servei de Publicacions.
- Raup, D.M. 1972. Approaches to morphologic analysis. In: *Models in paleobiology* (Ed. T.J.M. Schopf). Freeman, Cooper & Company, San Francisco, 28-44.
- Richards, R.J. 1992. *The meaning of evolution: the morphological construction and ideological reconstruction of Darwin's theory*. The University of Chicago Press, Chicago, 205 pp.
- Rudwick, M.J.S. 1964. The inference of function from structure from 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*. Macdonald, Londres y American Elsevier Inc, New York, 287 pp.
- Ruse, M. 1979. *La revolución darwinista: la ciencia al rojo vivo* (version española, 1983). Alianza Universidad, Madrid, 355 pp.
- Salazar-Ciudad, I. 2008. Tooth morphogenesis in vivo, in vitro and in silico. *Current Topics in Developmental Biology* **81**, 341-371.
- Seilacher, A. 1970. Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. *Lethaia* **3**, 393-396.
- Seilacher, A. 1991. Self-organizing morphogenetic mechanisms as processors of evolution. *Revista Española de Paleontología* **n. extr.**, 5-11.
- Simpson, G.G. 1944. *Tempo and mode in evolution* (reimpresión de 1984) Columbia University Press, 237 pp.
- Shubin, N.H. & Marshall, C.R. 2000. Fossils, genes, and the origin of novelty. *Paleobiology* **8**, 4-15.
- Thompson, D'A.W. 1942. *On growth and form*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, 1116 pp.
- Waddington, C.H. 1957. *The strategy of the genes: a discusión of some aspects of theoretical biology*. George Allen & Unwin, LTD, Londres, 262 pp.

Comunicaciones del Tema Monográfico: “Darwin, la Teoría de la Evolución y la Paleontología”

Los fósiles de Darwin en el Museo de Ciencias Naturales de Valencia. La Colección Rodrigo Botet

Belinchón, M.¹

1: Museo de Ciencias Naturales de Valencia. Jardines del Real, Av. General Elio, s.n. 46010 Valencia, España. museociencias@valencia.es

Treinta años después de la publicación de *“El Origen de las especies”*, cuando en los ámbitos académicos españoles se empezaban a introducir con normalidad las teorías darwinistas, llegó a la ciudad de Valencia, regalada por José Rodrigo Botet, una colección paleontológica compuesta por numerosos restos de mamíferos fósiles procedentes de Argentina, escasos y apreciadísimos para los Museos europeos, que superaba ampliamente, en abundancia, diversidad y calidad, a las que hasta entonces habían llegado de ultramar a Europa. Todos los ejemplares de esta colección habían sido obtenidos por un único recolector, Enrique de Carles, casi todos extraídos en un área que se circunscribe a la provincia de Buenos Aires, una zona que había sido anteriormente prospectada por Darwin y de donde obtuvo la mayoría de los fósiles recolectados durante el viaje del Beagle.

Como señala López Piñero (1998), la primera noticia científica de reconocida solvencia sobre la importancia de esta colección se debe al paleontólogo Juan Vilanova y Piera, que publicó amplias reseñas sobre el legado de Botet en la prensa local de la época y en un documentado informe que presentó en la Sociedad Española de Historia Natural (Vilanova, 1890), donde daba cuenta de la peculiaridad y el valor de estos fósiles, después de que el propio de Carles, que había llegado a Valencia con los materiales, le mostrara la colección y le diera copia de un catálogo de los fósiles con la relación geográfica de los yacimientos de procedencia de los mismos.

Después de diversos avatares, los materiales fueron alojados, hasta 1989, en el antiguo edificio del Almudín, que se convirtió en el primer Museo Paleontológico del mundo. Allí, el naturalista Eduardo Boscá, que fue su primer Director, dirigió personalmente el montaje de la mayor parte de los ejemplares, realizó estudios de comparación en diversos museos extranjeros e hizo las primeras descripciones científicas de los valiosos materiales.

En 1989 fué desalojado el Museo Paleontológico del Almudín por ruina del edificio, que pasó a ocupar, durante un breve periodo, otra sede provisional. Desde 1999, la Colección Rodrigo Botet es la más importante colección del Museo de Ciencias Naturales de Valencia, de titularidad municipal, ubicado en los Jardines del Real. .

La colección consta de veintidós esqueletos y corazas montados total o parcialmente, algunos expuestos, otros en el almacén de reserva, numerosos cráneos y mandíbulas y varios miles de huesos y dientes aislados, todos ellos perfectamente inventariados y accesibles al estudio de los especialistas. Algunos de ellos forman actualmente parte de exposiciones

conmemorativas del centenario de Darwin, como las producidas por la Universitat de Valencia y Cosmocaixa.

En la Colección Rodrigo Botet están representados diez órdenes taxonómicos, que agrupan a más de quince familias. La actualización taxonómica de los materiales es, sin embargo, una de las tareas prioritarias más urgentes del Museo.

Como pone de manifiesto Catalá (2004), la relevancia de esta colección queda patente en la última obra de Simpson (1984), en la que este autor dio cuenta del trabajo científico de Boscá al frente de la colección y del gran valor del legado de Rodrigo Botet.

Estos ejemplares, que son consultados con asiduidad por paleontólogos de todo el mundo, han generado numerosos trabajos documentales, históricos, paleontológicos y museísticos, entre los que podemos citar un catálogo exhaustivo (Martel & Aguirre, 1964), varias Tesis Doctorales (Cuenca, 2000; Guallart, 2000; Salinas, 2001) y un libro de contenidos del Museo (Belinchón *et al.*, 2009) conmemorativo del año Darwin y del décimo aniversario del Museo de Ciencias Naturales.

Además de la extraordinaria abundancia y la variedad de ejemplares paleontológicos sudamericanos, una de las principales razones de la importancia del legado de Botet es que esta colección contiene representantes de todos los géneros de mamíferos fósiles del Pleistoceno americano que Darwin encontró a lo largo de su histórico viaje a bordo del Beagle (Darwin, 1983), durante el cual recogió millares de muestras, entre las que había abundancia de raros fósiles de mamíferos, y realizó numerosas observaciones que dieron lugar a la teoría que iba a cambiar las bases de la biología.

Antes de embarcar, Darwin había estudiado la obra de otros naturalistas viajeros que lo habían precedido en sus viajes por Sudamérica durante la época colonial. Además de Humboldt, el aragonés Félix de Azara tuvo una fuerte influencia en su viaje y en su obra, hasta el punto de ser el científico más citado por Darwin (López Piñero, 2004), como se desprende de las numerosas referencias a sus trabajos como naturalista que anotó en los diarios de abordo. En su *Diario del viaje de un naturalista alrededor del mundo*, Darwin cita a Félix de Azara veintiuna veces, en *El origen de las especies*, dos, y en *El origen del hombre*, una. Además, durante el viaje leyó la obra de Lyell, que fue decisiva en sus apreciaciones geológicas de los territorios visitados.

Pero durante su formación, también habían sido para él obras fundamentales los trabajos de naturalistas franceses como Frédéric Cuvier, el conde de Bufón y, sobre todo, Jean-Baptiste Lamarck que, en opinión de Sánchez Ron (2007), fue el científico más influyente en su obra.

Según el propio Darwin (1983) el objeto de la expedición, comandada por el Capitán Fitz-Roy, era completar la cartografía de las naciones riquísimas en recursos, recién independizadas de la Corona española, con fundamental interés en el estudio de las costas de la Patagonia y de la Tierra del Fuego, levantar los planos de las costas de Chile, del Perú y de algunas islas del Pacífico, y, por último, hacer una serie de observaciones cronométricas alrededor del mundo, de vital importancia para el comercio marítimo. Pero para las expectativas del Capitán, también el viaje habría de servir para que los estudios del naturalista contribuyeran a constatar científicamente la exactitud literal del Génesis.

Darwin exploró la Costa Atlántica hasta la Isla Grande de Tierra del Fuego y llegó a la Cordillera Andina desde la localidad chilena de Valparaíso (Darwin 2002-2009).

Mamíferos fósiles	Yacimientos de procedencia Colección Darwin (según Fernicola <i>et al.</i> , 2008)	Yacimientos de procedencia de la colección Rodrigo Botet (según Martel y Aguirre, 1964)
<i>Megatherium americanum</i>	Punta Alta (Prov. B. Aires)	Río Samborombón (Prov. B. Aires)
<i>Toxodon</i>	Bajada Santa Fe (Prov. Entre Ríos) Arroyo Sarandí (Dep. Soriano, Uruguay) Río Tercero (Prov. Santa Fe) Punta Alta (Prov. B. Aires)	Río de la Plata (Prov. B. Aires) Pampas de Buenos Aires Río Samborombón (Prov. B. Aires)
<i>Macrauchenia patachonica</i>	Puerto de San Julián	Río Samborombón (Prov. B. Aires)
<i>Equus</i>	Punta Alta (Prov. B. Aires) Bajada Santa Fe (Prov. Entre Ríos)	Pampas de Buenos Aires
<i>Stegomastodon platensis</i>	Bajada Santa Fe (Prov. Entre Ríos) Río Tercero (Prov. Santa Fe)	Río Samborombón (Prov. B. Aires) Tarija (Bolivia)?
<i>Scelidotherium leptcephalum</i>	Río Tercero (Prov. Santa Fe)	Buenos Aires Río de la Plata
<i>Myodon darwin</i>	Punta Alta (Prov. B. Aires)	Buenos Aires
<i>Glossotherium</i>	Arroyo Sarandí (Dep. Soriano, Uruguay)	Buenos Aires
<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	Punta Alta, Bahía Blanca (Prov. B. Aires)	Pampas de Buenos Aires
<i>Glyptodon</i>	Bajada Santa Fe (Prov. Entre Ríos) Arroyo Sarandí (Dep. Soriano, Uruguay) Guardia del Monte (Buenos Aires)	Río Salado Río Samborombón Buenos Aires Pampas de Buenos Aires
<i>Hydrochoerus</i>	Monte Hermoso (Prov. B. Aires)	
<i>Ctenomys</i>	Monte Hermoso (Prov. B. Aires)	

Tabla 1. Procedencia de materiales de la Colección Darwin y de la Colección Rodrigo Botet.

Todos los fósiles de mamíferos los encontró entre las latitudes 31 y 50° (Owen, 1840), en el lado este de Sudamérica.

Durante los dos primeros años de su viaje, Charles Darwin colectó en distintas localidades de Argentina y Uruguay un considerable número de mamíferos fósiles. Los materiales se enviaron a Inglaterra desde América, aprovechando misiones comerciales, y fueron depositados en el Museo del Real Colegio de Cirujanos de Londres.

Por desgracia, durante la Segunda Guerra Mundial un bombardeo de la aviación alemana devastó el Museo de los Cirujanos y se perdieron la gran mayoría de las colecciones, incluyendo muchos de los ejemplares procedentes del histórico viaje de Darwin. Los ejemplares tipo, junto con otros muy valiosos, se salvaron porque la dirección del Museo había tomado medidas de protección de estos preciados materiales durante la contienda (Cave, 1942).

El estudio de todos los ejemplares de mamíferos fósiles colectados por Darwin fue llevado a cabo por Richard Owen, quien entre 1837 y 1845 describió once taxa, seis de ellos nuevos.

Entre éstos se cuentan los grandes mamíferos, que en un primer momento Darwin asignó informalmente a *Megatherium* y *Mastodon* (Fernicola *et al*, 2008), que eran en aquel tiempo los únicos macromamíferos fósiles americanos conocidos en Europa. Entre los mamíferos de pequeño y mediano tamaño distinguió dos especies de roedores y un caballo, que asombró a Darwin, pues entonces se creía que los caballos no habían habitado América del Sur hasta que los reintrodujeron los españoles a finales del Siglo XV.

El estudio detallado de los materiales resaltó las peculiares características de estos animales fósiles, se vio que no tenían correlación con los procedentes de los yacimientos europeos y, según las apreciaciones de Darwin, se relacionaban con las especies sudamericanas actuales de armadillos y perezosos, de mucho menor tamaño.

Posteriormente, la reflexión sobre estas observaciones indujo a pensar a Darwin en las relaciones de descendencia entre especies anatómicamente relacionadas. Estas cuestiones y la observación de la influencia del aislamiento geográfico en los fenómenos de especiación fueron, de alguna forma, la piedra angular sobre la cual Darwin sustentó la famosa teoría del Origen de las Especies.

Darwin recogió fósiles de grandes mamíferos extinguidos, sobre todo en los sitios costeros del sur (Puerto San Julián y Puerto Santa Cruz), en Bahía Blanca (Monte Hermoso y Punta Alta) y en las inmediaciones de Santa Fe-Bajada (Entre Ríos). Según Podgorny *et al.* (2008), Darwin le envió a d'Orbigny, que por entonces también exploraba aquellas tierras, los moluscos hallados en Punta Alta para que los determinara. D'Orbigny diferenció 20 especies. Para Darwin quedó patente entonces que los restos de los grandes mamíferos extintos habían sido depositados en el mismo sitio donde se depositaron también especies de moluscos aún vivientes en esas costas, por lo que estableció que, en el sentido geológico del término, eran de periodo reciente (Darwin, 1846).

En los trabajos de Podgorny *et al.* (2008) y Fernicola *et al.* (2008), entre otros, se recopila una relación detallada de las localidades y yacimientos en que Darwin encontró fósiles en su viaje, así como la relación de fósiles extraídos en cada localidad. Estas localidades pertenecen, en buena parte, a la provincia de Buenos Aires, de donde proceden la mayoría de los fósiles recolectados por de Carles, que constituyen la Colección Rodrigo Botet del Museo de Ciencias Naturales de Valencia (Tabla 1).

Referencias

- Belinchón, M., Peñalver, E., Montoya, P. & Gascó, F. 2009. *Crónicas de fósiles. Las Colecciones paleontológicas del Museo de Ciencias Naturales*. Ayuntamiento de Valencia. Servicio de Publicaciones. Valencia, 533 pp.
- Catalá, J.I. 2004. El desarrollo de una carrera científica en un contexto institucional precario: el caso del naturalista Eduardo Boscá Casanoves y Casanoves (1843-1924). *Cronos* 7, 3-60
- Cave, A.J.E. 1942. Museum Royal College of Surgeons of England. Scientific Report for the year 1940-1941, 3-16.
- Cuenca Anaya, J.1992. *El aparato locomotor de los Escelidoterios (Edentata, Mammalia) y su paleobiología*. Universidad Complutense de Madrid. Tesis Doctoral.
- Darwin, C. 1846. Geological observations on South America. Being the third part of the geology of the voyage of the Beagle, under the command of Capt. Fitzroy, R.N. during the years 1832 to 1836. Smith Elder and Co., London. 280 pp.

- Darwin, C. 1983. *El viaje del Beagle*. Guadarrama. Colección Punto Omega. Madrid, 587 pp.
- Darwin C.R. 2002-2009. The Complete Work of Charles Darwin Online. University of Cambridge. [<http://darwin-online.org.uk/>]
- Fernicola, J.C., Vizcaíno, S.F. & De Iuliis, G. 2009. Historical review of the fossil mammals collected by Charles Darwin in South America during his travels on board the HMS Beagle. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* **64**, 147-159.
- Guallart, F. 2000. *Técnicas de Restauración aplicadas en la intervención sobre materiales óseos fosilizados del Museo Paleontológico Municipal de Valencia*. Universitat Politècnica de Valencia. Tesis Doctoral.
- López Piñero, J.M. 1998. Estudios sobre la profesión médica en la sociedad valenciana (1329-1898). Ayuntamiento de Valencia. Servicio de Publicaciones. Valencia, 342 pp.
- López Piñero, J. M. 2004. *Félix de Azara, un naturalista precursor*. La Aventura de la historia, 72. p. 116.
- Martel, M. & Aguirre, E. (1964). *Catálogo inventario de la Colección Rodrigo Botet de mamíferos fósiles suramericanos*. Ayuntamiento de Valencia. 89 pp., 119 lám.
- Owen, R. 1840. Fossil Mammalia. In Darwin, C.R. (ed.) *Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle, under the command of Captain Fitzroy, during the years 1832 to 1836*. **1**(4). 81-111.
- Podgorny, I., Ballester, D., Farro, M., García, S., Pegoraro, A., Pupio, A., M Reguero & Zárate, M. 2008. Las formaciones geológicas sudamericanas en los viajes de Charles Darwin y Alcide d'Orbigny. Mapas geológicos, fósiles e itinerarios. *Registros* **5**, 5-36.
- Salinas, M.A. 2001. *Las colecciones paleontológicas y conquiológicas del Museo Paleontológico J. Rodrigo Botet de Valencia: Inventario faunístico, importancia científica, museística e histórica*. Universitat de Valencia. Tesis doctoral.
- Sanchez, Ron, J. M. 2007. De Darwin a Cajal. **In** *Historia de la Ciencia* (Javier Ordóñez, Víctor Navarro y José M. Sánchez Ron), Espasa, Madrid. 648 pp.
- Simpson, G.G. 1984 *Discoverers of the Lost World: An account of some of those who brought back to life South American mammals long buried in the abyss of time*. New Haven. Yale University Press. 222 pp.
- Vilanova y Piera, 1890. Nota acerca de la colección paleontológica donada a Valencia por don José Rodrigo Botet. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural (Actas)* **19**, 20-25.

Uso de técnicas de visualización de flujo y de medidas de fuerzas en ingeniería aeronáutica para el estudio de la locomoción en vertebrados primitivos

Botella, H.¹, Fariña, R.A.², Wang, Z.³ y Gursul, I.³

1: Departamento de Geología, Universitat de València. C/Dr. Moliner, 50. CP. 46100, Burjassot (Valencia, España). Hector.Botella@uv.es

2: Sección Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay.

3: Department of Mechanical Engineering, University of Bath, Bath BA2 7AY, UK.

La biomimética y la bioingeniería son ciencias aplicadas que han tenido un gran auge en las últimas décadas, aunque la humanidad se ha servido de ellas desde hace miles de años. Se basan en el estudio de las soluciones desarrolladas por los seres vivos ante determinados problemas y su posterior adaptación para el diseño de modelos y productos en ingeniería (vg., el radar inspirado por los principios de la orientación de los murciélagos, la luz fría o bioluminiscencia de los peces marinos, o la bioingeniería de las proteínas, como las nuevas

caseínas). En algunas ocasiones esta situación se pudo invertir y ser los productos diseñados por los ingenieros los que nos pueden ayudar a entender el funcionamiento de los seres vivos.

En este sentido, Botella y Fariña (2008) estudiaron el comportamiento del flujo alrededor de escudo cefálico de *Errivaspis waynensis*, especie perteneciente al grupo de los heterostráceos pteraspidiiformes, un grupo de vertebrados muy primitivos tradicionalmente considerado como moradores de fondo, con escasa movilidad y muy poca maniobrabilidad, debido principalmente la presencia de un “pesado” escudo cefálico rígido y a la ausencia de aletas pares e intermedias (vg., White, 1935). Los resultados obtenidos en este estudio mostraron que el patrón del flujo observado sobre el escudo cefálico de estos peces es extremadamente similar al que aparece en los modernos aviones de ala delta, dominado por un par de vórtices de rotación opuesta, aproximadamente simétricos, que se crean en el borde de ataque y permanecen pegados a la superficie superior. Este patrón de flujo crea fuerzas de sustentación mediante la generación de vórtices (*vortex lift*), lo que proporciona a los vehículos de ala delta fuerzas de sustentación considerablemente grandes, incluso a ángulos de ataque altos, y mejora su maniobrabilidad en comparación con los aviones de alas de diseño tradicional (ver, por ejemplo, Gursul *et al*, 2007). Teniendo en cuenta que los pteraspidiiformes carecen de aletas pectorales u otras superficies de control obvias, Botella y Fariña (2008) proponen que las fuerzas generadas por este mecanismo pueden haber tenido un papel importante durante la locomoción de los pteraspidiiformes, no solamente para contrarrestar el peso negativo del pez en el agua, sino también como una fuente de maniobrabilidad.

Para contrastar esta hipótesis hemos desarrollado un diseño experimental más sofisticado, en colaboración con el Departamento de Ingeniería Aeroespacial de la Universidad de Bath (Reino Unido), en el que se estudia el patrón de flujo y la distribución de fuerzas de sustentación y arrastre en modelos a escala de varias especies de Pteraspidiiformes mediante ensayos en túneles de agua y de viento, utilizando técnicas propias de la Ingeniería aeronáutica, como la medida de fuerzas usando celdas de carga (*Sensotec Model 31*) y el análisis del comportamiento del flujo alrededor de los modelos por medio de las técnicas de visualización de flujo, *food-colouring dye* y *laser dye visualisation* (vg., Vardaki 2006). El objetivo de la presente comunicación es describir en detalle estas técnicas y valorar su gran utilidad en estudios de biomecánica para entender las pautas de locomoción de animales extintos, especialmente de grupos que carecen de análogos modernos. Adicionalmente, se presentaran los resultados preliminares obtenidos en estos ensayos.

Referencias

- Botella H. y Fariña R. (2008). Flow pattern around the rigid cephalic shield of the devonian agnathan *Errivaspis waynensis* (Pteraspidiiformes: Heterostraci). *Palaeontology* **51**, 1141-1150.
- Gursul, I., Wang, Z., Vardaki, E., 2007, “Review of flow control mechanisms of leading-edge vortices”, *Progress in Aerospace Sciences* **42**, 246-270.
- Vardaki, E., 2006, “Aerodynamics of nonslender delta wings”, Thesis (Ph.D.), University of Bath, Bath.
- White, E. I. 1935. The Ostracoderm Pteraspis Kner and the relationships of the agnathous vertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **225**, 381–457.

Taxonomic survivorship curves and plant fossil record

Cascales-Miñana, B.¹ y Ruiz-Sánchez, F.J.²

1: Department of Plant Biology. University of Valencia. Av/ Vicente Andrés Estellés s/n, 46100 Burjasot (Valencia, Spain). borja.cascales@uv.es

2: Department of Geology. University of Valencia. C/ Dr. Moliner 50, 46100 Burjasot (Valencia, Spain).

Introduction

Life history is partially reflected in the fossil record. Several researches have contributed to the study of the life patterns with methods of palaeobiological inference and reconstructions based on the fossil record. In the seventies, mathematical methods of inference and algorithms were completed, as for example analysis of taxonomic abundances and the study of rates of evolution, respectively. In 1973, Van Valen proposed a new evolutionary law, here termed Van Valen's Law (Van Valen, 1973b). This author used survivorship curves of higher taxa as the principal data source for documentation and demonstrated that the taxonomic survivorship curve is a valuable mean for investigating extinction rates in the fossil record. Later, Raup (1975) realised a critical analysis of certain aspects of Van Valen's method, for example the treatment of the data and on the techniques of survival analysis rather than on the ecological and evolutionary interpretation. In 1978, this same author developed the method of polycohort analysis (Raup, 1978). Finally, other considerations on this procedure were introduced by Hoffman & Kitchell (1984) and Raup (1987). This methodology has been commonly used only on the animal fossil record.

This work reports the first global interpretation of the plant life history based on survival analysis from Silurian to the present time, with the aim of providing a new methodological approach of plant fossil record analyzing the plant life patterns with this method of palaeobiological inference.

Materials and Methods

The palaeobiological analysis have been performed using all families of vascular plants (both living and fossil taxa) that appear in The fossil Record 2 (Benton, 1993; Cleal & Thomas, 1999). For the construction of the survivorship matrix, the data was codified in a primary double-entry matrix from floristic lists putting the taxa in rows and the interval times in columns (Digby & Kempton, 1987). Each box of the matrix takes the value 1 or 0 when the taxa are present in or absent from a given interval, respectively. The analysis includes 21 time intervals of the geologic time scale (Gradstein & Ogg, 2004), from the Silurian to the Upper Neogene. We have chosen the Silurian as the beginning of the temporal range to represent the period in which clearly the first records of vascular plants are obtained (Cleal and Thomas, 1999).

The pseudo-polycohort approach have been elaborated using all taxa present in each time interval analyzed (Raup *et al.*, 1983; Hoffmann & Kitchell, 1984; Raup, 1987). Raup (1978) outlines the essential technique as follows: members of each cohort became extinct or survive in consecutive time intervals. The taxonomic survivorship curves can be traced from these data. Each survivorship curve starts at 100% and its decay in time is shown by the monotonically descending curve down and to the right from the starting point. All cohorts have been arrayed along the geologic time scale using the mid-points of the time intervals.

To complement the information provided by the survival analysis, an analysis of the origination and extinction events was performed according to Hoffmann & Kitchell (1984).

Results and Discussion

Survival analyses are a classic palaeobiological methodology. The general procedure proposed by Raup shows that the inflections in the slope of segments can reflect changes in extinction probability as caused by environmental change or something related to the internal aspects on the pattern mortality (Raup, 1975, 1978). Therefore, when successive cohorts exhibit inflections that coincide at the same time point, this indicates that an external event has troubled all the cohorts crossing that point.

Several taxonomic levels have been used with this methodology (Van Valen, 1973b, a; Raup, 1975, 1978). This study has been elaborated working at Family level because the information concerning species is generally biased as a result of the progressively rarefied character of the fossil record. All general aspects about the controversial nature of plant fossil record data in the interpretation of the results have been considered (Raup, 1975, 1977, 1978; Hoffmann & Kitchell, 1984).

Figure 1 illustrates the survival analyses. Firstly, the results show three clearly different sections of cohorts in the Palaeozoic. The first group comprises the cohorts of the Upper Silurian and the Lower Devonian, the second group consists of the cohorts of the Middle and Upper Devonian, while the last group encompasses the period between the Upper Carboniferous and the end of the Palaeozoic. This analysis reveals the main extinction times. Many cohorts lower the survival percentages at the Carboniferous-Permian limit, whereas many other cohorts become extinct at the Lower-Middle Devonian transition. Cohorts of the Upper Silurian and Lower Devonian are short-lived compared with those of the Middle and Upper Devonian. The polycohort analysis also shows how the biotic crisis events that take place between the Middle Devonian and the end of the Lower Carboniferous are minimal. During this period, the survivorship lines apparently do not display simultaneous inflections, thus reflecting external deleterious factors, but they show a more constant extinction probability pattern than an episodic one for this time interval. One can observe the cohorts declining quickly only at the end of the Carboniferous. Finally, several critical moments have been detected for the last time units of the Palaeozoic, where simultaneous inflections of the cohorts can be seen. The mass extinction event at the end of the Permian was probably the biggest of the life history and affected almost the totality of the marine invertebrates (Sepkoski, 1988; Benton, 1995). In this context, the plant fossil record reflects a gradual reduction of the diversity from the end of the Lower Carboniferous and this situation appears clearly reflected in the survival analyses. A plausible explanation could be a turnover process based on the change of vegetation dominated mainly by lycophytes, sphenophytes, filicophytes and pteridosperms to other dominated by cycads, ginkgos and conifers in the Palaeozoic-Mesozoic transition (Willis & McElwain, 2002).

On the other hand, the survival analyses of the Palaeozoic Era show two cohorts with a special pattern (Fig. 1). These cohorts correspond to the Middle and Upper Devonian. In these time intervals, the plant record provides the first macrofossil evidence of the Lycopodiaceae and Sellaginellaceae families, respectively (Cleal & Thomas, 1999). These families have the most extensive record in plant life history. When a cohort has taxa with a high duration, their profiles show minor pronounced slopes. In contrast, cohorts with highly pronounced slopes may probably contain an important pool of singleton taxa (i.e., taxa only recorded in a

specific time interval), as in the Carboniferous cohorts (Benton, 1993; Cleal & Thomas, 1999).

During the Mesozoic the survival analyses do not show important extinction events in comparison with the previous intervals. Only in the Upper Triassic and at the end of Cretaceous the survival analyses reveal softly simultaneous inflections. Therefore, the Mesozoic can be considered as a period of high stability in evolutionary terms, where the Palaeozoic cohorts do not suffer abrupt changes and show a relative constant pattern from the end of the Palaeozoic to the present time. From our results we infer reorganization in the ecological structure and important events of origination and diversification in the Triassic flora, but we do not observe a catastrophic reduction of the diversity of vascular plants. This result supports the idea recently published that the Upper Triassic event did not induce mass extinction of plant families (McElwain *et al.*, 2009).

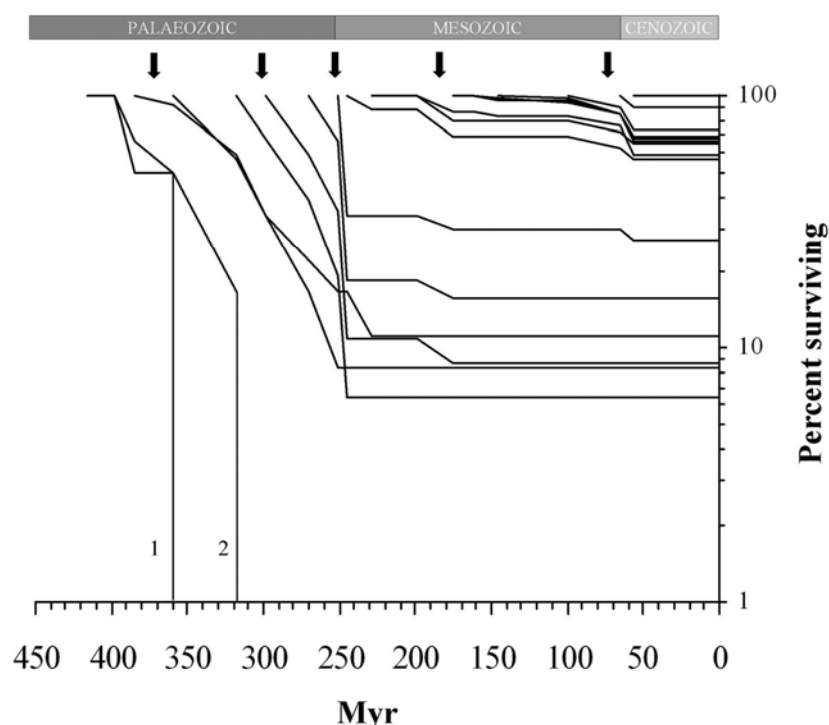


Figure 1. Polycohort analysis, including all the cohorts of the plant life history. Critical points (simultaneous end or decline of several cohorts) are indicated. Zonal boundaries (in absolute age) are only approximate.

Extinctions and origination events have been told to be important episodes in the history of life. Plant life history has particularities in the distribution of these events. In general terms, the negative contribution of extinctions is reflected in the elimination of many taxa and in evolution—they can undo large trends or other evolutionary issues (Gould, 1985, 1992). In short, the end of the Devonian, the Triassic-Jurassic transition and the Upper Cretaceous are important extinction moments of life history, representing very important periods of radiation of plant life. These intervals do not reflect simultaneous inflections in the survival analysis indicating extinction events. In contrast, the end of the Devonian represents the appearance of pteridosperms, the increase in size of sphenophytes groups and the consolidation of progymnosperms and their secondary growth structure. The diversification of true ferns and

the radiation of many groups of gymnosperms took place at the Triassic-Jurassic transition. Finally, the end of the Cretaceous, with the origin of angiosperms, constitutes the first step in the configuration of the present-day vegetation. Thus, the well documented mass extinction events differ with several biodiversity reductions in plant life history.

Acknowledgements

This work was supported by the FPU Research Fellowship from the Spanish Ministry of Education and Science.

References

- Benton, M.J. 1993. *The Fossil Record 2*. Chapman and Hall, London.
- Benton, M.J. 1995. Diversification and extinction in the history of life. *Science* **268**, 52-58.
- Cleal, C.J. and B.A. Thomas. 1999. *Plant Fossils: the history of land vegetation*. The Boydell Press, Woodbridge.
- Digby, P.G.N. & R.A. Kempton. 1987. *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman and Hall, London.
- Gould, S.J. 1985. The paradox of the first tier: an agenda for paleobiology. *Paleobiology* **11**, 2-12.
- Gould, S.J., 1992. Ontogeny and phylogeny - revisited and reunited. *BioEssays* **14**, 275-9.
- Gradstein, F.M. & J.G. Ogg. 2004. Geologic time scale 2004 - Why, how, and where next! *Lethaia* **37**, 175-181.
- Hoffmann, A. & J. A. Kitchell. 1984. Evolution in a pelagic planktonic system: a paleobiologic test of models of multispecies evolution. *Paleobiology* **10**, 9-33.
- McElwain, J.C., Wagner, P.J. & S. P. Hesselbo. 2009. Fossil plant relative abundances indicate sudden loss of Late Triassic biodiversity in East Greenland. *Science* **324**, 1554-1556.
- Raup, D.M. 1975. Taxonomic survivorship curves and Van Valen's Law. *Paleobiology* **1**, 82-96.
- Raup, D.M., 1977. Probabilistic models in evolutionary paleobiology. *American Scientist* **65**, 50-57.
- Raup, D.M. 1978. Cohort analysis of generic survivorship. *Paleobiology* **4**, 1-15.
- Raup, D.M. 1987. Mass extinction: a commentary. *Palaeontology* **30**, 1-13.
- Raup, D.M., Sepkoski, J.J. and S. M. Stigler. 1983. Mass Extinctions in the Fossil Record. *Science* **219**, 1240-1241.
- Sepkoski, J.J., Jr. 1988. Extinctions of life. *Los Alamos Science* **16**, 36-49.
- Van Valen, L., 1973a. Are categories in different phyla comparable? *Taxon* **22**, 333-373.
- Van Valen, L., 1973b. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, 1: 1-30.
- Willis, K.J. & J. McElwain. 2002. *The evolution of plants*. Oxford University Press, Oxford.

Los Museos de Art Natura Málaga: la Paleontología y la Evolución como objetos de ocio cultural

Castellano, B.¹, Castellano, J.¹, Palmqvist, P.² y Torregrosa, V.^{1,2}

1: Fundación Geociencias. Avda. Sor Teresa Prat, 15. 29003-Málaga. España. director@fundaciongeociencias.org, javicaste@teleline.es, ciencia@fundaciongeociencias.org

2: Universidad de Málaga, Facultad de Ciencias, Dpto. Ecología y Geología. Campus de Teatinos, sn. 29071-Málaga. España. ppb@uma.es

¿Qué es Art Natura?

Art Natura Málaga pretende convertirse en el más exclusivo espacio de ocio cultural del área circunmediterránea, albergando tres ambiciosos museos en sus más de 20.000 m² de superficie expositiva:

- *Royal Collections*, dedicado a la mayor exposición del mundo de piedras preciosas y a colecciones únicas de arte suntuario, con una superficie de 5.000 m².
- Ciencias de la Tierra, ocupando 5.000 m².
- Ciencias de la Vida, ocupando 5.000 m².
- Actividades, a desarrollar en sus dos auditorios, en las exposiciones, aulas, talleres y en las salas temporales

¿Para quién?

Para el visitante local, el turismo nacional y el internacional, *Art Natura Málaga* está diseñado y pensado para todos los públicos, por lo que mantendrá una colaboración constante con las asociaciones y empresas de los distintos sectores, las instituciones públicas y privadas, ofertando el modelo de visita idóneo para cada grupo de visitantes, incluso con almuerzo, obsequios, visita guiada, actividades específicas, horarios combinados, etc. Los ciudadanos que lo deseen también podrán participar en las actividades del centro, mediante el “Club de Amigos” o el “Voluntariado”. Tendrá proyección sobre diversos colectivos que comprenden áreas educacionales, cívicas, empresariales y turísticas.

¿En qué consiste el proyecto?

Art Natura Málaga aspira a ser, en su género, el espacio de ocio cultural de mayor amplitud y contenidos más exclusivos, contando con las tecnologías más avanzadas y atractivas al servicio del turismo cultural, de forma que sus contenidos sean una excelente herramienta para el ocio ilustrado y la enseñanza.

Además de los centros que se detallan en las páginas siguientes, se habilitarán zonas de descanso, destinadas a los servicios de recepción, cafeterías, restaurantes y tiendas temáticas en relación a los contenidos de las exposiciones, entre otros.

Tras el recorrido por cada una de las exposiciones, se habilitarán “Áreas Multidisciplinares”, en las que el visitante podrá participar activamente. Se trata de espacios lúdico-formativos, complementarios a las colecciones e instalaciones, y en ellos se pondrá a disposición de los visitantes medios audiovisuales, aulas de ciencias y técnicas conexas, talleres interactivos, laboratorios e instalaciones monográficas que permitan profundizar en el aprendizaje.

Royal Collections

Desde el edificio central, tras pasar el control de seguridad se accede a esta primera planta, donde el visitante, tras la recepción, dispone de dos salas de proyección, para la explicación y ambientación de lo que va a ver y sentir ante tantas maravillas:

- *Colección Málaga de Piedras Preciosas*: Varias selecciones conformarán la mayor exposición del mundo de piedras preciosas. Una exhibición permanente, que contará siempre con más de 150.000 quilates de diamantes, rubíes, topacios, aguamarinas, esmeraldas y todas

las demás piedras preciosas. La Colección Málaga será la base y a ella se sumarán otras colecciones, como “Su Alteza el Berilo”, “Brillante Arco Iris: el Diamante”, “Imperial y noble. El Topacio”, además de la rotación de otras muestras excepcionales, como “Gemas de Especial exposición”.

- *Escultura Mediterránea*: Una selección de más de 30 obras, en metales nobles y piedras preciosas, de grandes artistas españoles, como P. Picasso, S. Dalí, M. Benlliure, Julio González y otros contemporáneos, como Martín Chirino o Eduardo Arroyo. A esta colección se sumará otra de nueva creación, formada por artistas andaluces.
- *Obras de Gaudí*: Siete esculturas inéditas de Antoni Gaudí son la base de esta extraordinaria colección, plasmada en metales nobles y en gemas, complementada con otras esculturas de detalles de su arquitectura y forja, más 74 cuadros mostrando la vida y obra del genial arquitecto.
- *Tapices regios*: Bordados a mano con hilos de oro, plata y seda, con más de 30.000 gemas engastadas que superan los 70.000 quilates, componen esta exposición de tapices, de diversa temática y formato, la mayor parte de estilo Indoslámico-Mogol.
- *Art & Gems*: Más de 300 obras se mostrarán en esta exposición permanente. Se trata de una muestra única de esculturas talladas en gemas, de diversas épocas, culturas y países. Materializadas en más de 100.000 quilates en piedras preciosas y más 500.000 gramos en piedras finas.

Ciencias de la Vida

Un espacio en el que se recoge la evolución de las especies en nuestro planeta:

- *Del origen de la vida a los seres de hoy*: Explicación y muestra del origen, la evolución y la extinción o permanencia de los distintos grupos y especies animales y vegetales; el ADN y el pasado/presente de la investigación genómica (investigación biomédica, alimentos transgénicos, *evo-devo*, etc.).
- *El bosque encantado*: Paisajes en los que, además de multitud de gemas de origen vegetal y animal, se encuentran reproducciones exactas de dinosaurios y ejemplares auténticos de colmillos de mamut, huevos de dinosaurios y otros fósiles. Dentro del bosque encontramos *El Ámbar*, exhibición que traslada al visitante al origen y la formación de una gema orgánica que esconde en su interior datos de la evolución de las especies. Más de cien equipos con lupas permiten a los visitantes observar cientos de ejemplares en “*Las lágrimas de las Heliades*”.
- *El Edén*: Un jardín tropical de microclima estable es el espectacular escenario para una instalación que cuenta con plantas exóticas de los cinco continentes, riachuelos, lagos y cascadas, donde cientos de mariposas y colibríes revolotean entre los visitantes, además de otras especies como peces y aves tropicales o insectos raros y bellos.
- *Tesoros del Mar*: El visitante se adentrará en un arrecife de coral, en el que podrá encontrar elementos reales y artificiales. Perlas y conchas de los mares del sur estarán rodeadas de la flora y la fauna propias de esta colección.
- *Medio Ambiente*: Este espacio plantea al visitante una reflexión sobre la necesaria protección del medio ambiente, el cambio climático y la capacidad del ser humano para incidir sobre ello.

Ciencias de la Tierra

- *Del Big Bang a la Tierra*: A través de la más avanzada tecnología audiovisual, el visitante podrá hacer un recorrido desde el *Big Bang* hasta la formación del Universo de hoy: el infinito y su comprensión, el tiempo y el espacio, el nacimiento y muerte de las estrellas, las posibilidades del universo para la humanidad, la formación de la Tierra, el tiempo profundo en Geología, el movimiento de las placas tectónicas, etc.
- *La Mina*: Conocer la minería mediante un original recorrido a través de una mina de apariencia real, que transmite sensaciones visuales, auditivas y olfativas.
- *La colección Mineraworld*: más de 2.500 ejemplares de minerales, rocas y gemas de todo el mundo se exponen en esta espectacular colección.
- *El Parque Paleontológico y Arqueológico*: Espacio lúdico-formativo dedicado a una aproximación a la paleontología y la arqueología, apoyándose en fósiles llamativos y reproducciones a tamaño natural.
- *“Huellas del pasado”*: con más de 3.000 fósiles interesantes y espectaculares.
- *Exposiciones temporales*: las colecciones e instalaciones permanentes se complementan con importantes muestras temporales sobre temáticas de interés para el público, como “Viajeros de otros mundos: Meteoritos”, “Dentro del Volcán”, “Terremotos y Tsunamis”, “Minerales estratégicos”, “Energías alternativas”, “El átomo”, “El agua”, etc.

Áreas lúdico – formativas

¿Sabías que...?

Es un espacio en el que los visitantes podrán autoevaluar sus conocimientos sobre las exposiciones visitadas. Además, podrán participar en concursos divertidos y ganar así el acceso gratuito a “*Placeres*”, área lúdica dedicada al oro y las gemas.

¡¡ Gemas !!

El visitante entrará en un yacimiento gemológico en la ribera de un río; buscará entre sus arenas y se llevará como premio las gemas que encuentre.

¡¡ Oro !!

Un espacio en el que se da la oportunidad al visitante de experimentar el “bateo”, la antigua técnica de encontrar el oro concentrado en las riberas, llevándose como premio las pequeñas pepitas de oro que encuentre. Todos los días los monitores esparcen y entierran pequeñas gemas naturales (lapislázuli, malaquita, etc.), junto a pepitas de oro y plata auténticas, reponiendo las que se llevan los visitantes.

Los Jardines: Un grato paseo por ellos, tomar un aperitivo en sus terrazas, son otros motivos para visitar *Art Natura*.

El Auditorio exterior: En las plácidas noches malagueñas, o en sus tranquilas horas, ofrecerá continuamente espectáculos culturales.

Los demás servicios: Comprar un atractivo regalo para la persona querida, almorzar en restaurantes tematizados para los distintos públicos, consultar en la mediateca... y muchas más atenciones para gozar la visita.

La Paleontología en Art Natura

Como se puede comprobar por lo visto anteriormente, la Paleontología, dado su indudable interés científico y didáctico, gozará de una especial atención en estos museos. Los visitantes podrán conocer información detallada, rigurosa y, a la vez, amena sobre el origen de la Vida en nuestro planeta, su evolución a lo largo del tiempo geológico, las diferentes formas de vida que han habitado en él y las huellas que han dejado a su paso. Así, los medios audiovisuales más avanzados y las colecciones espectaculares de fósiles permitirán realizar un fascinante viaje a través del tiempo.

Dentro de esta gran área dedicada a la Paleontología se tratarán diversos temas, que podrían resumirse a grandes rasgos en:

- i) La génesis de las Teorías de la Evolución y sus principales representantes.
- ii) Los principios fundamentales en Paleontología (control del tiempo geológico y métodos de datación, Tafonomía, Historia de la Paleontología,...).
- iii) Los conceptos fundamentales en Paleontología Evolutiva (adaptación, bricolaje evolutivo, evolución en mosaico, heterocronía, morfología construccional...).
- iv) La evolución de la Biota en el transcurso del tiempo geológico.
- v) La evolución de los Homínidos y los principales hitos de la Evolución Humana (se profundizará en diversos aspectos relacionados con distintos yacimientos, como Atapuerca, Orce, Dmanisi y Altamira).
- vi) Vida pretérita en Andalucía (destacando especialmente los yacimientos malacológicos del Plioceno de Estepona y los yacimientos de macromamíferos del Pleistoceno de la región de Orce).
- vii) Los dinosaurios.
- viii) Procesos de fosilización.
- ix) El ámbar.

Los contenidos teóricos de los temas mencionados se desarrollarán por investigadores expertos en cada materia, por lo que resulta fundamental la inestimable colaboración de aquellas instituciones nacionales relacionadas con la Paleontología, como por ejemplo la Fundación Atapuerca, con la que la Fundación Geociencias ha firmado un convenio recientemente, y muy en especial la Sociedad Española de Paleontología.

Acompañando dichos contenidos teóricos, el Museo mostrará la exposición permanente “Huellas del Pasado”, impresionante colección de fósiles que cuenta con más de 100 muestras de vegetales fósiles y más de 2.800 fósiles de origen animal, incluyendo Poríferos, Celentéreos, Graptolites, Braquiópodos, Gasterópodos, Cefalópodos, Bivalvos, Equinodermos, Artrópodos, Peces, Anfibios, Reptiles, Aves,... además de varias icnitas y una extensa colección de insectos en ámbar.

Por último, en las instalaciones del museo se habilitarán también aulas, talleres y un laboratorio paleontológico, enfocados principalmente hacia la divulgación de estos temas entre los escolares, permitiendo que realicen actividades lúdico-cognitivas relacionadas con esta apasionante disciplina científica.

Factores que concurren en la estasis coordinada: en qué medida son determinantes los aspectos ambientales

De Renzi, M.¹ y Pla, C.¹

1: Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología evolutiva. Universitat de València. Apartado Oficial 22085, 46071 Valencia. maplaga@alumni.uv.es, derenzim@uv.es

Durante la segunda mitad del siglo XX, la paleobiología evolutiva y la paleoecología han experimentado un avance conceptual considerable, como resultado de la necesidad de dar explicación a una multitud de observaciones empíricas que habían surgido sobre todo a partir del último cuarto del siglo XIX. La obra capital de Darwin (1859) hizo que, irreversiblemente, la mayor parte de los paleontólogos entendiera la historia de la vida como un proceso evolutivo, pese a que la selección natural, el mecanismo propuesto como motor de la evolución, no llegara a convencer a esa misma mayoría, sobre todo a causa de los tiempos exigidos.

De esta manera, John Phillips, profesor de geología en Oxford, argumentó en 1860 de una manera muy autorizada, a causa de su exhaustivo conocimiento del registro fósil marino, que éste era suficientemente completo a grandes rasgos como someter a prueba la hipótesis propuesta por Darwin de que la evolución transespecífica se producía con un ritmo lento en extremo (Rudwick, 1972; p. 239). Su conclusión fue que, en el estado de los conocimientos paleontológicos de su tiempo, dicha hipótesis no se sostenía. Transcurridos algo más de 40 años, en 1903, Herdman Cleland había concluido, a través de sus detallados estudios de las arcillas de la Formación Hamilton, perteneciente al Devónico medio del estado de Nueva York, que una mayoría de las especies de braquiópodos, gasterópodos y bivalvos, representadas por sus fósiles, mostraban evidencia de cambio de forma, tamaño u otras características, pero de una manera que no era en absoluto direccional (“progresiva”, en términos de Cleland; *fide* Brett *et al.* 1996).

Este aspecto, por el cual las especies se mantienen más o menos morfológicamente constantes (dentro de sus límites de variación) en lapsos de tiempo largos –del orden de 5 Ma o más–, algo que tan frecuentemente se constata en los estudios del registro fósil (recordemos que los fósiles-guía corresponden a especies que, entre otras características, son de breve duración, justamente lo contrario de la gran mayoría, y corresponden a muy pocos grupos de organismos), condujo a Eldredge & Gould (1972) a acuñar el concepto de estasis morfológica, asociado a uno de los rasgos que caracterizaba a su modelo del equilibrio interrumpido. Dichos autores lo propusieron como alternativa a las concepciones tradicionales, de las cuales difería por su acento sobre la cladogénesis y no sobre la anagénesis, pero cuya discusión no entra en el presente análisis. Sin embargo, la noción de estasis morfológica ha hecho que muchos paleoecólogos reconsideren desde nuevas perspectivas observaciones previas, tales como las de Cleland citadas anteriormente.

Este mismo autor mencionaba (*fide* Brett *et al.*, 1996) que en tanto que las condiciones de sedimentación se mantuvieran uniformes, que era lo que él observaba en las arcillas Hamilton, no se daba prácticamente evolución, lo cual nada tenía que ver con la duración del intervalo temporal considerado (se esperaría que una duración larga comportara evolución), siempre y cuando las condiciones ambientales se mantuvieran mínimamente inalteradas. Esto mostró, posteriormente, a la luz de la idea de estasis morfológica que Eldredge & Gould (1972) habían acuñado, que existía una *estasis coordinada*; es decir, que las especies de las

mismas comunidades se mantenían en estasis simultáneamente, siempre que las condiciones se mantuvieran uniformes. Los fósiles estudiados por Cleland mostrarían este rasgo al ser propios de organismos bentónicos, que son muy sensibles al sustrato sedimentario, que en el caso mencionado de las arcillas Hamilton, supuestamente, apenas cambia; hoy sabemos que el grupo Hamilton representa una duración del orden de 5-6 Ma (Bonuso *et al.*, 2002). La estasis coordinada se puso en evidencia en multitud de casos, como los del bentos marino o las plantas y animales terrestres (Brett *et al.*, 1996).

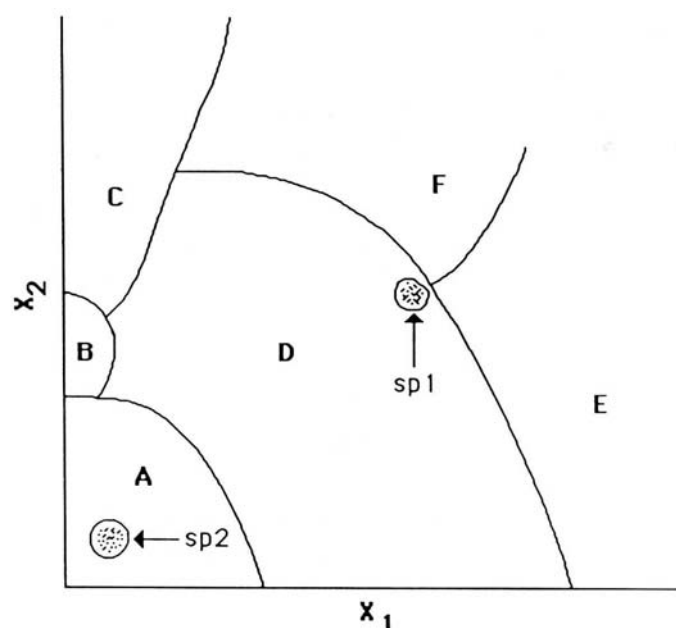


Figura 1. El espacio paramétrico de los fenotipos posibles; los parámetros son X_1 y X_2 ; sus cambios determinan las regiones de fenotipos posibles. La especie sp_2 ocupa un campo A de variabilidad muy restringida; en cambio, la especie sp_1 ocupa un campo D de mayor variabilidad. Ver texto. Según Alberch (1989).

A partir de los años 90 del pasado siglo se ha tratado de explicar el carácter coordinado de la estasis (Brett *et al.*, 1996). Se dan diversos tipos de explicaciones que tienen que ver con causas muy diferentes. Una de las que han sido mencionadas y, a su vez, fuertemente controvertidas, ha sido la selección estabilizante, según la cual las especies implicadas siguen la pista de ambientes que se desplazan espacialmente. Sin embargo, para Lieberman & Dudgeon (1996) la selección estabilizante únicamente jugará un papel de importancia en lo referente a la estasis si, durante largos intervalos temporales, las comunidades están en equilibrio y/o el ambiente físico es estable, algo que para algunos autores es así (Miller, 1996). Lieberman & Dudgeon (1996) reanalizan el grupo Hamilton y concluyen que la estasis de las distintas especies no parece que esté en relación con la selección estabilizante; su estabilidad morfológica no es lo que se esperaría para unas comunidades que habría que concebirlas en un estado de no-equilibrio, caracterizado por su carácter localmente impredecible, lo más opuesto a la situación que favorece la acción de la selección estabilizante. Finalmente, Bonuso *et al.* (2002), tras la aplicación de un análisis de similitudes a un muestreo detallado del Grupo Hamilton, concluyen, a su vez, que aunque existen semejanzas superficiales entre muestras debidas a la presencia de taxones recurrentes, lo que realmente ocurre es que se dan cambios espectaculares en estructura ecológica. Otros modelos como el *Plus ça change* (Sheldon, 1996), comportan ambientes heterogéneos compatibles con

la estasis coordinada (pero en este caso se trata de los generalistas, ya que éstos, por su mismo carácter, no necesitarían modificaciones adaptativas al pasar de un ambiente a otro; cabe recordar aquí los planteamientos propuestos por Vrba en diversos trabajos que tratan sobre la hipótesis del efecto; v.g. Vrba, 1989); sin embargo, no deseamos discutir otras consecuencias de este modelo, que nos llevarían a hablar del equilibrio interrumpido en general, que no es el objeto de nuestro tema.

No obstante todo lo dicho, aquí aparece un gran olvidado en la mayoría de explicaciones: el fenotipo. Todo parece remitir al ambiente: son el ambiente físico, con su estabilidad o inestabilidad, y/o el carácter estable o inestable de los ecosistemas, los que confieren estas características de estasis coordinada que observamos tan frecuentemente en el registro fósil. Sólo Lieberman & Dudgeon (1996), al mostrar cómo la selección estabilizante no era suficiente para explicar la estasis coordinada de numerosas especies, han recurrido a contemplar la estabilidad del fenotipo en términos de *limitaciones del desarrollo*, una noción que erróneamente atribuyen a Eldredge & Gould (1972), ya que estos últimos lo que realmente citan es el concepto de canalización del desarrollo debido a Waddington (1957).

El concepto de limitaciones del desarrollo (*developmental constraints*) sobre la evolución fue ampliamente desarrollado por Pere Alberch entre los años 1980 y 1989 y ciertamente tiene relación con la canalización de Waddington (ver, como síntesis, Alberch, 1989); para Alberch, cuestiones tales como la estasis morfológica o los aspectos saltacionales de la evolución tendrían razón de ser en el marco del desarrollo embrionario concebido como un proceso con una dinámica no lineal (Alberch, 1980). Dichas concepciones daban apoyo al planteamiento inicial de Seilacher (1970) para el análisis de la forma orgánica en paleontología, que él denominó *Konstruktions-Morphologie* y, posteriormente, *biomorfodinámica* (cf. De Renzi, *en prensa*, para una revisión actualizada de la aportación del pensamiento de Pere Alberch a la paleobiología evolutiva). Es obvio que el punto de vista que incluye las limitaciones del desarrollo sobre la evolución –muy minoritario a la luz de esta pequeña revisión– debería ser tenido en cuenta en las discusiones sobre la naturaleza de la estasis coordinada. Sin embargo, tiene que ver más con los aspectos internalistas que con los aceptados tradicionalmente en el actual paradigma evolutivo, que son los ambientalistas (De Renzi, *en prensa*). La dinámica del desarrollo es esencialmente un proceso interno, que amortigua cualquier alteración procedente del ambiente y regula la expresión de los genes, de manera que también amortigua la expresión de las novedades hereditarias (Waddington, 1957; Alberch, 1989). Ahora bien, los genes y sus mutaciones, pero no el desarrollo, constituyen el único aspecto internalista generalmente admitido por dicho paradigma.

Se podría reargumentar, como hipótesis, lo siguiente: las especies muestran estasis coordinadas y siguen los ambientes que se desplazan espacialmente (las condiciones a las que se adaptan); además, no pueden evolucionar hacia adaptaciones locales en general (Brett *et al.*, 1996). Todo ello es justamente debido a que presentan grandes limitaciones de desarrollo, lo cual prueba una fuerte restricción de variabilidad debida a canalización. En la población donde tiene lugar el proceso de especiación, surgen fenotipos variables separados por discontinuidades, cada uno con una variabilidad característica asociada, que depende de su grado de canalización (Alberch, 1989). La Fig. 1 muestra un ejemplo teórico, con los campos fenotípicos A, B, C, D, E y F; el paso de un fenotipo a otro (v. g., A→D), representaría un salto. Cualquier cambio ambiental provoca la acción de la selección disruptiva, que favorece el mejor ajuste a aquellas condiciones. Tanto la especiación como el marco ambiental

cambiante son los aspectos *contingentes*. Por ejemplo, en el momento de originarse las especies sp_1 y sp_2 , la primera pudo contener inicialmente los fenotipos D, E y F, mientras que la segunda contuvo los fenotipos A y B. A partir del momento en que opere la selección disruptiva, la contingencia ambiental es la causa por la cual se selecciona el fenotipo adecuado a las condiciones de aquel momento; así, la sp_2 adoptará el fenotipo A, mientras que la sp_1 lo hará con el D. Dicho fenotipo puede estar más o menos canalizado; v. g., sp_2 representaría una canalización mayor (su campo de variación, A, es más estrecho) que sp_1 y, por tanto, sus posibilidades de adaptación local son mucho menores; lo lógico es que únicamente siga la pista de los ambientes favorables, mientras que sp_1 no solamente puede hacer eso sino también adaptarse localmente a ambientes algo distintos a causa del mayor campo de variabilidad asociado a D. Y, desde luego, esto no requiere la estabilidad ni del ambiente físico ni del ecosistema (Lieberman & Dudgeon, 1996), lo cual también es coherente con lo que hallan Bonuso *et al.* (2002).

Como conclusión, pensamos que el organismo, como producto de la dinámica del desarrollo, cuya naturaleza es interna, es un aspecto básico para esta discusión.

Agradecimientos

Este trabajo ha podido desarrollarse gracias al proyecto CGL2006-13808-C02-02 del Ministerio de Educación y Ciencia.

Referencias

- Alberch, P. 1980. Ontogenesis and morphological diversification. *American zoologist* **20**, 653-667.
- Alberch, P. 1989. The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution. *Geobios*, mémoire spécial **12**, 21-57.
- Bonuso, N., Newton, C.R., Brower, J.C. & Ivany, L.C. 2002. Does coordinated stasis yield taxonomic and ecologic stability?: Middle Devonian Hamilton Group of central New York. *Geology* **30**, 1055-1058.
- Brett, C.E., Ivany, L.C. & Schopf, K.M. 1996. Coordinated stasis: an overview. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **127**, 1-20.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. Edición facsimile (1964) con una introducción de E. Mayr. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, 490 pp.
- De Renzi, M. *en prensa*. Development and historical patterns at the crossroads in the work of Pere Alberch. In: *Pere alberch: The creative trajectory of an evo-devo biologist* (Eds. D. Rasskin-Gutman & M. De Renzi). Universitat de València, Servei de Publicacions.
- Eldredge, N. & Gould, S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: *Models in paleobiology* (Ed. T.J.M. Schopf). Freeman, Cooper & Company, San Francisco, 82-115.
- Lieberman, B.S. & Dudgeon, S. 1996. An evaluation of stabilizing selection as a mechanism for stasis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **127**, 229-238.
- Miller III, W. 1996. Ecology of coordinated stasis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **127**, 177-190.
- Rudwick, M.J.S. 1972. *The meaning of fossils: episodes in the history of palaeontology*. Macdonald & American Elsevier, Londres y Nueva York, 287 pp.
- Seilacher, A. 1970. Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. *Lethaia* **3**, 393-396.
- Sheldon, P.R. 1996. Plus ça change—a model for stasis and evolution in different environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **127**, 209-227.
- Vrba, E.S. 1989. Levels of selection and sorting with special reference to the species level. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* **6**, 111-168.

Waddington, C.H. 1957. *The strategy of the genes: A discussion of some aspects of theoretical biology*. George Allen & Unwin LTD, London, 262 pp.

Darwin en la bahía de la inspiración

Farinati, E.A.¹, Manera, T.¹ y Tomassini, R.L.^{1,2}

1: Departamento de Geología, Universidad Nacional del Sur, San Juan 670, 8000-Bahía Blanca, Argentina. farinati@uns.edu.ar; tmanera@criba.edu.ar

2: CONICET, rodher23@yahoo.com.ar

Los últimos estudios sobre los hallazgos y observaciones que Darwin hiciera durante su viaje a bordo del Beagle señalan al área de Bahía Blanca, en el sudoeste de la región pampeana, como una de las escalas más inspiradoras para la elaboración de su teoría de la evolución. Si bien el objetivo principal de la expedición era el relevamiento cartográfico de las costas sudamericanas, Darwin realizó variadas observaciones sobre el paisaje, los habitantes, el momento histórico de la Argentina, así como la geología y la paleontología que enriquecieron la información aportada por la expedición.

El objetivo de este trabajo es brindar una actualización del escenario descrito por Darwin, el ayer y el hoy de los sitios que visitó en esta zona tan especialmente fructíferos para el joven naturalista y que, sin dudas, constituyeron la semilla de su pensamiento evolucionista.

Las instrucciones recibidas del Almirantazgo indicaban a Fitz Roy determinados sectores de la costa de América del Sur donde las exploraciones debían ser especialmente detalladas y precisas. Una de estas áreas era la comprendida “desde Monte Hermoso hasta el Río Colorado incluyendo la gran ensenada de Bahía *Blanco* (sic)”.

La bahía Blanca, situada a 600 km al sudoeste de Buenos Aires, está constituida por una intrincada red de canales de mareas, separados por bancos e islas. En su extremo occidental, en las proximidades de la costa se ubica la ciudad de Bahía Blanca, que fue fundada en 1828 como un fuerte de avanzada en la lucha contra los indios y para protección de los ataques de naves brasileñas.

Darwin estuvo en dos oportunidades en la región: del 7 de setiembre al 20 de octubre de 1832 y del 17 de agosto al 8 de setiembre de 1833, es decir, dispuso de 67 días para recorrer las costas de la bahía y sus alrededores (Fig. 1 A).

Los primeros hallazgos: los fósiles de Punta Alta

Hacía ya dos semanas que la expedición realizaba el relevamiento de la bahía Blanca, cuando el 22 de setiembre de 1832 Darwin acompañó al capitán Fitz Roy y al alférez Sullivan a un sitio llamado Punta Alta, situado a unos 16 km del fondeadero del Beagle. Ese día, el naturalista destacó en su diario el hallazgo de algunas rocas, por ser las primeras que veía en la región, y que consideró muy interesantes porque contenían numerosas conchas y huesos de grandes animales. El entusiasmo por sus descubrimientos lo llevó a regresar al lugar repetidas veces y a ser recompensado con nuevos hallazgos de restos de mamíferos fósiles. En 1833 continuó coleccionando fósiles en el lugar y la riqueza del yacimiento la resume en una frase de su libro “El Viaje del Beagle” que escribe en 1845: “*Pasamos la noche en Punta Alta y me puse a buscar osamentas fósiles. Ese lugar es una verdadera catacumba de monstruos pertenecientes a razas extintas*”...

Punta Alta era una pequeña planicie de 6 a 9 m de alto, cortada en la costa por una línea de acantilados bajos que se extendían aproximadamente por 1,5 km. Allí, Darwin extrajo de diferentes niveles (Fig. 1 B: capas A, B y C del perfil) restos de grandes mamíferos de edad pleistocena, todos desconocidos o muy poco conocidos por la ciencia.

Posteriormente fueron estudiados por Owen y publicados bajo las siguientes denominaciones (la denominación actual se indica entre paréntesis): *Megatherium cuvierii* (*Megatherium americanum*), *Myiodon darwini*, *Megalonyx jefferssoni* (*Myiodon darwini*), *Scelidotherium leptcephalum*, *Toxodon platensis*, un caballo (*Equus* sp.), placas dérmicas y falanges ungueales de un “dasipódido” (en realidad un gliptodontoideo) que las asignó a *Hoplophorus euphractus* (*Lomaphorus elegans*). Además, Darwin coleccionó muchos huesos sueltos, todos en un espacio de unos 200 metros cuadrados, entre los que había un molar aislado, que Owen asigna a *Macrauchenia patachonica*, con posterioridad a la descripción de esta especie, encontrada por Darwin en 1834 en San Julián (Patagonia).

Los restos fósiles de estos grandes mamíferos estaban mezclados con valvas de moluscos (Fig. 1 B), estudiados por d’Orbigny, quien determinó 20 especies entre gastrópodos y bivalvos, además de cirrípedos (*Balanus*) y corales (*Astrangia*) incrustados por briozoos (*Flustra*). Si bien entre los moluscos había *Adelomelon*, *Amiantis* y *Zidona*, muchos eran de pequeño tamaño (<1 cm), por lo que se considera una de las primeras menciones para la ciencia de micromoluscos.

Darwin expresa que todas las especies de moluscos viven actualmente en la costa, e incluso en la misma bahía, y no duda que los números proporcionales de las diferentes especies presentes en los estratos con mamíferos, eran las mismas que ahora son arrojadas a las playas. Estudios recientes determinaron que todas esas especies pertenecen a la transgresión del Holoceno medio registrada en el estuario de Bahía Blanca.

Respecto a los invertebrados marinos recientes, en su recorrido por la zona hizo también extensas observaciones sobre un pennatuláceo (Coelenterata, Anthozoa), que denominó *Virgularia patagonica*, hoy conocido como *Stylatula darwini*. Esta pluma de mar consiste en un tallo delgado, carnoso, con hileras alternantes de pólipos a cada lado del eje pétreo, cuya longitud varía entre 40 y 60 cm. Darwin expresa que en marea baja podían verse cientos de estos tallos truncados sobresaliendo unos centímetros por encima de la superficie del barro... “como el rastrojo en un campo después de la siega”.

Sin lugar a dudas, Punta Alta fue un momento de destello, que dejó en su joven mente una impronta imborrable por ser la primera de las múltiples evidencias que lo llevarían a cuestionar la doctrina de la inmutabilidad de las especies. Lamentablemente, la barranca de Punta Alta, en la que iniciaría su evolución mental, desapareció bajo las construcciones de la Base Naval de Puerto Belgrano.

Monte Hermoso: Los roedores fósiles

Otro sitio al que Darwin accedió en esta zona fue Monte Hermoso, conocido en nuestros días como Farola Monte Hermoso o Las Rocas, un acantilado que se levanta en la costa, en la entrada de la bahía Blanca, que no suele figurar en los mapas modernos y se confunde a menudo con el Balneario Monte Hermoso, distante unos 30 km al este del lugar visitado por Darwin.

En el acantilado, Darwin describió un perfil compuesto por cuatro estratos; de los dos inferiores (reconocidos actualmente como Formación Monte Hermoso, de edad miocena-pliocena) extrajo restos que atribuyó a tres o cuatro especies de roedores y huesos de las extremidades de un xenartro. Los roedores fueron asignados por Owen a *Hydrochoerus* sp. (actualmente *Phugatherium cataclisticum*), a *Ctenomys priscus* (*Actenomys* sp.) y, por último, describió otros restos que atribuyó a Rodentia sin mayores precisiones. Según Fernicola *et al.* (2009) estos restos son posiblemente los que Darwin describe en una carta enviada a Henslow en 1832 como "*the Tarsi & Metatarsi very perfect of a Cavia*".

En sus apuntes geológicos de 1832, Darwin anota que esos tarsos y metatarsos pertenecían a "un animal menor que la actual *Cavia patagonica*" (*Dolichotis patagona*, la mara o liebre patagónica). También para esa fecha comenta que los restos de caparazones de gliptodontes encontrados en Punta Alta estaban relacionados con los armadillos vivos

Eldredge (2009) afirma que estos fósiles son tan importantes en el desarrollo del pensamiento de Darwin como los pinzones de las Galápagos. Fueron el disparador de sus ideas sobre la transmutación, que lo hicieron pensar sobre la desaparición de las especies y el posterior surgimiento de otras emparentadas.

También en Monte Hermoso, Darwin realizó un hallazgo interesante relacionado con la botánica, al descubrir una nueva planta denominada *Neosparton darwini*, especie endémica de una franja medanosa costera de unos 15 km, que se extiende desde el acantilado hacia el este hasta la localidad de Pehuen Co.

Si bien la barranca de Punta Alta quedó sepultada bajo las construcciones de la mayor Base Naval argentina, paradójicamente, el acantilado de Monte Hermoso, ubicado en terrenos de la Armada, se preservó de una segura destrucción con el incremento del turismo y hoy día se encuentra tal cual como Darwin lo visitó en 1832

Observaciones tafonómicas

Darwin realiza observaciones (hoy llamadas tafonómicas) sobre la calidad y preservación de los restos, tanto de vertebrados como de invertebrados. De este modo, al describir las conchillas del perfil de Punta Alta resalta su apariencia añeja, su color blanquecino y, en algunos casos, su relleno con carbonato de calcio cristalino.

En cuanto a los restos de mamíferos, además de realizar observaciones particulares en cada yacimiento, los compara destacando las diferencias entre ellos. Es así que en Punta Alta observa la presencia de restos de grandes mamíferos, mezclados con conchillas, cuyos huesos son blandos y friables, muchos de ellos con incrustaciones de organismos marinos y abundantes huesos rodados y abrasionados previamente a ser incluidos en las gravas. Mientras que en Monte Hermoso le llama la atención la presencia de abundantes restos de mamíferos pequeños no mezclados con valvas, con huesos compactos y pesados, muchos de ellos rojizos con superficies pulidas y, algunos de los de menor tamaño, de color negro "como el azabache".

La fauna autóctona

Siguiendo a Eldredge, es importante destacar otras observaciones que Darwin realizó sobre la fauna de la región y que evidencian una tendencia temprana a una postura "evolucionista". Es así que llamó su atención una serpiente de gran tamaño, muy venenosa, que identificó como *Trigonocephalus* (actualmente *Bothrops alternatus*), que al arrastrarse vibra la punta de su

cola como una víbora de cascabel, pero el ruido se produce por un mecanismo más sencillo. En su correspondencia con Henslow, Darwin comenta que este reptil, tanto en su estructura como en sus hábitos, marca el pasaje entre crotálidos y vipéridos

También en proximidades de Bahía Blanca conoce la *Rhea americana*, el ñandú grande, de 1,50 m, que habita las pampas. Posteriormente, al descubrir la existencia de otra especie diferente que vive en la Patagonia, al sur del Río Negro, el choique o ñandú petiso, denominado por Gould *Rhea darwini* (actualmente *Pterocnemia pennata*), realizó observaciones sobre la distribución geográfica de estas dos especies. Con ello, Darwin advierte cómo especies muy cercanas o muy afines se reemplazan, sustituyen o superponen en el espacio en regiones continentales extensas. Las implicaciones de la diversidad y la distribución de los ñandúes fueron casi tan sugerentes para Darwin como los efectos del aislamiento que encontraría más tarde en los pinzones de las Galápagos.

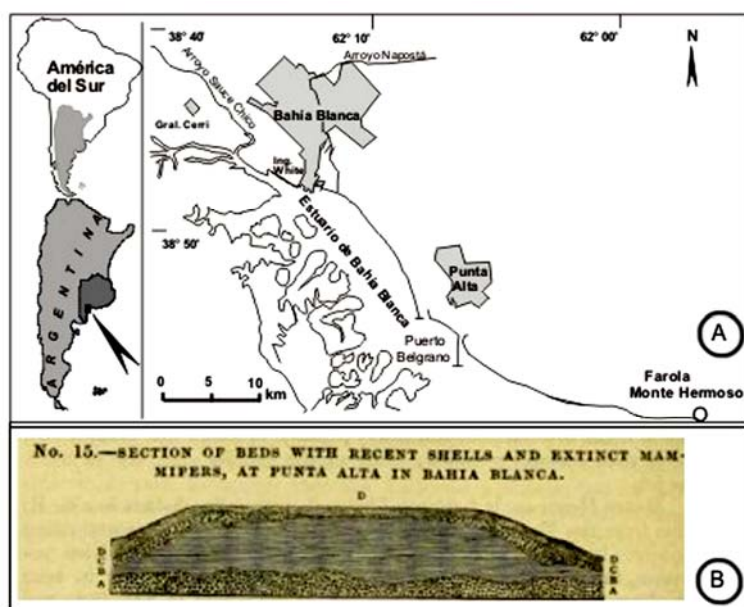


Figura 1. A. Mapa del área de Bahía Blanca. B. Corte estratigráfico de la Barranca de Punta Alta (Darwin, 1846).

Fósiles vs. actuales

Cuando Darwin se embarcó en el Beagle en 1831 presentaba un puñado de inquietudes acerca de la entidad y la dinámica de las formas vivas, inquietudes que no eran lo suficientemente sólidas como para perturbar su visión del mundo natural. Pero la observación de la gran similitud entre las formas actuales y fósiles desencadenó un proceso de evolución intelectual que ya sería del todo irreversible.

Al descubrir los fósiles de Punta Alta, Darwin se da cuenta del extraordinario parecido que tenían con sus equivalentes vivientes en la actualidad pero de menor tamaño, como los perezosos y los armadillos. Fue el caparazón de un gliptodonte lo que le despertó tantas inquietudes. ¿Podría estar relacionado con los actuales armadillos (peludos, mulitas) que veía corriendo en las pampas e incluso había llegado a comer? Eso lo hizo pensar en por qué se extinguieron los gliptodontes y cuál era su relación con los armadillos. Gracias a las

experiencias en estos lugares, Darwin se enfrenta al interrogante de la relación entre el mundo viviente y el que se extinguió.

Conclusiones

Los fósiles de Punta Alta, los roedores de Monte Hermoso, los ñandúes, los armadillos y los demás hallazgos y observaciones que realizó en Bahía Blanca impactaron de tal manera a Darwin que, como sostiene Eldredge, no caben dudas de que su primera visita a Bahía Blanca fue tan importante en el desarrollo de su pensamiento como lo fue la tan renombrada y celebrada que realizó casi tres años más tarde a las Islas Galápagos.

Esa temprana información, obtenida en las costas de la salitrosa bahía, ayudó a desentrañar el famoso “misterio de los misterios” de Herschel, el indicio de que la vida evoluciona. Darwin pudo demostrar con absoluta certeza que la vida no era inmutable.

Referencias

- Darwin, C. 1846. Geological observations on South America. Being the third part of the geology of the voyage of the Beagle, under the command of Capt. Fitz Roy, R.N. during the years 1832 to 1836. Smith Elder and Co. 280 pp. London.
- Eldredge, N. 2009. Experimenting with transmutation: Darwin, the Beagle, and evolution. *Evolution: education and outreach* 2, 35-54.
- Fernicola, J.C. Vizcaíno, S.E. y De Iulio, G. 2009. The fossil mammals collected by Charles Darwin in South America during his travels on board the HMS Beagle. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 64, 147-159.

Inferencias ecomorfológicas en tremarctinos extintos y el gran intercambio faunístico americano: implicaciones evolutivas en Ursidae

Figueirido, B.¹ y Soibelzon, L.²

1: Departamento de Ecología y Geología, Facultad de Ciencias, Campus universitario de teatinos, Universidad de Málaga, 29071-Málaga. Francisco.figueirido@uv.es

2: Leopoldo H. Soibelzon, Departamento Científico Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque (1900), La Plata, Buenos Aires, Argentina. lsoibelzon@fcnym.unlp.edu.ar

Durante el gran intercambio biótico americano (*GABI*), la subfamilia Tremarctinae (Mammalia, Carnivora, Ursidae; Fig 1A) experimentó una radiación adaptativa en Sudamérica a partir de sus parientes norteamericanos del género *Arctodus*. Fruto de esta radiación aparecieron las cinco especies atribuibles al género *Arctotherium* (Fig. 1B): *Arctotherium angustidens*, *Arctotherium bonariense*, *Arctotherium tarijense*, *Arctotherium wingei* y *Arctotherium vetustum* (Soibelzon, 2002, 2004). Por ello, pese a que actualmente solo exista una especie perteneciente a la subfamilia Tremarctinae (el oso andino o de anteojos, *Tremarctos orantus*), durante el Pleistoceno dicha subfamilia alcanzó gran diversidad específica, jugando probablemente un papel clave en los ecosistemas del Nuevo Mundo (Fig. 1C). Así, el conocimiento de la paleobiología de los osos tremarctinos resulta crucial para entender los patrones evolutivos experimentados por los úrsidos bajo condiciones ecológicas excepcionales, como los cambios climáticos globales o los eventos rápidos de dispersión.

En este trabajo se analiza la evolución de la forma craneal en los osos tremarctinos por medio de la morfometría geométrica, con los siguientes objetivos: (1) explorar el rango de

variación morfológica craneal de los tremarctinos actuales y extintos; (2) realizar inferencias ecomorfológicas sobre su comportamiento trófico, contribuyendo de este modo al escaso conocimiento paleobiológico sobre los grandes carnívoros sudamericanos; y (3) debatir sobre aquellos factores que podrían haber jugado un papel clave en la evolución de la forma craneal en esta subfamilia de Ursidae.

Para ello, se recopilaron fotografías digitales de alta resolución de aproximadamente 150 mandíbulas y cráneos, repartidos entre las diferentes especies de osos actuales y extintos. Con el objetivo de capturar la morfología del cráneo y de la mandíbula se digitalizaron 15 *landmarks* en el cráneo y 10 en la mandíbula. La muestra se dividió en dos submuestras (mandíbulas y cráneos) y se realizaron análisis morfométricos separados para cada una de ellas. Ambas submuestras se alinearon mediante el método de superposición de Procrustes (Gower, 1975) y se derivó una configuración consenso o forma media. Las deformaciones parciales (*partial warps*, *PW*) se calcularon con el parámetro $\alpha = 0$ (Rohlf, 1993) y teniendo en cuenta tanto los componentes uniformes como los no uniformes del cambio de forma. Posteriormente se realizó un análisis de deformaciones relativas (*relative warps*, *RW*) de las puntuaciones de los *PWs*, lo que en esencia consiste en un análisis de componentes principales de la matriz de covarianzas.

Los resultados obtenidos indican que la radiación adaptativa experimentada por los tremarctinos en Sudamérica evidencia claramente la gran plasticidad evolutiva de los úrsidos bajo diferentes condiciones ecológicas, como los cambios climáticos globales o los eventos de dispersión. Así, *A. angustidens* del Ensenadense fue el primer oso registrado en Sudamérica, compitiendo en tamaño únicamente con el félido con dientes de sable *Smilodon populator*. Su anatomía craneal muestra que probablemente fuera un oso omnívoro (Figs. 1D, E). No obstante, bajo esta peculiar situación ecológica, en la que sólo habría un posible competidor de *A. angustidens* y, además, existía una gran abundancia de presas potenciales, es probable que *A. angustidens* incorporara una gran cantidad de materia animal en su dieta, obtenida bien dando caza a sus presas o mediante el carroñeo de los cadáveres abandonados por *S. populator*.

Sin embargo, la morfología craneal de los osos del Bonaeriense (*A. vetustum*, *A. bonariense* y, posiblemente, *A. tarijense*) indica claramente que se produjo un cambio sustancial en sus dietas respecto a *A. angustidens*, pues presentan ya caracteres típicos de los úrsidos omnívoros que incorporan gran cantidad de materia vegetal en su dieta (Figs. 1D, E). No obstante, merece la pena notar que durante el Bonariense y el Lujaniense los carnívoros de tamaño mediano eran muy diversos y probablemente fueran competidores potenciales de los osos tremarctinos de esta época. Finalmente, *A. wingei* es la última especie de *Arctotherium* que aparece en el registro fósil de Sudamérica y, conforme a su morfología craneal, se piensa que este oso fue prácticamente herbívoro (Fig. 1E).

La ausencia de un árbol filogenético completo para la subfamilia Tremarctinae impide derivar conclusiones definitivas sobre los patrones evolutivos experimentados por Ursidae en Sudamérica después del *GABI*. Sin embargo, nuestras observaciones parecen indicar que se produjo un aumento en la proporción de materia vegetal incluida en su dieta. Este hecho parece estar correlacionado con el consiguiente incremento en la diversidad de otras familias de grandes carnívoros en Sudamérica, lo cual podría reflejar la gran plasticidad evolutiva y la adaptabilidad extrema de los osos bajo condiciones climáticas cambiantes y eventos de dispersión faunística.

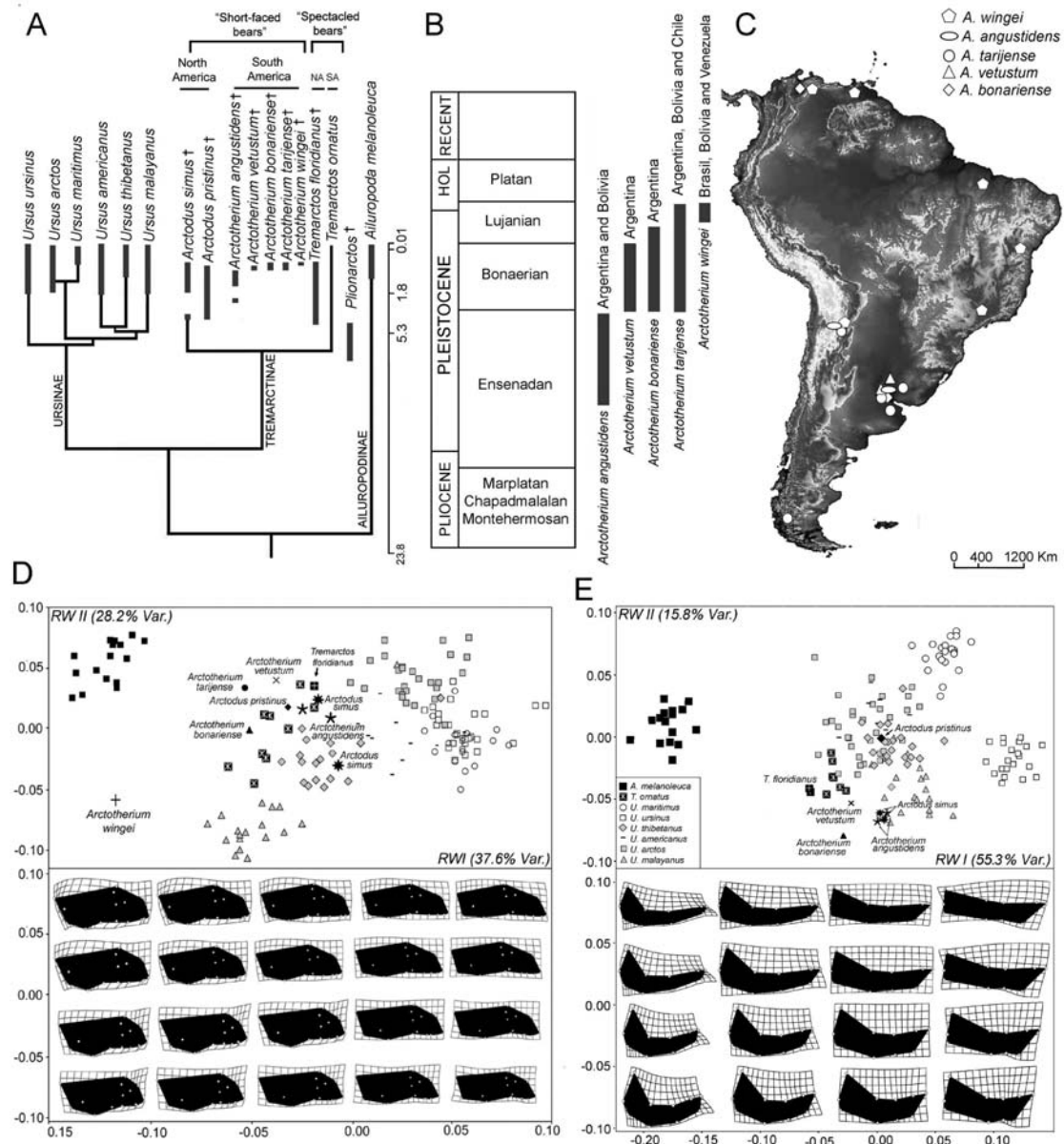


Figura 1. Estudio morfométrico en Tremarctinae. **A:** árbol filogenético de la familia Ursidae y algunos tremarctinos extintos, basado en datos mitogenómicos (modificado de Krause *et al.*, 2008). Las barras verticales grises indican las evidencias del registro fósil. **B:** distribución estratigráfica de los tremarctinos sudamericanos extintos (modificado de Soibelzon *et al.*, 2005). **C:** distribución geográfica de los tremarctinos extintos en Sudamérica durante el Pleistoceno (modificado de Soibelzon *et al.*, 2005). **D:** morfoespacio definido a partir de las puntuaciones de los dos primeros *RWs* obtenidos del análisis de la morfología de la mandíbula en la muestra de úrsidos actuales y extintos. **E:** morfoespacio definido a partir de las proyecciones sobre los dos primeros *RWs* obtenidos en el análisis de la morfología craneal.

Referencias

- Gower, J. C. 1975. Generalized Procrustes analysis. *Psychometrika* **40**, 33-51.
- Krause, J., Unger, T., Novon, A., Malaspina, A., Kolokotronis, S., Stiller, M., Soibelzon, L., Spriggs, H., Dear, P.H., Briggs, A.W., Bray, S.C.E., O'Brien, S.J., 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.
- Rohlf, F.J. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. In: *Contributions to Morphometrics* (Marcus, L.F., Bello, E. & García-Valdecasas, A. eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 131-159.
- Soibelzon, L. H. 2002. Los Ursidae (Carnivora, Fissipedia) fósiles de la República Argentina. Aspectos Sistemáticos y Palaeoecológicos. Tesis doctoral, 239 pp. Universidad Nacional de La Plata.
- Soibelzon, L. H. 2004. Revisión sistemática de los Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) fósiles de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* **6**, 105-131.
- Soibelzon, L.H., Tonni, E.P. & Bond, M. 2005. The fossil record of the South American short-faced bears (Ursidae, Tremarctinae). *Journal of South American Earth Sciences* **20**, 105-113.

Nuevos datos sobre la evolución morfológica craneal en *Ailuropoda* (Mammalia, Carnivora, Ursidae)

Figueirido, B.¹, Palmqvist, P.¹ y Dong, W.²

1: Departamento de Ecología y Geología, Facultad de Ciencias, Campus universitario de teatinos, Universidad de Málaga, 29071-Málaga. Francisco.figueirido@uv.es, ppb@uma.es

2: Institut of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, 100044-Beijing (China). E-mail: dongwei@ivpp.ac.cn)

La historia evolutiva del panda gigante, *Ailuropoda melanoleuca*, ha sido objeto de debate durante décadas y actualmente continua siendo controvertida. El núcleo central de esta controversia radica en la posición filogenética que ocupa *Ailuropoda* dentro del orden Carnivora y sus consecuencias evolutivas (Bininda-Emonds, 2004; Hunt, 2004). Sin embargo, los estudios filogenéticos más recientes parecen indicar que el panda gigante forma parte de un linaje hermano a todos los úrsidos actuales (Fig. 1A), pero con una morfología altamente especializada como resultado de una dieta basada exclusivamente en la ingesta de bambú (Flynn & Nedbal, 1988; Gittleman, 1994; Bininda-Emonds *et al.*, 1999; Krause *et al.*, 2008).

Las escasas evidencias del registro fósil parecen soportar esta hipótesis; así, la morfología dental de *Ailurarctos lufengensis* de finales del Mioceno de la provincia de Yunnan en China (Qiu & Qi, 1989) indica que el linaje de *Ailuropoda* evolucionó muy probablemente a partir del género *Ursavus* durante el Mioceno (Hunt, 2004). Por lo tanto, *A. lufengensis* representa el ancestro más probable del panda gigante, cuya dentición, curiosamente, posee unas características morfológicas que sugieren una incipiente dieta basada en el consumo de material fibroso como el bambú (Hunt, 2004; Jin *et al.*, 2007). Otras especies del linaje que hacen su aparición más tarde en el registro, como las de finales del Plioceno *Ailuropoda microta* y *Ailuropoda wullingshanensis*, poseen morfologías dentales intermedias a las de *Ailurarctos* y a las del actual *A. melanoleuca* (Jin *et al.*, 2007). Sin embargo, una dieta altamente especializada, basada en el consumo de bambú, conlleva un alto número de transformaciones morfológicas craneales, involucradas en la biomecánica de la masticación (vg., Sacco & Van Valkenburgh, 2004; Figueirido *et al.*, 2009; Figueirido & Soibelzon, 2009).

En este trabajo se explora la transformación morfológica craneal acontecida durante la evolución del linaje de *Ailuropoda* en relación a la dieta. Concretamente, se investiga si tales transformaciones morfológicas se alcanzaron tempranamente en la historia evolutiva de los

pandas y, por tanto, el linaje ha permanecido en estasis por más de 2 Ma, como han propuesto recientemente Jin *et al.* (2007), o si, por el contrario, la morfología craneal compleja de *Ailuropoda* es un fenómeno relativamente reciente, como parece indicar la anatomía dental.

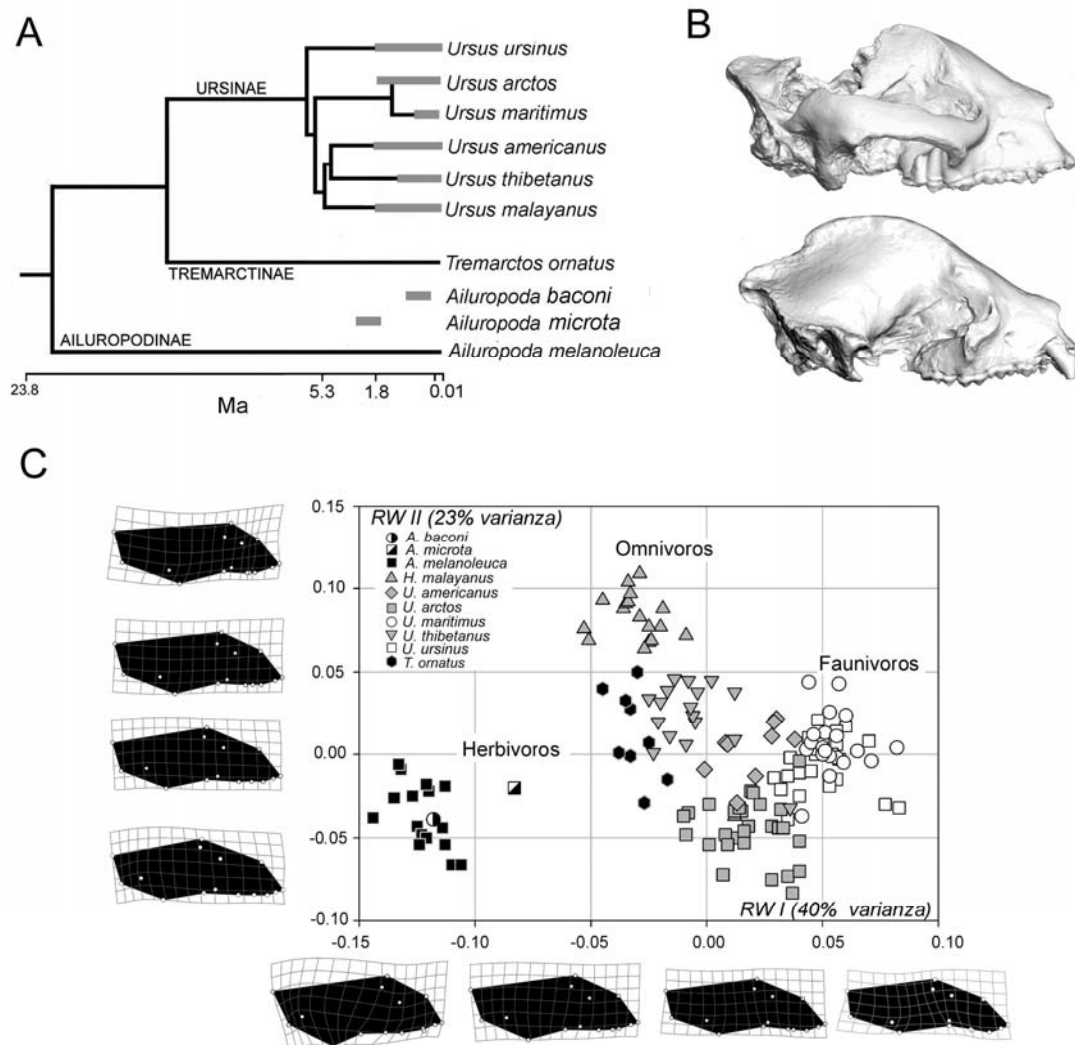


Figura 1. Análisis morfométrico de la evolución de la anatomía craneal en el linaje de *Ailuropoda*. **A**, relaciones filogenéticas del panda gigante, *Ailuropoda melanoleuca*, junto a los rangos estratigráficos de *Ailuropoda microta* y *Ailuropoda baconi* (según Krause *et al.*, 2008 y Jin *et al.*, 2007). **B**, cráneos analizados de *A. baconi* del Pleistoceno superior de China (arriba) y de *A. microta* del Plioceno superior de China (abajo). La longitud condilobasal de *A. microta* es de 20 cm y la de *A. baconi* es de 25 cm. **C**, morfoespacio definido por los dos primeros *relative warps* derivados de la morfología del análisis craneal. Nótese la posición intermedia de *A. microta* respecto al resto de ailuropodinos, por un lado, y tremarctinos y ursinos, por otro.

A estos efectos, se muestrearon 144 especímenes repartidos entre las ocho especies de úrsidos actuales. Con el objetivo de explorar las transformaciones morfológicas craneales ocurridas a lo largo de la evolución del panda gigante, dos especies extintas de *Ailuropoda* han sido incluidas en el análisis: *A. microta* y *Ailuropoda baconi* de finales del Plioceno y de finales del Pleistoceno de China, respectivamente (Fig. 1B).

Con el objetivo de explorar la transformación morfológica craneal en el linaje de *Ailuropoda*, se digitalizaron 15 *landmarks* homólogos a partir de fotografías digitales de alta resolución. Todos los especímenes se alinearon mediante el método de superposición de Procrustes (Gower, 1975). Las funciones *thin plate spline* (TPS) se obtuvieron teniendo en cuenta tanto los componentes uniformes como los no uniformes del cambio de forma. Las deformaciones parciales (*partial warps*, PW) se calcularon para describir las diferencias entre cada espécimen y la configuración consenso con el parámetro $\alpha=0$ (Rohlf, 1993).

Posteriormente, se realizó un análisis de deformaciones relativas (*relative warps*, RW), que consiste en esencia en un análisis de componentes principales de las puntuaciones de los PWs usando la matriz de covarianzas. El tamaño del centroide (Cs) se usó como medida de tamaño para explorar posibles efectos alométricos.

Todos los análisis morfométricos se realizaron con el paquete informático TPS [programas TPSdig v. 2.05 (Rohlf, 2006a) y TPSrelw v. 1.44 (Rohlf, 2006b)] disponibles en la web: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.

Los resultados obtenidos permiten apreciar que el espécimen de *A. microta* de finales del Plioceno de China se sitúa en el morfoespacio definido a partir de los dos primeros RW (Fig. 1C) en una posición intermedia entre los ailuropodinos y el resto de los úrsidos. Este hecho sugiere que la morfología craneal de *A. microta* es intermedia entre la de ambos grupos de osos. No obstante, los diagramas TPS revelan un conjunto de caracteres craneales ailuropodinos, típicos del panda gigante actual, que ya estaban presentes en *A. microta* y que, por lo tanto, se alcanzaron tempranamente en la evolución de este linaje.

Por ello, en este estudio se muestra que la forma craneal del linaje *Ailuropoda* no ha permanecido uniforme durante más de 2 Ma, como han propuesto Jin *et al.* (2007). De hecho, se puede apreciar un gradiente de transformación morfológica craneal desde *A. microta* hasta *A. baconi* y *A. melanoleuca*. Por lo tanto, la morfología craneal del panda gigante actual habría evolucionado tempranamente en la filogenia de los osos, muy probablemente a partir de *A. lufengensis* del Mioceno de China, siguiendo una tendencia evolutiva a través de *A. microta* hacia morfologías más complejas como las representadas en *A. baconi* y *A. melanoleuca*.

El hecho de que la morfología craneal de los osos está parcialmente correlacionada con su comportamiento trófico indica probablemente que las diferencias de forma entre *A. microta* y *A. melanoleuca* reflejan además diferencias en sus dietas. De hecho, *A. microta* posee unas regiones de inserción de la musculatura envuelta en la masticación mucho menores que el panda gigante, lo cual evidencia un menor desarrollo de los músculos maseteros y temporales, y, por tanto, una menor fuerza de mordedura. Además, la serie molar superior, relativamente corta comparada con la de *A. melanoleuca*, evidencia una menor capacidad para procesar material fibroso en relación al panda gigante. Este hecho podría interpretarse tentativamente como que *A. microta* consumía únicamente las partes menos fibrosas del bambú, por ejemplo hojas, raíces y frutos, como hace hoy día el panda rojo (*Ailurus fulgens*) actual (Zhang *et al.*, 2007).

Referencias

- Bininda-Emonds, O.R.P., Gittleman, J. L. & Purvis, A. 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: A complete phylogeny of extant Carnivora (Mammalia). *Biological Reviews* **74**, 143-175.

- Bininda-Emonds, O. R. P. 2004. Phylogenetic position of the giant panda: historical consensus through supertree analysis. In: *Giant Pandas, Biology and Conservation* (Lindburg, D. & Baragona, K. eds.). University of California Press, California, 11–35.
- Figueirido, B., Palmqvist, P. & Pérez-Claros, J.A. 2009. Ecomorphological correlates of craniodental variation in bears and palaeobiological implications for extinct taxa: an approach based on geometric morphometrics. *Journal of Zoology (London)* **277**, 70–80.
- Figueirido, B. & Soibelzon, L.H. 2009. Inferring palaeoecology in extinct tremarctine bears (Carnivora, Ursidae) using geometric morphometrics. *Lethaia*: en prensa, doi: 10.1111/j.1502-3931.2009.00184.x
- Flynn, J. J. & Nedbal, M. 1998. Phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Congruence vs Incompatibility among Multiple Data Sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9**, 414–426.
- Gittleman, J. L. 1994. Are the Pandas Successful Specialists or Evolutionary Failures? *BioScience* **44**, 456–464.
- Gower, J. C. 1975. Generalized Procrustes analysis. *Psychometrika* **40**, 33–51.
- Hunt, R. M. Jr. 2004. A paleontologist's perspective on the origin and relationships of the giant panda. In: *Giant Pandas, Biology and Conservation* (Lindburg, D. & Baragona, K. ., eds.), University of California Press, California, 45–52.
- Jin, C., Ciochon, R.L., Dong, W., Hunt, R.M. Jr., Liu, J., Jaeger, M. & Zhu, Q. 2007. The first skull of the earliest giant panda. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**, 10932–10937.
- Krause, J., Unger, T., Noçon, A., Malaspinas, A., Kolokotronis, S., Stiller, M., Soibelzon, L., Spriggs, H., Dear, P.H., Briggs, A.W., Bray, S.C.E., O'Brien, S.J., Rabeder, G., Matheus, P., Cooper, A., Slatkin, M., Pábo, 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.
- Qiu, Z.X. & Qi, G. 1989. Ailuropod found from the late Miocene deposits in Lufeng, Yunnan. *Vertebrata Palasiatica* **27**, 153–69.
- Rohlf, F.J. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. In: *Contributions to Morphometrics* (Marcus, L.F., Bello, E. & García-Valdecasas, A. eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 131–159.
- Rohlf, F.J. 2006a. TpsDig, ver. 2.05. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Rohlf, F.J. 2006b. TpsRelw, ver. 1.44. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Sacco, T. & Van Valkenburgh, B. 2004. Ecomorphological indicators of feeding behaviour in the bears (Carnivora: Ursidae). *Journal of Zoology (London)* **263**, 41–54.
- Zhang, S., Pan, R., Li, M., Oxnard, C. & Wei, F. 2007. Mandible of the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*) compared with other Chinese carnivores: functional adaptation. *Biological Journal of the Linnean Society* **92**, 449–456.

Evolución y paleobiología de la familia Amphicyonidae (Mammalia, Carnivora)

Figueirido, B.¹, Palmqvist, P.¹, Martín Serra, A.¹, De Renzi, M.² y Pérez-Claros, J.A.¹

1: Departamento de Ecología y Geología, Facultad de Ciencias, Campus universitario de teatinos, Universidad de Málaga, 29071-Málaga. Francisco.figueirido@uv.es, ppb@uma.es, Johnny@uma.es

2: Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Área de Paleontología, Universidad de Valencia, 46071-Valencia. Miquel.De.Renzi@uv.es

La familia extinta Amphicyonidae, cuyos miembros se conocen con el nombre de “perros-oso”, comprende a un grupo de mamíferos carnívoros del Cenozoico con distribución

holártica y paleotropical. Los anficiónidos aparecen por primera vez en el registro fósil a finales del Eoceno (Hunt, 1998), radiando durante el Oligoceno y jugando un papel clave en los ecosistemas del Mioceno (Viranta, 1996). Esta familia se extingue a finales del Mioceno, presumiblemente debido a un desplazamiento competitivo por parte de los félidos, los cánidos borofaginos y los hiénidos del “tipo-cánido” (Van Valkenburgh, 1999).

A lo largo de su historia evolutiva, los anficiónidos desplegaron un amplio espectro de tamaños corporales (desde ~5 kg hasta ~200 kg; Hunt, 2003) y adaptaciones tróficas (desde especies hipercarnívoras o mesocarnívoras hasta omnívoras; Viranta, 1996). Pese a ello, la paleobiología de esta familia extinta de carnívoros resulta prácticamente desconocida. Sin embargo, estudios previos han mostrado que los anficiónidos hacen su primera aparición en el registro a finales del Eoceno con especies de pequeño tamaño corporal y poco especializadas, pertenecientes a las subfamilias Daphoeninae en Norteamérica y Haplocyoninae en Europa, cuyo género de vida se piensa que sería similar al de los zorros actuales (*Vulpes vulpes*) o, incluso, al de los pequeños felinos (Hunt, 1998). Posteriormente, a principios del Mioceno, las diferentes especies de la familia (subfamilias Temnocyoninae en Norteamérica y Thaumastocyoninae en Europa) experimentan un considerable aumento de tamaño y su anatomía apunta a que desempeñarían un género de vida más de tipo hipercarnívoro, quizá como el de los lobos actuales pero con mayor capacidad para fracturar huesos (Hunt, 1998, 2009). Durante el Mioceno medio y principios del superior aparecen diferentes especies de gran tamaño (subfamilia Amphicyoninae), tanto en el Nuevo como en el Viejo Mundo, con un género de vida posiblemente similar al de los osos actuales, aunque muestran algunas adaptaciones hacia una alimentación hipercarnívora y cierta capacidad osífraga (Hunt, 1998; Viranta, 1996). Por lo tanto, el aumento de tamaño parece ser concomitante a la aparición de innovaciones adaptativas, lo que podría haber permitido la colonización de diferentes nichos ecológicos. De este modo, en este trabajo se investiga si se produjo un incremento de tamaño en la familia Amphicyonidae a lo largo de su historia evolutiva, si tal aumento de las dimensiones corporales conllevaría cambios morfológicos (alometrías) y, en este caso, cuales serían las implicaciones ecomorfológicas de tales cambios de forma resultantes del incremento en tamaño.

Para investigar la tendencia del aumento de tamaño en Amphicyonidae se recopiló la longitud de la carnífera inferior como variable indicativa de tamaño (*sensu* Van Valkenburgh *et al.*, 2004) en 186 especímenes pertenecientes a 72 especies de las subfamilias Amphicyoninae, Daphoeninae, Haplocyoninae y Thaumastocyoninae, a partir de diferentes fuentes bibliográficas. Posteriormente, se analizó la correlación entre la longitud media, máxima y mínima de la carnífera inferior y el tiempo geológico. Para el estudio alométrico y sus consecuencias ecomorfológicas se analizaron un conjunto de cráneos y mandíbulas de diferentes especies, tanto actuales como extintas, pertenecientes a las familias Ursidae, Canidae y Amphicyonidae. Con el objetivo de recoger la morfología del esqueleto craneodental se digitalizaron un conjunto de 15 *landmarks* en el cráneo y 12 en la mandíbula a partir de fotografías digitales de alta resolución en norma lateral de todos los individuos incluidos en el análisis ecomorfológico. Todos los especímenes de las dos submuestras (mandíbulas y cráneos) se alinearon mediante el método de superposición de Procrustes (Gower, 1975). El tamaño del centroide (Cs) se usó como una medida del tamaño general de los ejemplares, con objeto de explorar los patrones alométricos en cada una de las submuestras.

Los patrones morfológicos generales desplegados por los anficiónidos respecto a los cánidos y los úrsidos se exploraron mediante un análisis de deformaciones relativas (*relative warps*, RW). Para ello, las funciones *thin plate spline* (TPS) se derivaron teniendo en cuenta los componentes uniforme y no uniforme del cambio de la forma. Las proyecciones de los ejemplares en los ejes de deformaciones parciales (*partial warp scores*) se calcularon para describir las deformaciones entre cada espécimen y la configuración consenso, usando el parámetro $\alpha = 0$ (Rohlf, 1993).

Con el objetivo de explorar las consecuencias ecomorfológicas de este aumento de tamaño y sus morfologías asociadas se llevó a cabo un análisis canónico discriminante entre diferentes grupos tróficos, establecidos según la literatura (hipercarnívoros, hipercarnívoros con capacidad para fracturar huesos y omnívoros) a partir de la morfología mandibular. Las funciones discriminantes ajustadas a partir de la muestra de especies actuales se aplicaron posteriormente a las diferentes especies de anficiónidos, con el fin de realizar inferencias ecomorfológicas.

Todos los procedimientos morfométricos (digitalización de landmarks, GPA, RW y TPS) se realizaron mediante el paquete informático *TPSseries* [programas TPSdig v. 2.11 (Rohlf, 2006a) y TPSrelw v. 1.45 (Rohlf, 2006b)], disponible en la página web: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>. Los análisis discriminantes se realizaron mediante el paquete estadístico SPSS.

Los resultados obtenidos indican que la familia Amphicyonidae experimentó un aumento sustancial en el tamaño corporal de sus integrantes a lo largo de su historia evolutiva, tal y como evidencia el aumento significativo en la talla media, máxima y mínima de la longitud de la carniceira inferior. Este hecho hace pensar más en una tendencia activa que en un proceso de diversificación a partir de formas pequeñas y poco especializadas (Stanley, 1973; Gould, 1988).

Los gráficos bivariantes entre la forma craneal y mandibular de los anficiónidos y el logaritmo del Cs (como variable estimadora de las dimensiones de los animales) indican que existe una correlación entre tamaño y forma (alometría). Por lo tanto, independientemente de cuál fuese el agente causal de la tendencia al aumento de tamaño durante el curso de la evolución de Amphicyonidae, parece claro que tal aumento de las dimensiones corporales conllevó transformaciones morfológicas en el esqueleto craneodental de los anficiónidos (alometrías). Ahora bien, estas alometrías difieren según las distintas subfamilias de anficiónidos. Así, la anatomía mandibular de los Daphoeninae o anficiónidos de “tipo-cánido” sigue la tendencia alométrica de los cánidos, mientras que la de los Amphicyoninae o anficiónidos de “tipo-úrsido” se ajusta mejor a la de los osos. No obstante, en la morfología craneal ambas subfamilias siguen los mismos patrones alométricos. Esta discrepancia entre la morfología craneal y mandibular probablemente refleja que la mandíbula presenta una mayor plasticidad morfológica bajo determinadas presiones de selección. El cráneo, sin embargo, es el resultado morfológico de un compromiso entre diferentes funciones (olfato, visión, alojar el cerebro, etc.), a diferencia de la mandíbula, que sólo se ve implicada en obtener y procesar el alimento.

El análisis discriminante ha mostrado que estas transformaciones morfológicas, concomitantes al aumento de tamaño, posibilitaron la aparición de nuevos fenotipos de anficiónidos, permitiendo la colonización de nuevas zonas adaptativas por parte de esta familia. Ahora bien, tales “novedades” evolutivas no aparecieron en el seno de un abanico

infinito de posibilidades morfológicas, sino que se vieron restringidas por diferentes tipos de limitaciones. Probablemente, la posesión de vías del desarrollo compartidas entre las tres familias de Caniformes (Ursidae, Canidae y Amphicyonidae), establecidas tempranamente durante la filogenia, supuso una fuerte limitación a la hora de la aparición de nuevos fenotipos como consecuencia de las variaciones en tamaño. Esta es la razón principal por la que aparecieron diseños repetidos (encuadrables en una gama restringida de ecomorfos) en el seno de Caniformia a lo largo de su historia evolutiva.

Referencias

- Gould, S. J. 1988. Trends as changes in variance: a new slant on progress and directionality in evolution. *Journal of Paleontology* **62**, 319-329.
- Gower, J. C. 1975. Generalized Procrustes analysis. *Psychometrika* **40**, 33-51.
- Hunt, R. M., Jr. 1998. Amphicyonidae. In: *Evolution of Tertiary mammals of North America. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate-like Mammals* (Janis, C. M., Scott, K. M. & Jacobs, L. L. Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, 196-227.
- Hunt, R. M., Jr. 2003. Intercontinental migration of large mammalian carnivores: earliest occurrence of the Old World bearded Amphicyon (Carnivora, Amphicyonidae) in North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **279**, 77-115.
- Hunt, R.M., Jr. 2009. Long-legged pursuit carnivorans (Daphoeninae, Amphicyonidae) from the early Miocene of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **318**, 1-95.
- Rohlf, F.J. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. In: *Contributions to Morphometrics* (Marcus, L.F., Bello, E. & García-Valdecasas, A. eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 131-159.
- Rohlf, F.J. 2006a. TpsDig, ver. 2.05. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Rohlf, F.J. 2006b. TpsRelw, ver. 1.44. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Stanley, S. M. 1973. An Explanation for Cope's Rule. *Evolution*, **27**, 1-26.
- Van Valkenburgh, B. 1999. Major patterns in the history of carnivorous mammals. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **27**, 463-93.
- Van Valkenburgh, B. Wang, X., & Damuth, J. 2004. Cope's Rule, hypercarnivory, and extinction in North American canids. *Science* **306**, 101-104.
- Viranta, S. 1996. European Miocene Amphicyonidae: taxonomy, systematics and ecology. *Acta Zoologica Fennica* **204**, 1-61.

Convergencia evolutiva extrema en la morfología craneal del panda rojo (*Ailurus fulgens*) y el panda gigante (*Ailuropoda melanoleuca*) revelada por morfometría geométrica

Figueirido, B.¹, Serrano-Alarcón, F.J.¹ y Palmqvist, P.¹

1: Departamento de Ecología y Geología, Facultad de Ciencias, Campus universitario de teatinos, Universidad de Málaga, 29071-Málaga. Francisco.figueirido@uv.es, Kikojr_serrano@hotmail.com, ppb@uma.es

Pocos organismos han recibido tanta atención por parte de la comunidad científica desde un punto de vista evolutivo como los pandas actuales. Estos mamíferos emblemáticos pertenecen a dos especies, el panda gigante, *Ailuropoda melanoleuca*, y el panda rojo, *Ailurus fulgens*. Ambos son nativos de Asia, muestran una anatomía altamente especializada y poseen una dieta peculiar dentro del orden Carnivora, ya que se alimentan casi exclusivamente de bambú. Dada su dieta inusual y sus especializaciones morfológicas comunes, una pléyade de

autores han agrupado a los pandas dentro del mismo clado (vg., Ginsburgh, 1982). Sin embargo, pese a su similitud morfológica y, en gran medida, etológica y fisiológica, las filogenias más recientes, basadas tanto en datos morfológicos como moleculares, indican que ambas especies divergieron durante el Oligoceno y pertenecen a dos familias diferentes del orden Carnivora: Ailuridae para el panda rojo y Ursidae para el panda gigante (vg., Bininda-Emonds *et al.*, 1999; Flynn *et al.*, 2005).

De este modo, el estatus de *Ailurus* y *Ailuropoda* como taxa no relacionados filogenéticamente hace que su morfología sea uno de los ejemplos más claros de convergencia evolutiva en los mamíferos, hasta el punto de que constituye un ejemplo básico de este proceso en muchos libros de texto sobre evolución.

En este trabajo se desarrolla el primer estudio comparado de la anatomía craneal de los pandas actuales bajo una perspectiva morfométrica multivariable. El objetivo principal es, pues, evaluar la importancia de la selección natural y las limitaciones filogenéticas a la hora de moldear las adaptaciones morfológicas convergentes de estos carnívoros peculiares.

Para ello se fotografiaron 162 cráneos y 151 mandíbulas de individuos adultos, pertenecientes a 17 especies representantes de todos los géneros actuales de las familias Ursidae, Procyonidae y Ailuridae.

Con el objetivo de capturar la forma del cráneo y la mandíbula se digitalizaron 13 *landmarks* o puntos homólogos en la vista lateral de los cráneos, a partir de las fotografías digitales de alta resolución. La muestra total se dividió en dos submuestras (mandíbulas y cráneos) y cada una de ellas se analizó por separado. Todos los especímenes se alinearon mediante el método de superposición de Procrustes (Gower, 1975). Las funciones *thin plate spline* (TPS) se obtuvieron teniendo en cuenta tanto los componentes uniformes como los no uniformes del cambio de forma. Las deformaciones parciales (*partial warps*, PW) se calcularon para describir las diferencias entre cada espécimen y la configuración consenso con el parámetro $\alpha=0$ (Rohlf, 1993). Posteriormente, se realizó un análisis de deformaciones relativas (*relative warps*, RW), que consiste en un análisis de componentes principales sobre la matriz de covarianzas. El tamaño del centroide (Cs) se usó como medida de tamaño para explorar los posibles efectos alométricos. Todos los análisis morfométricos se realizaron con el paquete informático TPS [programas TPSdig v. 2.05 (Rohlf, 2006a) y TPSrelw v. 1.44 (Rohlf, 2006b)] disponibles en la web: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.

Los morfoespacios craneales y mandibulares definidos a partir de los RWs más significativos mostraron que la morfología craneal de los carnívoros estudiados se correlaciona en este análisis principalmente con su comportamiento trófico y sus afinidades filogenéticas. Más específicamente, este estudio revela una serie de caracteres convergentes extremos en la anatomía craneal del panda rojo y del panda gigante junto a otras especies herbívoras del orden Carnivora. De acuerdo con los estudios filogenéticos más recientes y las escasas evidencias provenientes del registro fósil, parece improbable que la homología sea el proceso más adecuado para explicar la similitud morfológica entre las dos especies de pandas actuales. Por el contrario, la mayoría de los datos filogenéticos y paleontológicos sugieren que la homoplasia, es decir, la evolución convergente o paralela, sería el proceso evolutivo más plausible para explicar los caracteres morfológicos comunes en los pandas. Por lo tanto, la similitud morfológica extrema entre ambas especies de pandas fue probablemente dirigida tanto por factores extrínsecos como intrínsecos (esto es, la selección natural actuando sobre

un legado filogenético compartido por todos los grandes carnívoros, que habría impuesto ciertas restricciones comunes a la evolución de ambos linajes de pandas).

Referencias

- Bininda-Emonds, O.R.P., Gittleman, J. L. & Purvis, A. 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: A complete phylogeny of extant Carnivora (Mammalia). *Biological Reviews* **74**, 143-175.
- Flynn, J. J., Finarelli, J. A., Zehr, S., Hsu, J. & Nedbal, M. 2005. Molecular Phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Assessing the Impact of Increased Sampling on Resolving Enigmatic Relationships. *Systematic Biology* **54**, 317-337.
- Ginsburg, L. 1982. Sur la position systématique du petit panda, *Ailurus fulgens* (Carnivora, Mammalia). *Geobios* **6**, 247-258.
- Gower, J. C. 1975. Generalized Procrustes analysis. *Psychometrika* **40**, 33-51.
- Rohlf, F.J. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. In: *Contributions to Morphometrics* (Marcus, L.F., Bello, E. & García-Valdecasas, A. eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 131-159.
- Rohlf, F.J. 2006a. TpsDig, ver. 2.05. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Rohlf, F.J. 2006b. TpsRelw, ver. 1.44. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.

Los mamíferos fósiles sudamericanos encontrados por Darwin y la ley de sucesión de tipos

García Bartual, M.¹

1: Grupo Cultural Paleontológico de Elche – Museo Paleontológico de Elche. Plaça de Sant Joan, 3. 03203, Elche. España. mgbartual@yahoo.es

Tal como el propio Darwin (1958) escribió, tres factores capitales influyeron en su aceptación de que las especies se modifican gradualmente: 1) el descubrimiento en las formaciones de las pampas de grandes animales fósiles cubiertos de corazas, como las de los actuales armadillos; 2) la manera en que animales estrechamente emparentados se sustituyen unos a otros conforme se va hacia el sur del continente sudamericano; y 3) el carácter sudamericano de la mayor parte de los productos de las Islas Galápagos y, más especialmente, por la manera en que difieren ligeramente los de cada una de las islas del grupo sin que ninguna de ellas parezca muy vieja en sentido geológico.

En su aceptación del hecho evolutivo, los fósiles de mamíferos que recuperó en varios yacimientos repartidos entre Argentina y Uruguay tuvieron, pues, un papel predominante. Sin embargo, a pesar del enorme esfuerzo que invirtió en su obtención y traslado a Inglaterra, Darwin creyó inicialmente que su labor paleomastológica había sido de poco valor en comparación con otras de sus colecciones recopiladas durante el viaje del HSM Beagle. No obstante, los hallazgos tuvieron capital importancia, permitiendo que Richard Owen entre 1837 y 1845 describiera once taxones, seis de los cuales resultaron nuevos.

El conocimiento de los mamíferos fósiles sudamericanos era incipiente cuando Darwin pisa el continente sudamericano el 28 de febrero de 1832. Georges Cuvier (1796) había publicado el primer trabajo científico sobre un fósil sudamericano, al que denominó *Megatherium americanum* –aunque el mérito de la reconstrucción del espécimen corresponde

al científico valenciano Juan Bautista Bru (Sequeiros, 2002)– basándose en el ejemplar recuperado por Fray Manuel Torres en 1787 en el río Luján (Provincia de Buenos Aires, Argentina). La osteología de *Megatherium* era bastante bien conocida gracias a los diversos trabajos de Garriga (1796), Pander & d'Alton (1821) y a la extensa sección que Cuvier (1823) le dedica en sus *Recherches*. Sin embargo, en el último artículo de la sección se incluye una nota a pie de página que resumía una carta del naturalista y religioso Dámaso Antonio de Larrañaga, en la que se afirmaba que *Megatherium* estaba revestido de una coraza escamosa como la del armadillo. Adicionalmente, Cuvier (1824) incluye una corrección al final de su obra indicando que *Megatherium* también está presente en Norteamérica.

Asimismo, Cuvier (1821) reconoció cuatro morfotipos para los mastodontes americanos. Una forma norteamericana, “*grand mastodonte*” o “*mastodonte de l'Ohio*”; otra cosmopolita de menor tamaño, “*mastodonte à dents étroites*”; y dos formas sudamericanas. Las más grandes y similares al mastodonte de Ohio las denominó informalmente como “*mastodonte des cordilières*” (ejemplares de Imbabura, Ecuador, y Chiquitos, Bolivia) y las de dentición de menor tamaño como “*mastodonte humboldien*” (ejemplares de Concepción, Chile). Cuvier (1824) denomina formalmente a los cuatro morfotipos como *Mastodon maximus*, *Mastodon angustidens*, *Mastodon andium* y *Mastodon humboldii*. Cuvier (1823) también describe otro taxón americano, *Megalonix*, encontrado en Estados Unidos, al que relaciona con los perezosos y los grandes armadillos.

De todos los especímenes glosados, *Megatherium* era el más codiciado, pues sólo existía un ejemplar montado en el Real Gabinete de Madrid. Woodbine Parish, cónsul británico en Buenos Aires, finalmente obtuvo un esqueleto parcial que llevó a Londres en 1832. William Clift (1835) estudió y exhibió el ejemplar en la Geological Society (Rudwick, 2008). Al igual que Cuvier, Clift menciona que se han recuperado diversos fragmentos del caparazón. La idea de megaterios acorazados se mantendrá hasta que Owen (1839) demuestre que carecían de armadura y que los restos de osteodermos pertenecían a un grupo de mamíferos que denominó gliptodontes, íntimamente relacionados con los armadillos. El mismo año en que Parish partía hacia Inglaterra con su colección de fósiles, Darwin comenzaba a excavar y a encontrar importantes restos de mamíferos en el área de Bahía Blanca (Provincia de Buenos Aires, Argentina). Son bien conocidos los esfuerzos de Darwin por extraer los fósiles de mamíferos sudamericanos y sus tentativas de asignación taxonómica, aspectos reflejados en sus cuadernos de notas. Su error al identificar restos de corazas de xenartros gliptodontidos como pertenecientes a *Megatherium* ha sido interpretado por algunos autores como el resultado de una deficiente formación paleontológica (López Piñero, 2008) o de conceptos erróneos (Suloway, 1982). Sin embargo, sus inferencias son acordes con el conocimiento paleontológico de entonces. Como enciclopedia de consulta, Darwin llevaba a bordo del Beagle el *Dictionnaire classique d'histoire naturelle*, que reflejaba casi punto por punto los postulados de Cuvier respecto a las formas extintas americanas.

Los fósiles de mamíferos encontrados por Darwin en localidades de Argentina y Uruguay, parece que fueron agrupados por el naturalista en función de su tamaño. Los elementos de gran porte con osteodermos fueron asignados a *Megatherium* y los de gran tamaño sin coraza como posibles mastodontes. Los mamíferos de pequeño tamaño los asignó al género *Cavia* y a la liebre patagónica (*Dolichotis patachonica*). Respecto a *Megalonix*, Darwin sólo lo menciona en una carta a Henslow escrita en octubre de 1832, descartando finalmente su

presencia en los acantilados de Bahía Blanca en favor de *Megatherium*, basándose en los osteodermos recuperados en la misma formación (Fernicola *et al.*, 2009).

Pese a las dificultades taxonómicas y logísticas, Darwin depositó una valiosa colección de mamíferos fósiles en el Royal College of Surgeons de Londres. Con ella aporta nuevos ejemplares de *Megatherium* y *Mastodon*, y también formas que son desconocidas para anatomistas como Clift. Gracias al detallado estudio de Owen (1840), se describen y denominan nuevos taxones, como *Toxodon*, *Scelidotherium*, *Mylodon* o *Glyptodon*. Entre el gran interés que despierta la colección del joven Darwin, destacan *Macrauchenia* y *Toxodon*. Owen relaciona al primero con la familia Camelidae, siendo una forma afín a *Lama* pero de gran tamaño, ahora extinta. Lo mismo sucedía con *Toxodon*, un mamífero de gran porte que presentaba marcadas afinidades con Rodentia, pero también con Edentata y Cetacea. Estos aspectos resultaron del mayor interés para Charles Lyell, que estaba especialmente interesado en la problemática de la sucesión de organismos. Lyell ya había abordado la cuestión en el tercer volumen de sus *Principles of Geology*. Basándose en los nuevos fósiles de marsupiales encontrados en Australia, Lyell (1833) argumentó que las peculiares características de los marsupiales se habían mantenido en el continente australiano desde un tiempo muy remoto. Los mamíferos fósiles sudamericanos traídos por Darwin parecían confirmar esta “ley de sucesión”, estableciendo la existencia desde épocas antiguas de formas que están confinadas exclusivamente en Sudamérica (Suloway, 1982).

Las aportaciones novedosas de Owen y Lyell impulsaron la visión evolutiva de Darwin, pues los taxones sudamericanos por él descubiertos parecían representar formas transicionales partiendo desde los roedores hasta los cetáceos (*Toxodon*) o entre rumiantes y paquidermos (*Macrauchenia*), tal como puso de manifiesto Owen (1837, 1840). De esta manera, Darwin (1839) consideró que el resultado más importante de sus descubrimientos paleontológicos fue la confirmación de una “ley” que postula que los animales actuales tienen una estrecha relación en su forma con las especies extintas, siendo particularmente notable que éstas suelen ser de tamaño gigantesco. Más adelante, Darwin (1859) siguió empleando dicho concepto, reiterando la importancia de la “ley de sucesión de tipos” pero aclarando que el megaterio y otras formas gigantes afines sudamericanas no eran antecesores directos de los xenartros actuales.

Resulta paradójico que muchas de las relaciones que Owen estableció entre la fauna sudamericana extinta y la actual no sean aceptadas actualmente. Toxodontes y macraucheníidos son ungulados nativos sudamericanos altamente derivados, que tienen una relación filogenética muy distante con roedores y guanacos (Fernicola *et al.*, 2009; Vizcaíno *et al.*, 2009). En este sentido, Darwin inició su concepción evolucionista fundamentándose en unos hipotéticos fósiles transicionales basados en premisas incorrectas.

Referencias

- Clift, W. 1835. Some account of the remains of the *Megatherium* sent to England from Buenos Aires by Woodbine Parish, Jun., Esq., F.G.S., F.R.S. *Transactions of the Geological Society of London* **2**, 437-450.
- Cuvier, G. 1821. *Recherches sur les Ossements Fossiles: Ou l'on Rétablit les Caractères de Plusieurs Animaux dont les Révolutions du Globe ont Détruit les Espèces. Tome Premier*. G. Dufour y E. D'Ocagne, Paris, 340 pp.
- Cuvier, G. 1823. *Recherches sur les Ossements Fossiles: Ou l'on Rétablit les Caractères de Plusieurs Animaux dont les Révolutions du Globe ont Détruit les Espèces. Tome Cinquième, Ire. Partie*,

- contenant les Rongeurs, les Édentés, et les Mammifères Marins*. G. Dufour y E. D'Ocagne, Paris, 405 pp.
- Cuvier, G. 1824. *Recherches sur les Ossements Fossiles: Ou l'on Rétablit les Caractères de Plusieurs Animaux dont les Révolutions du Globe ont Détruit les Espèces*. Tome Cinquième, IIe. Partie, contenant les ossements de Reptiles et le résumé générale. G. Dufour y E. D'Ocagne, Paris, 547 pp.
- Darwin, C.R. 1839. *Narrative of the surveying voyages of His Majesty's Ships Adventure and Beagle between the years 1826 and 1836, describing their examination of the southern shores of South America, and the Beagle's circumnavigation of the globe*. In three volumes. Vol. III. Henry Colburn, London, 620 pp.
- Darwin, C.R. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London, 1ª ed., 502 pp.
- Darwin, C. R. 1958 (1876). *The autobiography of Charles Darwin 1809-1882. With the original omissions restored. Edited and with appendix and notes by his grand-daughter Nora Barlow*. Collins, London, 253 pp.
- Fernicola, J. C., Vizcaíno, S. F. & De Iuliis, G. 2009. The fossil mammals collected by Charles Darwin in South America during his travels on board the HSM Beagle. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* **64**, 147-159.
- Garriga, J. 1796. *Descripción del esqueleto de un cuadrúpedo muy corpulento y raro, que se conserva en el Real Gabinete de Historia Natural de Madrid*. Viuda de Don Joaquín Ibarra, Madrid, 37 pp.
- López Piñero, J. M. 2008. *Charles R. Darwin*. Publicacions de la Universitat de València, Valencia, 260 pp.
- Lyell, C. 1833. *Principles of geology, being an attempt to explain the former changes of the Earth's surface, by reference to causes now in operation*. In three volumes. Vol. III. John Murray, London, 109 pp.
- Owen, R. 1837. A description of the cranium of the *Toxodon platensis*, a gigantic extinct mammiferous species, referrible by its dentition to the Rodentia, but with affinities to the Pachydermata and the herbivorous Cetacea. *Proceedings of the Geological Society of London* **2**, 541-542.
- Owen, R. 1839. Description of a tooth and part of the skeleton of the *Glyptodon clavipes*, a large quadruped of the Edentate order, to which belongs the tessellated bony armour described and figures by Mr. Clift in the former Volume of the Transactions of the Geological Society; with a consideration of the question whether the *Megatherium* possessed an analogous dermal armour. *Transactions of the Geological Society of London* **2**, 81-106.
- Owen, R. 1840. *The Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle, under the Command of Captain FitzRoy, R.N., during the Years 1832 to 1836*. Edited and superintended by Charles Darwin. Vol. 1. Part I. Fossil Mammalia. With a Geological Introduction by C. Darwin. Smith, Elder and Co, London, 111 pp.
- Pander, C. H. & d'Alton, E. 1821. *Das Riesen-Faulthier, Bradypus giganteus: abgebildet, beschrieben und mit den verwandten Geschlechtern verglichen*. Weber, Bonn, 14 pp.
- Sequeiros, L. 2002. La extinción de las especies biológicas. Construcción de un paradigma científico. *Monografías de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas, Químicas y Naturales de Zaragoza*, **21**.
- Sulloway, F.J. 1982. Darwin's Conversion: The *Beagle* Voyage and Its Aftermath. *Journal of the History of Biology*, **15** (3) 325-396.
- Vizcaíno, S.F., Fariña, R. A. & Fernicola, J. C. 2009. Young Darwin and the ecology and extinction of Pleistocene South American fossil mammals. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **64** (1) 160-169.

El oso de las cavernas: un estudio de ADN antiguo

Grandal-d'Anglade, A.¹, González-Fortes, G.¹, Stiller, M.² y Hofreiter, M.^{2,3}

1: Instituto Universitario de Xeoloxía. Universidade da Coruña. Campus de Elviña. 15071 A Coruña. España. xeauroa@udc.es, ggonzalezf@udc.es

2: Department of Evolutionary Genetics, Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, Deutscher Platz 6, D-04103 Leipzig, Alemania. stiller@eva.mpg.de, hofreiter@eva.mpg.de

3: Department of Biology, University of York, YO10 5YW, York, Reino Unido.

La historia evolutiva de una especie extinta se puede estudiar desde diferentes perspectivas. Una de las más recientes es el estudio genético de los restos fósiles. El perfeccionamiento de las técnicas de extracción, replicación y secuenciación de ADN permite obtener secuencias génicas a partir de restos óseos de cierta antigüedad, aunque se da la dificultad de que el ADN antiguo se encuentra generalmente muy fragmentado y degradado, lo que impide en muchas ocasiones obtener secuencias de longitud suficiente para que la filogeografía inferida sea fiable (Hofreiter *et al.*, 2001).

Una de las especies a las que se han prestado más atención es el oso de las cavernas (*Ursus spelaeus* ROSENMÜLLER) del Pleistoceno europeo. Sus yacimientos se encuentran ampliamente distribuidos desde España hasta los Urales, entre los 40 y 50 ° de latitud, aprox. (Fig. 1), aunque en los Urales se encuentran yacimientos más al norte (Pacher & Stuart, 2008).

Separado de la línea evolutiva del oso pardo hace entre 1,6 y 1,2 millones de años (Knapp *et al.*, 2009), este oso desarrolló adaptaciones morfológicas hacia un tipo de dieta preferentemente herbívora, claramente visibles en su dentición y musculatura masticatoria inferida (Kurtén, 1976, Rabeder, 1999, Grandal-d'Anglade & López-González, 2005). Los últimos osos de las cavernas de Centroeuropa vivieron hace unos 24.000 años BP (Pacher & Stuart, 2008), si bien en regiones situadas al suroeste de su distribución (Galicia) se constató la pervivencia de esta especie durante varios miles de años más (Grandal-d'Anglade *et al.*, 2006).

La abundancia de yacimientos de oso de las cavernas en las cavidades cársticas europeas y el elevado número de restos óseos preservados en ellos lo hicieron objeto desde muy pronto de estudios de ADN antiguo (Hanni *et al.*, 1994, Vila Taboada 1998, Vila Taboada *et al.*, 1999, Loreille *et al.*, 2001).

Los estudios de secuencias cortas de ADN mitocondrial de esta especie sugirieron, en principio, la existencia de diversos haplogrupos (Orlando *et al.*, 2004). Tras el desarrollo de técnicas más refinadas se logró secuenciar el genoma mitocondrial prácticamente completo (un 96% del total, a partir de 128 fragmentos con longitudes que varían entre 150 y 180 pares de bases) y se ha determinado la existencia de tres haplogrupos: 'spelaeus', 'ingressus' y 'kudarensis' (Stiller *et al.*, en prensa).

El haplogrupo 'kudarensis' se encuentra sólo en yacimientos geográficamente distantes del resto y por su morfología dentaria se había considerado ya como una subespecie (Baryshnikov, 1998). Los haplotipos 'spelaeus' e 'ingressus' corresponden a dos linajes que pueden ser considerados como especies diferentes. Estudios comparativos de morfología dentaria, basados en la carnífera inferior, demostraron una diferencia morfológica entre los osos de la Península Ibérica y los de Centroeuropa (Grandal-d'Anglade & López-González,

2004), que también se refleja, en menor medida, en las proporciones de esta pieza dental (Grandal-d'Anglade & López-González, 2005).

Otro estudio morfométrico (Rabeder *et al.*, 2008) demostró que las tendencias en talla y proporciones de la dentición y los metápodos, relativas a las diferencias en altitud de los yacimientos, son también diferentes en ambos haplogrupos. Un dato definitivo que viene nuevamente de la mano de la genética es la constatación del aislamiento reproductivo entre dos poblaciones de ambos haplogrupos contemporáneas y muy cercanas geográficamente (Hofreiter *et al.*, 2006).



Figura 1. Mapa de situación de los yacimientos de oso de las cavernas de los que se conoce la secuencia completa de ADN mitocondrial. Círculo blanco, haplogrupo 'spelaeus'. Círculo negro, haplogrupo 'ingressus'. Cuadrado blanco, haplogrupo 'kudarensis'. La asignación de los haplogrupos procede de Stiller *et al.* (en prensa).

Los osos de la península Ibérica, al igual que los osos de Francia y parte de los de Alemania, pertenecen todos ellos al haplogrupo 'spelaeus', independientemente de su cronología. Sin embargo, dentro de este haplogrupo existen también diferencias que podrían permitir reconstruir la dinámica de las poblaciones del oso de las cavernas: migraciones, expansión o aislamiento de las poblaciones, etc. Este estudio, actualmente en curso, puede resultar de especial relevancia en la Península Ibérica por su posición de extremo occidental de la distribución de esta especie.

Por el momento, los resultados obtenidos a partir de los yacimientos de Galicia indican una cierta diversidad entre las poblaciones, aunque será necesario un mayor número de análisis para poder dilucidar si existe un patrón filogeográfico claro o si hubo flujo genético entre ellas. Los tres yacimientos gallegos están muy cercanamente relacionados con especímenes de yacimientos de Francia y Alemania, lo que podría indicar una recolonización de estas áreas tras el último máximo glaciario a partir de las poblaciones ibéricas.

Agradecimientos

Este trabajo es una contribución al proyecto BTE-CGL-2006-08996 del MEC.

Referencias

- Baryshnikov, G. 1998 Cave bears from the Paleolithic of the Greater Caucasus. In: *Quaternary Paleozoology in the Northern Hemisphere* (Eds. J.J. Saunders, B.W. Styles & G. Baryshnikov), Illinois State Museum Scientific Papers, Springfield, Illinois, 69-118.
- Grandal-d'Anglade, A. & López-González, F. 2005. On factors that influence the morphology of the Cave Bear dentition and a study of the geographical variation in the lower carnassial. *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften* **14**, 41-52.
- Grandal-d'Anglade, A., Vidal Romani, J.R., Vaquero, M. & Méndez, E. 2006. O Rebolal. A new cave in Galicia (NW Spain) with recent cave bear remains: preliminary report. *Scientific Annals of the School of Geology*, Special volume **98**, 173-177.
- Grandal-d'Anglade, A. & López González, F. 2004. A study of the evolution of the Pleistocene Cave Bear by a morphometric analysis of the lower carnassial. *Oryctos* **5**, 78-89.
- Hanni, C., Laudet, V., Stehelin, D. & Taberlet, P. 1994. Tracking the origins of the cave bear (*Ursus spelaeus*) by mitochondrial DNA sequencing. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **91**, 12336-12340.
- Hofreiter, M., Rabeder, G., Jaenicke-Després, V., Withalm, G., Nagel, D., Paunovic, M., Jambresic, G. & Pääbo, S. 2004. Evidence for Reproductive Isolation between Cave Bear Populations. *Current Biology* **14**, 40-43.
- Hofreiter, M., Serre, D., Poinar, H.N., Kuch, M. & Pääbo, S. 2001. Ancient DNA. *Nature Reviews Genetics* **2**, 353-359.
- Knapp, M., Rohland, N., Weinstock, J., Baryshnikov, G., Sher, A., Nagel, D., Rabeder, G., Pinhasi, R., Schmidt, H. & Hofreiter, M. 2009. First DNA sequences from Asian cave bear fossils reveal deep divergences and complex phylogeographic patterns. *Molecular Ecology* **18**, 1225-1238.
- Kurtén, B. 1976. *The cave bear story*. Columbia University Press, New York. 163 pp.
- Loreille, O., Orlando, L., Pathou-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.
- Orlando, L., Bonjean, D., Bocherens, H., Thenot, A., Argant, A., Otte, M. & Hanni, C. 2002. Ancient DNA and the population genetics of cave bears (*Ursus spelaeus*) through space and time. *Molecular Biology and Evolution* **19**, 1920-33.
- Pacher & Stuart, 2008. Extinction chronology and palaeobiology of the cave bear (*Ursus spelaeus*). *Boreas* **38** (2), 189-206.
- Rabeder, G. 1999. Die Evolution des Höhlenbärengebisses. *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften* **11**, 1-101.
- Rabeder, G., Debeljak, I., Hofreiter, M. & Withalm, G. 2008. Morphological responses of cave bears (*Ursus spelaeus* group) to high-alpine habitats. *Die Höhle* **59**, 59-72.
- Stiller, M., Knapp, M., Stenzel, U., Hofreiter, M. & Meyer, M. Direct multiplex sequencing (DMPS) – a novel method for targeted high-throughput sequencing of ancient and highly degraded DNA. *Genome Research* (in press)

- Vila Taboada, M. 1998. Nota sobre el estudio de ADN antiguo en restos óseos de macromamíferos cuaternarios de Galicia. *Cadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe* **23**, 263-270.
- Vila Taboada, M., López González, F. & Grandal-d'Anglade, A. 1999. Extracción de ADN mitocondrial a partir de restos óseos de *Ursus spelaeus* ROS.-HEIN., úrsido extinto emblemático del Pleistoceno europeo. *Actas del II Congreso de la Sociedad Española de Genética*. A Coruña. 136.

Una evaluación de la función social de los caninos en los primates y sus consecuencias en la evolución humana

Jiménez Arenas, J.M.^{1,2}

1: Departamento de Prehistoria y Arqueología (Universidad de Granada). Campus de Cartuja, s/n, 18071, Granada (España)

2: Instituto Universitario de la Paz y los Conflictos (Universidad de Granada). C/Rector López Argüeta, s/n, Edificio del Centro de Documentación Científica, 18071, Granada (España). jumajia@ugr.es

Objetivo

La presente comunicación tiene como objetivo evaluar si existe una relación estadísticamente significativa entre el tamaño de los caninos y el de los grupos en las especies actuales de primates. A partir de los resultados obtenidos se realizarán inferencias sobre cuestiones relacionadas con el comportamiento de los primates, especialmente con la resolución de conflictos.

Introducción

Desde el punto de vista funcional, los caninos son piezas dentales que están más vinculadas en los primates al comportamiento que a cualquier otra variable ecológica. Así, los caninos no se utilizan habitualmente para obtener o procesar los alimentos. Sólo un pequeño grupo de especies, los pitecinos, utilizan rutinariamente los caninos para dichos fines. Los primates, especialmente los haplorrinos simiformes, presentan, en general, caninos hipertróficos, particularmente los machos. Por todo ello, diferentes autores se han afanado en estudiar las relaciones entre el tamaño de los caninos, el dimorfismo sexual de los mismos y diferentes aspectos vinculados con el comportamiento. Así las cosas, los tamaños de los caninos de los machos y de las hembras se han relacionado de manera exitosa con la intensidad de las disputas intrasexuales (Plavcan, 1993, 1998). Por su lado, el dimorfismo sexual en la altura de la corona de los mismos, acusadísimo en algunas especies (vg., *Mandrillus*), se ha vinculado con el sistema de apareamiento. Además ha servido para establecer inferencias sobre la forma en la que especies extintas se debieron haber apareado (Plavcan & van Schaik, 1997).

Por otra parte, la *social brain hypothesis* (SBH) predice que las especies más sociales deberían ser intelectualmente diferentes, Byrne & Whiten (1988). Para contrastar la validez de la SBH muchos autores han evaluado si existen relaciones estadísticamente significativas entre el tamaño del cerebro y, más concretamente, del neocórtex, con el tamaño de los grupos en las especies de primates, su potencial de innovación, etc. (Aiello & Dunbar, 1993; Dunbar, 1995; Lefebvre *et al.*, 2004). Por tanto, parece adecuado que para testar la “hipótesis social” de un órgano (en el caso que nos ocupa, la altura de la corona de los caninos), una buena manera de comenzar sería extrapolar alguno de los métodos que se han utilizado para estudiar

la *SBH*. Es por ello que en la presente comunicación se evalúan las relaciones entre la altura de los caninos y los tamaños de los grupos de primates.

Materiales y métodos

En este trabajo se han utilizado un total de 46 especies de primates haplorrinos simiformes. Todas las variables utilizadas se han recopilado de distintas fuentes bibliográficas: la altura del canino superior (*C'H*) de Plavcan & Ruff (2008), la masa del cerebro (*BrM*) y la masa corporal (*BM*) de Isler *et al.* (2008) y el tamaño del grupo (*Group Size*) de Nunn & Barton (2000). Previamente a los análisis, las variables se transformaron logarítmicamente. Para evaluar si existe relación entre *C'H* y *Group Size* se llevaron a cabo una serie de regresiones simples ajustadas mediante mínimos cuadrados, así como correlaciones parciales controlando para el tamaño corporal (*BM*).

Regresiones simples	N	R ²	A	B	IC (B)	H ₀ = 0
LogN _{Total} sobre LogC'H _♂	46	0.090	0.492	0.534	0.017 – 1.051	<0.05
LogN _{Total} sobre LogC'H _♀	46	-	-	-	-	n.s.
LogN _♂ sobre LogC'H _♂	46	0.113	0.036	0.654	0.100 – 1.207	<0.05
LogN _♀ sobre LogC'H _♀	46	0.172	0.065	1.552	0.516 – 2.588	<0.005
LogN _♂ sobre LogC'H _♂	46	0.506	-0,806	2.071	1.450 – 2.692	<0.0001
LogN _♀ sobre LogC'H _♀	46	-	-	-	-	n.s.
Sex _{Ratio} sobre LogC'H _♂	46	0.256	1.512	-0,816	-	<0.0005
Sex _{Ratio} sobre LogC'H _♀	46	-	-	-	-	n.s.

Tabla 1. Estadísticos descriptivos. Regresiones simples usando como variable independiente LogC'H y como variable independiente LogN y Sex_{Ratio}. Leyenda, N: número de observaciones; R²: coeficiente de determinación; A: ordenada en el origen; B: pendiente; IC: Intervalo de confianza (95%); H₀: hipótesis nula; Sex_{Ratio}: razón entre el número de hembras y machos.

Resultados

Los resultados se resumen en las Tablas 1 y 2. Cuando las variables independientes son aproximaciones al tamaño de los caninos y las dependientes al número de individuos (Tabla 1), sólo tres regresiones muestran pendientes que no son significativamente distintas de cero: LogN_{Total} sobre LogC'H_♀, LogN_♀ sobre LogC'H_♀ y Sex_{Ratio} sobre LogC'H_♀.

Cuando se controla para el tamaño corporal y para el tamaño del cerebro, las únicas regresiones que son significativas son las correspondientes a Sex_{Ratio} sobre LogC'H_♂ y LogN_♀ sobre LogC'H_♀ (Tabla 2).

Discusión

En estudios previos sobre el tamaño de los caninos de los primates se ha puesto de manifiesto que estas piezas de la dentición desarrollan una función social. En el caso de su tamaño, tanto en machos como en hembras, se vincula éste con la intensidad de las disputas intrasexuales (Plavcan, 1993, 1998). Asimismo, el dimorfismo sexual en la altura de la corona de los caninos se vincula con el sistema de apareamiento (Plavcan *et al.*, 1995; Plavcan & van Schaik, 1997). Estos estudios se basan en el establecimiento de unas pocas categorías y en evaluar si existen diferencias significativas entre las medias de cada uno de los grupos preestablecidos. El presente estudio pretende sumarse a dicha discusión, utilizando una

técnica estadística distinta, la regresión simple, que permite evaluar tanto la naturaleza de la relación como la fuerza de la misma.

Correlaciones parciales controlando para LogBM	N	R ²	H ₀ = 0
LogN _♂ sobre LogC'H _♂	46	-	n.s.
Sex _{Ratio} sobre LogC'H _♂	46	0.402	<0.001
LogN _♀ sobre LogC'H _♀	46	0.113	<0.05
Sex _{Ratio} sobre LogC'H _♀	46	-	n.s.

Tabla 2. Estadísticos descriptivos. Regresiones simples controlando para el tamaño corporal y el tamaño del cerebro. Leyenda, ver Tabla 1; BM: masa corporal.

En general, el tamaño de los caninos de las hembras se relaciona menos con el número de individuos que los tamaños de los caninos y de los grupos de los machos. Esto podría estar relacionado con las necesidades derivadas de la competición entre los machos por el mantenimiento del estatus (Plavcan, 1993) y por el acceso a las hembras (Plavcan & van Schaik, 1997; Plavcan *et al.*, 1995). Especialmente relevante resulta que los mayores coeficientes de determinación sean los proporcionados por la regresión entre el tamaño de los caninos de los machos y el número de machos en un grupo y respecto al número relativo de hembras. Esto pondría de manifiesto que, en líneas generales, las hembras resolverían los conflictos de manera diferente a como lo hacen los machos. Sin embargo, cuando se controla para el tamaño (corporal o del cerebro) el tamaño de los caninos de las hembras tiene relación con el número de hembras presente en un grupo, lo cual pone de manifiesto que el tamaño de los caninos de las hembras también se relaciona con la frecuencia de las disputas en este sexo y no sólo con la intensidad de las mismas. Por su lado, en los machos la relación entre el tamaño de los caninos y la razón entre machos y hembras se sigue manteniendo, lo cual se puede interpretar como la existencia de una relación entre el tamaño de los caninos de los machos y el acceso de los mismos a las hembras y al apareamiento. Así, los machos de las especies cuyos caninos son más grandes son aquellos cuyos grupos presentan pocas hembras respecto a los machos y en los que teóricamente los machos tienen mayor competencia para acceder a las hembras y aparearse con ellas.

Ahora bien, los homínidos fósiles presentan caninos muy pequeños para sus respectivas masas corporales. Este hecho sucede con independencia del grado de dimorfismo sexual en el tamaño corporal de cada uno de los taxones. Así, *Paranthropus* es considerado un taxón con un acusadísimo dimorfismo sexual en la masa corporal, lo cual permite interpretar que el sistema de apareamiento sería la poliginia (Sex_{Ratio} mucho menor de 1), aunque tal diferencia intersexual es prácticamente inexistente en el tamaño de los caninos, lo cual apuntaría a la monogamia (Sex_{Ratio} aproximadamente 1) Esto significa que el modelo aquí presentado no es adecuado para establecer inferencias sociales en los homínidos fósiles, aunque sí para el resto de taxones fósiles de primates haplorrinos simiformes.

Agradecimientos

Este trabajo se ha llevado a cabo gracias a un contrato de reincorporación de doctores del Plan Propio de la Universidad de Granada, al grupo de investigación HUM-607 de la Junta de Andalucía y a los proyectos CGL2008-04896 y HAR2008-04577 del Ministerio de Ciencia e Innovación.

Referencias

- Aiello, L.C. & Dunbar, R.I.M. 1993. Neocortex Size, Group Size, and the Evolution of Language. *Current Anthropology* **34**, 184-193.
- Byrne, R. & Whiten, A. 1988. *Machiavellian Intelligence. Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes, and Human*. Oxford University Press, Oxford.
- Dunbar, R.I.M. 1995. Neocortex size and group size in primates: a test of the hypothesis. *Journal of Human Evolution* **28**, 287-296.
- Isler K., Kirk C.E., Miller J.M.A., Albrecht G.A., Gelvin B.R. & Martin R.D. 2008. Endocranial volumes of primate species: scaling analyses using a comprehensive and reliable data set. *Journal of Human Evolution* **55**, 967-978.
- Lefebvre, L., Reader S.M. & Sol, D. 2004. Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain, Behavior and Evolution* **63**, 233-246.
- Nunn C.L. & Barton R.A. 2000. Allometric slopes and independent contrasts: A comparative test of Kleiber's law in primate ranging patterns. *The American Naturalist* **156**, 519-533.
- Plavcan, J.M. 1993. Canine size and shape in male Anthropoid Primates. *American Journal of Physical Anthropology* **92**, 201-216.
- Plavcan, J.M. (1998) Correlated response, competition, and female canine size in primates. *American Journal of Physical Anthropology* **107**, 401-416.
- Plavcan, J.M. & Ruff, C.B. 2008. Canine size, shape, and bending strength in primates and carnivores. *American Journal of Physical Anthropology* **136**, 65-84.
- Plavcan, J.M. & van Schaik C.P. 1997. Interpreting hominid behavior on the basis of sexual dimorphism. *Journal of Human Evolution* **32**, 345-374.
- Plavcan, J.M., van Schaik C.P. & Kappeler P.M. 1995. Competition, coalitions and canine size in primates. *Journal of Human Evolution* **28**, 245-276.

Estudio morfométrico comparativo de cráneos de carnívoros fisípedos mediante análisis de contornos y puntos homólogos: implicaciones paleobiológicas

Martín Serra, A.¹, Figueirido, B.¹, Pérez-Claros, P.¹, Torregrosa, V.¹,
Serrano-Alarcón, F. J.¹ y Palmqvist, P.¹

1: Departamento de Ecología y Geología. Facultad de Ciencias. Campus universitario de Teatinos s/n. Universidad de Málaga. 29071. Málaga. almarse@hotmail.com, francisco.figueirido@uv.es, johnny@uma.es, torregrosa@uma.es, kikojr_serrano@hotmail.com, ppb@uma

La morfología constituye la base de las descripciones de los taxa extintos y resulta crucial para entender la evolución de sus linajes, al ser la principal información con la que cuenta el paleontólogo. Por ello, el análisis de la forma orgánica ha sido uno de los principales objetivos de nuestra disciplina (vg., Raup *et al.*, 1965; Seilacher, 1970; Raup, 1972). No es de extrañar que existan diferentes aproximaciones para capturar la información morfológica. Por ejemplo, el enfoque morfométrico tradicional se basa en la toma de variables métricas (vg., distancias o ángulos) en las estructuras esqueléticas para, posteriormente, analizarlas mediante los métodos propios de la estadística multivariable (vg., Radinsky, 1981; Figueirido *et al.*, 2010). Sin embargo, durante las últimas décadas han aparecido un conjunto de técnicas más sofisticadas, que permiten caracterizar mejor las estructuras biológicas (vg., Rohlf, 1990; Palmqvist *et al.*, 1996; Haines & Crampton, 2000; Pérez-Claros *et al.*, 2007; Figueirido *et al.*, 2009). Dos de las más utilizadas son el análisis de contornos (“*outline-based methods*”) y el de puntos homólogos (“*landmark-based methods*”). No obstante, desde sus comienzos se ha

discutido cuál de ambas es más eficaz. Así, diferentes autores critican los métodos basados en contornos por carecer de homología biológica (ver Zelditch *et al.*, 1995), aunque conforme a MacLeod (1999) la metodología que se debe usar en cada caso dependerá tanto de la naturaleza de la estructura biológica como de las hipótesis planteadas.

Por todo ello, resulta interesante realizar un estudio de naturaleza empírica sobre ambos tipos de metodologías. En este trabajo la comparación morfométrica se ha efectuado en un caso muy particular, la morfología craneal de los carnívoros fisípedos actuales y extintos. Los objetivos planteados son los siguientes: (1) caracterizar morfométricamente el cráneo en norma superior mediante el análisis de su contorno por series de Fourier; (2) caracterizarlo mediante una constelación de puntos homólogos (*landmarks*) y sus deformaciones relativas (*relative warps analysis*; *RWs*); (3) comparar los resultados de ambas metodologías; y (4) discutir la idoneidad de cada método en función de la información morfológica que se desee capturar (vg., filogenia o función).

El material fotográfico procede de diferentes museos nacionales e internacionales, además de imágenes disponibles en Internet (<http://1kai.dokkyomed.ac.jp/mammal/en/mammal.html>) y, en el caso de algunas especies extintas, de la bibliografía y de moldes disponibles en el departamento de Ecología y Geología de la Universidad de Málaga. La muestra de individuos es la misma para los dos análisis.

La información morfológica que recogen ambos tipos de métodos sobre la norma dorsal del cráneo se analizó mediante análisis de componentes principales (ACP). Así, los dos primeros componentes permiten explicar un 74,6% de la varianza original de las cinco primeras amplitudes armónicas de la serie de Fourier. De manera similar, los tres primeros *relative warps* dan cuenta de un 79,4% de la varianza en los *landmarks*. Los gráficos resultantes de ambos análisis se presentan en la Figura 1.

Tal como se observa en las Figuras 1A-B, el primer componente principal del análisis de contornos refleja diferencias en la longitud del rostro; es decir, ordena los cráneos desde una condición braquicefálica (proyecciones negativas) a una dolicocefálica (positivas). El segundo eje permite diferenciar los cráneos alargados y de arcos cigomáticos estrechos frente a los más cortos y de arcos amplios.

Los especímenes se sitúan, en general, agrupados según familias, lo que en gran medida refleja un patrón filogenético (ver Bininda-Emonds *et al.*, 1999). En la Figura 1C se observa la variación morfológica asociada a cada *relative warp* (*RW*). El primero distingue nuevamente cráneos braquicefálicos (puntuaciones negativas) de los dolicocefálicos (positivas), mientras que el segundo caracteriza, gracias a los *landmarks* situados en el interior del contorno, el tamaño relativo de las órbitas respecto a la longitud de los arcos cigomáticos. Al igual que en el análisis de contornos, los especímenes se sitúan aquí por familias; de hecho la distribución en el primer eje es muy parecida.

Además de estas observaciones, se ha comparado cada eje con una variable estimadora del tamaño, para comprobar si existen efectos alométricos. En el caso del análisis del contorno se ha utilizado el logaritmo del área del cráneo en norma superior. En el primer eje (braquicéfalos-dolicocéfalos) sólo presentan relación alométrica cánidos y félidos, positiva en ambos casos, aunque de mayor pendiente en los primeros. En el segundo eje toda la muestra presenta una alometría negativa. En el análisis de *RWs* se ha usado el logaritmo del tamaño del centroide; tan sólo el tercer *RW*, que refleja la posición relativa de la constricción

En todos los análisis el aspecto morfológico asociado al eje que explica más varianza es el grado de alargamiento rostral, aunque con ciertas diferencias entre los análisis. Por ejemplo, en el análisis de *RWs* los félidos y, sobre todo, los cánidos presentan menos variabilidad en dicho eje, con lo que la alometría es inapreciable. El segundo eje de variabilidad siempre guarda relación con el desarrollo de los arcos cigomáticos, pero de forma muy diferente en ambos análisis: en el de contornos refleja sólo su proyección lateral, mientras que en el de *landmarks* da cuenta de su longitud relativa respecto a las órbitas.

Si algunas de las familias se consideran por separado, se llega a conclusiones interesantes. Por ejemplo, los félidos parecen mostrar mayor variabilidad en los aspectos relacionados con las órbitas y la constricción postorbital (*landmarks*) que en los relacionados con la forma de los arcos cigomáticos o el rostro (*contornos*). Lo contrario ocurre en los cánidos. En los mustélidos ocurre algo parecido a estos últimos, al presentar mucha variabilidad en sus contornos, sobre todo en relación a los arcos, y muy poca en el desarrollo de las órbitas e incluso de la caja craneal. Los úrsidos, con una variabilidad similar en los dos análisis, muestran una tendencia opuesta en ambos: en el de contornos el oso panda y el malayo se acercan a los félidos debido a su cráneo acortado y a sus arcos desarrollados, aproximándose el resto de las especies a los cánidos; por el contrario, los *landmarks* revelan que el oso panda se aleja de los félidos debido a su órbita más pequeña y son los demás úrsidos los que se acercan a estos últimos, quedando el oso malayo en una posición intermedia. El resto de los grupos (hiénidos, prociónidos, vivérridos, herpéstidos y dientes de sable) no presentan un comportamiento diferencial destacable.

Una primera conclusión del estudio es que la herencia filogenética condiciona cualquier resultado, ya sea con contornos o con *landmarks*. No obstante, dejando de lado el legado histórico, cada método refleja distintos aspectos de la morfología. El análisis de Fourier caracteriza mejor la forma del rostro y de los arcos cigomáticos (implicados en funciones biomecánicas, tales como la masticación). Por el contrario, el análisis de *landmarks*, además de reflejar aspectos clave de la masticación, recoge otras informaciones, como la posición de la órbita y el desarrollo del neurocráneo. Además, se puede concluir que los cambios en los aspectos mecánicos no tienen por qué correlacionarse con aquellos relacionados con otras partes del cráneo (vg., órbitas), algo que se analizará en futuros estudios de covariación morfológica craneal. Por lo tanto, el análisis de *landmarks* refleja peor la variabilidad en los grupos en los que ambas zonas del cráneo no se correlacionen (cánidos, mustélidos) y mejor en los que sí lo hacen (úrsidos) o en los que la mayor parte de la variabilidad se encuentra en el neurocráneo (félidos).

Agradecimientos

Este estudio se ha realizado en el marco del proyecto CGL2008-04896, financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación.

Referencias

- Bininda-Emonds, O. R. P., Gittleman, J. L. & Purvis, A. 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Reviews* **74**, 143-175.
- Figueirido, B., Palmqvist, P. & Pérez-Claros, J.A. 2009. Ecomorphological correlates of craniodental variation in bears and paleobiological implications for extinct taxa: an approach based on geometric morphometrics. *Journal of Zoology* **277**, 70-80.

- Figueirido, B., Pérez-Claros, J.A., Torregrosa, V., Martín-Serra, A. & Palmqvist, P. 2010. Demythologizing *Arctodus simus*, the 'short-faced' long-legged and predaceous bear that never was. *Journal of Vertebrate Paleontology*, en prensa.
- Haines, A.J. & Crampton, J.S. 2000. Improvements to the method of Fourier shape analysis as applied in morphometrics studies. *Palaeontology* **43**, 765-783.
- MacLeod, N. 1999. Generalizing and extending eigenshape method of shape space visualization and analysis. *Paleobiology* **25**, 107-138.
- Palmqvist, P., Pérez Claros, J. A., Gibert, J. & Santamaría, J. L. 1996. Comparative morphometric study of a human phalanx from the lower Pleistocene site at Cueva Victoria (Murcia, Spain), by means of Fourier analysis, shape coordinates of landmarks, principal and relative warps. *Journal of Archaeological Science* **23**, 95-107.
- Pérez-Claros, J.A., Olóriz, F. & Palmqvist, P. 2007. On the relationship between sutural complexity and the size and shape of phragmocones in Late Jurassic ammonoids. *Lethaia* **40**, 253-272.
- Radinsky, L. B. 1981. Evolution of skull shape in carnivores I. Representative modern carnivores. *Biological Journal of Linnean Society* **15**, 369-388.
- Raup, D. M. 1972. Approaches to morphologic analysis: 28-44. In: *Models in Paleobiology*. Schopf, ed. Freeman: San Francisco, CA.
- Raup, D. M. & Michelson, A. 1965. Theoretical morphology of the coiled shell. *Science* **147**, 1294-1295.
- Rohlf, F.J. 1990. Fitting curves to outlines. In: *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop* F.J. Rohlf & F.L. Bookstein, eds.. The University of Michigan Museum of Zoology, Special Publication No 2, pp. 167-177.
- Seilacher, A. 1970. Arbeitskonzept zur Konstruktion-Morphologie. *Lethaia* **3**, 393-396.
- Zelditch, M. L., Fink, W. L. & Swiderski, D. L. 1995. Morphometrics, homology, and phylogenetics: quantified characters as synapomorphies. *Systematic Biology* **44**, 179-189.

Evolución morfológica y funcional del género *Polygnathus* (Conodonta) durante el Emsiense (Devónico Inferior)

Martínez-Pérez, C.¹ y Botella, H.¹

1: Departamento de Geología, Universitat de València. C/Dr. Moliner, 50. CP. 46100, Burjassot (Valencia, España). Carlos.Martinez-Perez@uv.es, Hector.Botella@uv.es

Los conodontos son un grupo de animales extintos, descritos por primera vez a mediados del siglo XIX. Se trata de un grupo exclusivamente marino, con una amplia distribución geográfica y temporal, desde el Cámbrico hasta su extinción a finales del Triásico, y caracterizados por unas rápidas tasas evolutivas, lo que se ha traducido en una gran variedad de morfologías. Tradicionalmente, y dado que los elementos conodontales se sitúan en la región cefálica del animal (ver, por ejemplo, Briggs *et al.*, 1983), se les ha supuesto un importante papel en el proceso de alimentación, existiendo diferentes hipótesis de cómo podían utilizarlos (ver, por ejemplo, Nicoll, 1977, 1985, 1987, 1995; Purnell, 1993, 1994, 1995; Purnell & von Bitter, 1992; Donoghue & Purnell, 1999a, 1999b). Sin embargo, e independientemente de cómo pudieran trabajar los elementos conodontales en vida, el importante cambio morfológico que caracteriza a las elementos Pa se ha relacionado habitualmente, aunque siempre de forma hipotética, con adaptaciones a diferentes tipos de alimento (presas). Lamentablemente, debido a la falta de representantes actuales y a que todavía no se ha encontrado ningún ejemplar con restos de sus posibles presas, esta hipótesis no se ha podido contrastar.

En un intento de aportar datos en este sentido, el objetivo principal del presente trabajo es describir el cambio morfológico desde un punto de vista funcional de diferentes especies del género *Polygnathus* durante el Emsiense, uno de los géneros más prolíficos durante este intervalo temporal. Para ello, además de la descripción de las diferentes estructuras, se ha realizado un Análisis de Elementos Finitos (AEF) sobre los elementos Pa de diferentes secciones 2D modeladas de varias especies del género durante el Emsiense. El AEF nos ha permitido estudiar cómo se comportarían estos elementos sometidos a un estrés biomecánico, identificando los diferentes patrones internos de compresión y estrés, y permitiendo evaluar, de un modo preliminar, la idoneidad de cada una de las morfologías estudiadas para el procesado de los alimentos. Es importante destacar que este método ya fue probado anteriormente en conodontos, cuyos primeros resultados permitieron confirmar la validez de este tipo de análisis funcionales para conodontos (Martínez-Pérez *et al.*, 2007).

El género *Polygnathus* aparece en el Praguense temprano (Devónico Inferior), siendo *Po. pireneae* su primer representante, aunque formas más basales, como *Eognathodus trilinearis* y *Eognathodus zeravshanicus*, ya han sido atribuidas por algunos autores al género *Polygnathus* (ver, por ejemplo, Mawson *et al.*, 1992), y siendo la última especie del género *Po. bischoffi* del Visiense (Carbonífero) de Gales (Reino Unido) (Aldridge & Smith, 1993). Como ya se ha comentado, en el presente trabajo nos centraremos únicamente en la evolución del género durante el Emsiense, representado por taxones tales como *Polygnathus pireneae*, *Po. kitabicus*, *Po. excavatus*, *Po. gronbergi*, *Po. nothoperbonus*, *Po. inversus*, *Po. laticostatus* o *Po. linguiformis*, entre las cuales está representada la mayor parte del cambio morfológico que sufre el género durante este intervalo temporal.

Estudiando en su conjunto las numerosas especies que posee el género durante el Emsiense, se pueden detectar una serie de tendencias de cambio morfológico, cambios centrados principalmente en el desarrollo de la superficie oral de la plataforma y de su cavidad basal. En la superficie oral destacan una serie de modificaciones, como son el cambio de la ornamentación de nódulos redondeados en los taxa basales a crestas en los taxa más derivados, cambio relacionado con una mejora de la transferencia de las fuerzas para optimizar el corte; en un aumento de la anchura y la profundidad de los surcos adcarenales, lo que permite una mejor oclusión al evitar movimientos laterales en las plataformas; el desarrollo de parapetos en los márgenes laterales de las plataformas, lo que permitiría “dirigir” el alimento a través de la superficie de la plataforma evitando su pérdida; y un aumento del tamaño y el giro de la lengüeta, lo que por un lado aumenta la superficie de la plataforma y, por otro, incrementa el ángulo de interacción entre los elementos Pa opuestos, lo que a su vez aumenta y mejora la cantidad de alimento que se puede procesar en un momento concreto. Por lo tanto, todos estos cambios de la superficie oral se pueden relacionar con un aumento de la eficiencia en el procesado del alimento, los cuales parecen estar encaminados a una optimización de su función para la masticación, lo que apoyaría la propuesta de varios autores (ver, por ejemplo, Purnell, 1993, 1994, 1995; Purnell & von Bitter, 1992; Donoghue & Purnell, 1999a, 1999b) quienes sugieren que los elementos Pa procesarían el alimento de forma activa (macrófagos), realizando una función claramente masticadora.

Por otro lado, en la superficie aboral se aprecia un importante cambio en la forma y la disposición de la cavidad basal, pasando cavidades basales completamente expandidas y profundas en los taxa más primitivos, como *Polygnathus pireneae* o *Po. kitabicus*, a

cavidades basales completamente reducidas en tamaño e invertidas en taxa más jóvenes, como *Po. inversus* o *Po. linguiformis*. Este cambio morfológico se relaciona directamente con el modo en que la corona se une al cuerpo basal y, por lo tanto, en como articularía el elemento conodontal con los supuestos tendones o cartílagos. Esta tendencia de cambio morfológico parece estar estrechamente ligada con un cambio funcional, el cual, como revela el estudio de AEF, se puede relacionar con una reducción de la concentración del estrés en esta región. Además, los análisis de AEF permiten comprobar como estos cambios, en su conjunto, están relacionados con elementos conodontales cada vez mas especializados a disipar el estrés biomecánico o, lo que es lo mismo, están mejor adaptados para realizar un procesado mecánico de los alimentos.

Según todo lo anteriormente expuesto y a la vista de los resultados obtenidos, gracias al estudio de las características morfológicas y al Análisis de Elementos Finitos de diferentes especies del género *Polygnathus* durante el Emsiense, podemos concluir que existe una relación directa entre la tendencia de cambio morfológico y una optimización para su función como elementos masticadores, por lo que quizás la gran variedad de morfologías que presentan los conodontos estén, en muchos casos, más relacionadas con una mejora funcional que con adaptaciones específicas a diferentes tipos de alimentos, aunque ambos factores pueden estar directamente relacionados.

Agradecimientos

Esta comunicación es una contribución del Grupo de Trabajo Español del proyecto PICG nº 499: "Devonian land-sea interaction: evolution of ecosystems and climate" (DEVEC), acogida a la ACI2008-0796, del MICINN.

Referencias

- Aldridge, R.J. & Smith, M.P. 1993. Conodonta. Benton, M.J. (ed) *The Fossil Record* 2, 564-572.
- Briggs, D.E.G., Clarkson, E.N.K. & Aldridge, R.J. 1983. The conodont animal. *Lethaia* **16**, 1-14.
- Donoghue, P.C.J. & Purnell, M.A. 1999a. Growth, function, and the conodont fossil record. *Geology* **27**, 251-254.
- Donoghue, P.C.J. & Purnell, M.A. 1999b. Mammal-like occlusion in conodonts. *Paleobiology* **25**, 58-74.
- Martínez-Pérez, C., Donoghue, P.C.J. & Purnell, M.A. 2007. La microestructura del esmalte en conodontos: un posible ejemplo de adaptación funcional. *Libro de resúmenes XXIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. 129-130.
- Mawson, R., Talent, J.A., Brock, G.A. & Engelbrechtsen, M.J. 1992. Conodont data in relation to sequences about the Pragian-Emsian Boundary (Early Devonian) in South-Eastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* **104**, 23-56.
- Nicoll, R.S. 1977. Conodont apparatuses in an Upper Devonian palaeoniscoid fish from the Canning Basin, Western Australia. *Bureau of Mineral Resources Journal of Australian Geology and Geophysics* **2**, 217-228.
- Nicoll, R.S. 1985. Multielement composition of the conodont species *Polygnathus xylus xylus* Stauffer, 1940 and *Ozarkodina brevis* (Bischoff & Ziegler, 1957) from the Upper Devonian of the Canning Basin, Western Australia. *Bureau of Mineral Resources Journal of Australian Geology and Geophysics* **9**, 133-147.
- Nicoll, R.S. 1987. Form and Function of the Pa element in the conodont animal. In: Aldridge, R.J. (ed.), *Paleobiology of Conodonts*. British Micropaleontological Society series, Ellis Horwood, Chichester, Sussex, 77-90.

- Nicoll, R.S. 1995. Conodont element morphology, apparatus reconstructions and element function: A new interpretation of conodont biology and taxonomic implications. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **182**, 247-262.
- Purnell, M.A. & von Bitter, P.H. 1992. Blade-shaped conodont elements functioned as cutting teeth. *Nature* **359**, 629-630.
- Purnell, M.A. 1993. Feeding mechanism in conodonts and the function of the earliest vertebrate hard tissues. *Geology* **21**, 375-377.
- Purnell, M.A. 1994. Skeletal ontogeny and feeding mechanisms in conodonts. *Lethaia* **27**, 129-138.
- Purnell, M.A. 1995. Microwear on conodont elements and macrophagy in the first vertebrates. *Nature* **374**, 798-800.

Superar al finalista que todos llevamos dentro: problemas didácticos más frecuentes en la enseñanza de la Teoría de la Evolución

Meléndez, G.¹

1: Dpto. de Geología (Paleontología). Universidad de Zaragoza. c./ Pedro Cerbuna 12, E-50009 Zaragoza (España). gmelende@unizar.es

“I’m sorry but it isn’t”

(Stephen Jay Gould: Conferencia impartida en la Residencia de Estudiantes, Madrid, 1990, con motivo de la reapertura del Museo Nacional de Ciencias Naturales, en respuesta a la cuestión clásica del “progreso evolutivo” y la aparición sucesiva de los distintos grupos de vertebrados).

Introducción

La noción de evolución orgánica, derivación conceptual e histórica de la selección natural propuesta por Charles R. Darwin y Alfred R. Wallace (1858) y desarrollada ampliamente por Darwin (1859), se ha ido articulando a lo largo de los últimos 150 años como una teoría científica de enorme solidez (Maquinistián, 2004), alcanzando para algunos filósofos de la ciencia el estatus de paradigma científico (en el sentido de Th. Kuhn) o de “teoría de teorías” como marco conceptual de las ciencias biológicas (Alvargonzález, 1996). Por otra parte, la estructura conceptual de esta teoría ha servido de base para establecer equivalencias terminológicas, conceptuales y de procesos, así como para construir el sistema teórico de otras teorías científicas, como en el caso de la Tafonomía evolutiva (Fernández-López, 1981).

Desarrollo Histórico-Didáctico

Desde una perspectiva histórica, la noción de Evolución supera un conjunto de ideas o visiones del mundo (o cosmogonías) fuertemente ancladas en la mente humana, desde la concepción trascendente de los fenómenos observados y las concepciones teístas del mundo y la naturaleza hasta las visiones creacionistas radicales clásicas (bíblicas) y las versiones más “refinadas” o recientes del creacionismo, y las concepciones finalistas.

La visión del mundo orgánico y de la evolución formulada por Lamarck (Jean Baptiste de Monet) descansa sobre la triple idea de la “Generación espontánea constante de las formas más simples”, la idea de la “progresión de los distintos grupos en la Escala de la Naturaleza” (cadena de seres) y los cuatro principios clásicos lamarckianos (o leyes evolutivas): La “fuerza interna” (*Élan vital*) o la tendencia de los organismos a la perfección; la aparición de

formas y estructuras como respuesta a las condiciones ambientales (la necesidad crea el órgano); la ley del uso y el desuso de estructuras anatómicas; y la herencia de los caracteres adquiridos. Esta interpretación del cambio orgánico está ampliamente superada en la actualidad y los principios formulados por Lamarck encuentran una formulación diametralmente opuesta en la idea darwiniana de la selección natural (regulación por el medio externo de la variabilidad fenotípica en las poblaciones), posteriormente corroborada por el desarrollo de la genética y la formulación fundamental de la Teoría Sintética de la Evolución (“generación de variabilidad genética en las poblaciones y regulación de dicha variabilidad por el medio externo”; Fernández-López, 1981). De acuerdo con esta idea, el proceso evolutivo es, en primer lugar, adaptativo, y en segundo lugar, imprevisible.

Debates recientes

La visión del proceso evolutivo con todos los atributos expuestos, herederos de la Síntesis evolutiva (o Teoría Sintética), ha sido atacada en diversos frentes a partir de los años 70 tras el surgimiento del debate sobre el gradualismo vs. los equilibrios interrumpidos (“*Punctuated Equilibria*”; Eldredge & Gould, 1972), donde los autores proponen una interpretación radicalmente diferente del cambio evolutivo, negando o minimizando la idea preponderante de la anagénesis o evolución concebida como un proceso gradual, lineal, lento y progresivo del conjunto de la especie en función de los lentos cambios ambientales, y proponiendo en su lugar una visión del cambio evolutivo instantáneo (a escala geológica) reducido a breves intervalos de especiación, en la que las ideas de gradualismo y lentitud dejan de tener significado, pasando a tener mayor relevancia los conceptos de aislamiento geográfico, diversificación y división (cladogénesis), especiación geográfica, tasa de especiación y selección de especies, al tiempo que la *estasis* evolutiva (o estabilidad morfológica) de las especies vendría a ser una información fundamental, reflejo del estado normal de las especies durante su existencia.

En los debates sobre el papel del control interno, latentes desde la expansión de las ideas mutacionistas a comienzos del siglo XX, reformulados por W. Goldschmidt en 1940 y reavivados en tiempos más recientes (Gould, 1980), la concepción de la evolución como un proceso brusco, “a saltos”, sin sentido necesariamente adaptativo e independiente de la acción de los cambios ambientales (visión “saltacionista”) aporta una visión del proceso evolutivo bastante apartado de la visión “clásica” de la Síntesis evolutiva, tal como es formulada entre los años 30 y 50 del siglo XX.

En conjunto, y pese a la diversidad de concepciones, todas estas visiones contemplan, en mayor o menor medida, el cambio evolutivo como el resultado de la interacción dinámica entre la diversidad morfológica o fenotípica, entendida como reflejo de la variabilidad genética en las poblaciones, y la regulación (u orientación) de dicha variabilidad por el medio físico externo, variando de unas a otras teorías el papel regulador preponderante que se le asigna a uno u otro factor.

La visión finalista y los problemas didácticos de la Evolución

El finalismo (la visión teleológica del mundo y de la vida) hunde sus raíces en dos ideas aristotélicas básicas: por un lado, la visión esencialista y la ordenación de las cosas del mundo (los seres) en una escala ascendente según su grado de perfección (la “Escala de la naturaleza”; *Scala Naturae*), representada en el pensamiento pre-evolucionista por los distintos autores como la “Cadena de Seres”. Por otro lado, la formulación fundamental

aristotélica de las cuatro causas postuladas por él como necesarias de cualquier explicación comprensiva del mundo: la causa formal, la causa material, la causa eficiente y la causa final. La causa final o *Telos* aristotélico, que puede describirse con la afirmación de que “todo lo que ocurre en la Naturaleza persigue una finalidad”, en su formulación original no conlleva ningún sentido de intencionalidad. No obstante, la idea fue transmitida por los seguidores de Aristóteles (la escuela post-aristotélica) desde la Edad Antigua hasta la Edad Media, donde se fundió con el pensamiento religioso y la visión bíblica, radicalmente creacionista, impregnando el pensamiento científico y la cultura europea occidental prácticamente hasta la actualidad.

La visión lamarckiana de la naturaleza y de los seres vivos, con un planteamiento claramente evolucionista, aportó una visión *dinámica* de la Escala de la Naturaleza. Este planteamiento, en el que el cambio evolutivo es fundamentalmente la “ascensión continua” de todos los grupos de seres vivos por dicha escala hasta alcanzar la cumbre (los mamíferos “superiores” con el hombre situado en lo alto) puede decirse que tendría una influencia ya permanente en muchas escuelas de pensamiento y en la noción de la evolución en Europa occidental, y que se encontraría en el origen del pensamiento científico-religioso de Teilhard de Chardin.

Pese a que la ruptura con el pensamiento aristotélico se dio en diversos momentos y en distintos frentes a lo largo de la historia por autores como Francis Bacon, Galileo, Descartes o Newton, la ruptura real en lo que se refiere a la visión finalista del mundo la protagonizó en realidad Charles Darwin en 1959, al publicar su obra fundamental sobre el origen de las especies por medio de la selección natural. La figura de Darwin adquiere un especial relieve si tenemos en cuenta su aportación fundamental al pensamiento científico; además de desvelar las causas y los mecanismos básicos del proceso evolutivo, despojó al pensamiento evolucionista y, lo que es más importante, al lenguaje, de todo vestigio de direccionalidad que no fuera el resultado de la acción repetida de los factores ambientales sobre las poblaciones en un mismo sentido. Del mismo modo, no hay en toda la obra de Darwin atisbo alguno ni concesión a la idea de intencionalidad, plan o camino pretrazado en el proceso evolutivo, como tampoco existe mención alguna a la idea de que el cambio orgánico suponga mejora, ascensión o progreso en dirección alguna de los grupos biológicos, más allá de una “mejor adaptación al medio”.

La actitud coherente adoptada por Darwin al plantear el origen y el desarrollo de la vida desde una perspectiva claramente materialista y mecanicista no tuvo un eco similar en la sociedad ni, en muchos casos, en la comunidad científica. Si bien en la comunidad anglosajona, heredera directa del pensamiento darwiniano, las ideas finalistas tuvieron menos seguidores, y muchos biólogos y paleontólogos (aunque no todos) mantuvieron una visión meramente adaptativa y “superficial” de la evolución, negando abiertamente toda idea de direccionalidad al proceso evolutivo (un ejemplo de esto lo constituye la frase de S.J. Gould citada), en Europa occidental el pensamiento y la influencia religiosa impregnaron de creacionismo (un creacionismo moderado, pero creacionismo al fin) las ideas evolutivas darwinianas y los procesos propuestos por la Síntesis evolutiva, al tiempo que revistieron la idea de la evolución como proceso básicamente adaptativo de un claro sentido finalista.

Estas ideas, presentes en la sociedad desde el origen del pensamiento occidental en la Grecia clásica (la *Scala Naturae* aristotélica) encontraron un sorprendente desarrollo durante todo el siglo XX en el pensamiento y, en algunos casos, en el lenguaje científico. Un lenguaje

llo de términos dudosamente justificables, como “progreso”, “ascensión”, “escala”, “mejora”, “ensayo”, “intento fallido”, “inferiores”, “superiores”, “independización progresiva del medio”, “evolución de fondo”, “más evolucionado que...”, “evolucionar” (¿se puede o se debe conjugar el verbo “evolucionar”? ¿Existe, o debe existir, ese verbo?) y muchos otros que continuamente nos llegan desde los medios de comunicación o que nosotros mismos utilizamos inconscientemente (¿o quizás no tan inconscientemente?)

¿Hemos superado las ideas finalistas?

En la actualidad, las ideas declaradamente finalistas de autores como Teilhard de Chardin o de muchos paleontólogos europeos del siglo XX nos hacen sonreír y muy pocos científicos sostendrían una idea de la evolución iniciada mediante el acto creador de un Ser Supremo y “dirigida” en una dirección destinada inexorablemente a la aparición de los mamíferos “superiores” y el Hombre. Consideramos superada la ordenación de los seres integrantes del mundo según una “escala creciente de complejidad” (cadena de seres), pero no nos extraña seguir un criterio semejante en la ordenación de los grupos biológicos y de los grupos fósiles en el programa de la asignatura de Paleontología. Somos conscientes de lo profundamente que se encuentran anclados todos estos conceptos y las convicciones religiosas en la sociedad que nos rodea, y nos enfrentamos diariamente a un alumnado que reacciona de manera automática utilizando estos mismos términos como algo obvio y con temor ante la posibilidad de que el planteamiento mecanicista conlleve “necesariamente” la visión materialista del mundo y el ateísmo radical. Pero no reaccionamos como debíamos cuando en los medios de comunicación vemos o leemos periódicamente cómo los temas evolutivos son explicados desde una óptica, y con un lenguaje, de claro corte lamarckiano y finalista. Explicamos las ideas de Darwin pero no reaccionamos ante la continua “perversión” de sus ideas en la sociedad y, especialmente, en los medios de comunicación, cuando no somos nosotros mismos los que contribuimos a su difusión y expansión (Fig. 1).

Conclusión

Un planteamiento mecanicista del cambio orgánico, una visión radicalmente materialista del mundo y el rechazo de toda injerencia de pensamiento religioso en el discurso evolutivo, deben ser la alternativa razonable y honesta del científico al tratar los temas evolutivos. Es contradictorio mantener una actitud (o una visión) mecanicista de los procesos vitales y ver en todo ello finalidad alguna, o una direccionalidad que no sea la resultante de los procesos aleatorios o limitantes que han generado los cambios genéticos y de los cambios en el medio físico que han favorecido unas estructuras en lugar de otras. Tampoco es aceptable el que continuamente utilicemos un lenguaje lleno de referencias lamarckianas, falsamente darwinianas o directamente finalistas. Ni es justificable el que nos declaremos científicos evolucionistas manteniendo unos postulados materialistas en nuestra actividad académica y sigamos manteniendo unas “profundas convicciones religiosas” privadamente. Debemos superar al finalista oculto que todos llevamos dentro si queremos transmitir a los alumnos el verdadero sentido del proceso evolutivo. Para examinar a los estudiantes sobre estos temas debemos empezar antes, quizás, por examinarnos nosotros mismos.



Figura 1. Cartel explicativo instalado en un conocido yacimiento paleontológico de Zaragoza, en el que se ilustra, en un lenguaje falsamente darwiniano, la “supervivencia de los más fuertes” tras un evento de extinción en el Cámbrico.

Agradecimientos

Este trabajo forma parte de los proyectos CGL2008-01273/BTE (MICIIN) (Fund. Universidad Complutense) y el de Equipos consolidados: “*Patrimonio y Museo Paleontológico* (DGA, Aragón).

Referencias

- Alvargonzález, D. 1996. El Darwinismo visto desde el materialismo filosófico. *El Basilisco*, Revista de Filosofía. 2ª época **20**, 3-46.
- Darwin, Ch.R.. 1859. On the origin of species by means of Natural Selection or the preservation of the favored races in the struggle for life. Londres, John Murray; ed. facs. 1964, E. Mayr (ed). Harvard Univ. Press.
- Eldredge, N. & Gould, S.J. 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism, *In: Models in Palaeobiology* (Ed. S.J. Schopf). San Francisco, 39-59.
- Fernández-López, S. 1981. La evolución tafonómica (un planteamiento neodarwinista). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* (Geol.) **79**, 243-254.
- Gould, S.J. 1980. Is a new and general theory of evolution emerging?. *Palaeobiology*, **6** (1), 119-130.
- Makinistian, A.A. 2004. *Desarrollo histórico de las ideas y teorías evolucionistas*. Pressas Universitarias de Zaragoza: Col. El Aleph, 3, 294 p.

A vueltas con el tema de las relaciones entre desarrollo y evolución: heterocronía y evolución humana

Rodríguez-Casielles, L.¹ y De Renzi, M.¹

1: Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología evolutiva. Universitat de València. Apartado Oficial 22085, 46071 Valencia. luroca@alumni.uv.es, derenzim@uv.es

Las relaciones entre desarrollo embrionario e historia de la vida han llamado la atención desde finales del siglo XVIII. Hay diversas razones por las cuales, a partir del siglo XIX, diversos estudiosos de la naturaleza, como Karl Ernst von Baer o Étienne Geoffroy Saint-Hilaire simultanearon los estudios paleontológicos con los embriológicos (De Renzi, *en prensa*); en el caso de Geoffroy Saint-Hilaire, el desarrollo no sólo lo vincula con la paleontología, sino también con la evolución (Rudwick, 1972), ya que sus modificaciones por cambios ambientales conducirían a estados adultos diferentes y, de esa manera, surgirían las

novedades evolutivas. Posteriormente, Darwin (1859) adujo, como prueba de un origen evolutivo a partir de un antepasado común, las semejanzas halladas por von Baer entre fases embrionarias iniciales dentro de un mismo grupo con adultos muy dispares; v. g., vertebrados. Finalmente, las viejas teorías que afirmaban una recapitulación de la escala de los seres durante el desarrollo embrionario fueron interpretadas evolutivamente por Haeckel.

Si dejamos de lado todos los problemas que suscitó la postura de Haeckel con su teoría de la recapitulación, finalmente rechazada de una manera espectacular, nos debemos quedar con dos cosas muy importantes referidas a la misma: 1) las secuencias de desarrollo no necesariamente recapitulan estados adultos ni resultan de la herencia de caracteres adquiridos; y 2) se puede concebir tanto la aceleración, como postulaba Haeckel con su idea de aceleración universal, como el retardo y, en general, los cambios en los otros aspectos temporales (*timing*) del desarrollo; a partir de ahora, hablaremos de *tasas* (cambio por unidad de tiempo) y *timing* (se sugiere traducirlo por *temporización*); tasas y temporización, indistintamente, constituyen los parámetros temporales del desarrollo. En los cambios de estos parámetros radica un importante mecanismo de producción de novedades evolutivas, que se conoce bajo el nombre de *heterocronía*. Hitos principales en el desarrollo de este concepto han sido el tratamiento de De Beer desde 1940 (De Beer, 1958); la revisión de las ideas de De Beer por Gould (1977), con su modelo del reloj y la reducción de todos los tipos de heterocronía a aceleración y retardo; y, finalmente, la propuesta de cuantificación sugerida por Alberch *et al.* (1979), fundada sobre el concepto de trayectoria ontogenética en el espacio edad-tamaño-forma y basada en leyes de crecimiento que incluyen, de manera explícita o implícita, los parámetros temporales del desarrollo: momentos de inicio o acabado de estructuras, y tasas de aumento de tamaño o cambio de forma, cuya alteración en el descendiente dará lugar a trayectorias modificadas y producirá todos los tipos de heterocronía. Éstas se clasifican como peramorfosis (asimilable a recapitulación) o pedomorfosis. Todo ello ha generado una nomenclatura bien conocida: hiperamorfosis, progénesis, aceleración, neotenia, gigantismo y enanismo proporcionales, predesplazamiento y posdesplazamiento. Sin embargo, a partir de los años 90 han surgido numerosos problemas, debido a interpretaciones erróneas de los conceptos subyacentes (Klingenberg, 1998).

Ha habido numerosos intentos de comprender la evolución humana como resultado de procesos heterocrónicos. La versión más tradicional de los mismos ha sido la neotenia: el hombre representaría rasgos pedomórficos (neotenia) por retardo en la tasa de desarrollo somático, cuya revisión y síntesis se halla en Gould (1977); esta versión inicial fue puesta en duda por McKinney & McNamara (1991), que vieron en la hiperamorfosis (peramorfosis debida al retraso en la edad de maduración, con prolongación del desarrollo) el mecanismo fundamental. Nuestra comunicación va a centrarse en una revisión de esta temática tan relevante para la comprensión de la evolución humana.

La síntesis de Gould hace una referencia inicial a la teoría de la fetalización de Bolk, que la asocia a una llamada teoría del retardo en la antropogénesis. La fetalización sería, pues, la consecuencia directa del retardo, tras lo que subyace la creencia en una evolución por transformación armoniosa del organismo como un todo y guiada internamente, sin recurso a algo más real como sería una evolución en mosaico, que está relacionada con las cuestiones que hoy se reúnen bajo el término *modularidad*. En Bolk y sus oponentes se ha recurrido a la enumeración, considerada crucial, de los caracteres afectados por la pedomorfosis frente a aquellos que no lo están, a fin de decidir qué es lo que prima. Para Gould, el retardo hay que

desligarlo de las consecuencias morfológicas (fetalización), en un cambio de óptica metodológica que pasa de la simple enumeración de rasgos pedomórficos, tanto de Bolk como de sus oponentes, al estudio del proceso subyacente que es el retardo. Para Gould, sí que existe una matriz de retardo, dentro de la cual se ha de evaluar todas las tendencias de la evolución morfológica humana. Esta matriz se debe considerar como una condición necesaria, pero no suficiente, para la pedomorfosis. Este retardo podría ser una extensión del que existe muy anteriormente en los primates con respecto al resto de mamíferos. Sus críticas y argumentos le llevan a concluir que nuestra morfología pedomórfica es la consecuencia del retardo en el desarrollo, que sirve de base a la morfología juvenil; esta última juega un papel preponderante en los aspectos adaptivos del hombre.

Gould, en dicha síntesis, no solamente habla de la defensa y los defensores de la hipótesis de la evolución humana por pedomorfosis con respecto al antepasado común y por comparación con los primates modernos. También discute lo que afirman los contrarios a la misma. Varios años más tarde, como ya hemos dicho, McKinney & McNamara (1991) adoptan el punto de vista opuesto: el hombre como producto peramórfico con respecto a sus antepasados. Su argumentación se basa en dos puntos: en primer lugar, no hay un proceso heterocrónico único para todos los aspectos de la evolución humana, pero sí que hay uno principal para una parte importante de los mismos. En segundo lugar, dicho proceso principal no es la neotenia (ralentización del desarrollo), sino el retraso del momento final de acabado, lo cual se corresponde con la hipermorfosis. Para estos autores, el aspecto globoso del cráneo (Fig. 1A), que es una de las semejanzas con los primates jóvenes, se debe a un acabado final tardío del cerebro, que alcanza un gran tamaño. El aspecto globoso se combina con el desarrollo de otros campos de crecimiento reducidos (mandíbulas, etc.), disociados a su vez. Los aspectos de aprendizaje o comportamiento en común con el joven primate no humano son consecuencia del mayor tamaño cerebral, producto de la hipermorfosis. Pretenden que hay una confusión entre retraso (*delayed*) y ralentización o retardo (*slowed*). Y no solamente esto, sino que también se ha medido muchas tasas en función de un tiempo más largo –el propio de la hipermorfosis– y, en consecuencia, aparecen ralentizadas. Otra idea básica de su argumentación es la del alargamiento temporal de las fases de la vida del hombre en comparación con las de los demás primates; v. g., la infancia humana y la fase juvenil duplican aproximadamente las del orangután y el chimpancé. En este terreno hablan de *hipermorfosis secuencial*, que se correspondería con la prolongación de dichas fases.

Existe un punto problemático en esta postura: su argumento de prolongación temporal se sostiene para el tamaño, expresado en términos de masa corporal, tal como muestra su figura de la p. 293, que aquí se reproduce en la Fig. 1B. Sin embargo, para humanos y chimpancés, y en el intervalo comprendido entre 5 y 10 años, se da una constancia referida a la tasa, expresada como la pendiente de las curvas en el intervalo común en ambos casos; inmediatamente se ve cómo los humanos presentan menor pendiente (ralentizan) con respecto al chimpancé. De todos modos, los patrones de crecimiento distan de ser lineales, de lo cual se infiere que hay una tasa variable de aumento de masa. Para las dos especies hay deceleración y estabilización finales y, por tanto, la prolongación del tiempo en humanos no tiene consecuencias, ya que las tasas se anulan para los últimos años (líneas de pendiente nula). Ambos intervalos están en los recuadros que hemos superpuesto en la Fig. 1B.

Las cosas se han complicado considerablemente al introducir nociones tales como la de alometría en los estudios de heterocronía en evolución humana (y otros). Dos magnitudes

crecen simultáneamente a través del tiempo; v. g., proyección de la mandíbula y altura del cráneo, y muchas veces lo hacen exponencialmente; si en dicho caso eliminamos el tiempo entre ambas leyes exponenciales –algo que ya vio Huxley en los años 30– surgen las típicas relaciones $y = a x^b$, que sin embargo no contienen el tiempo. Este es el método que utilizan Godfrey & Sutherland (1996) para contrastar la hipótesis de Gould y llegan a la conclusión que ni la pedomorfosis (ni la peramorfosis) son las consecuencias ineluctables de la ralentización (o la aceleración) de los ciclos vitales completos. Cuando se linealiza los datos por transformación logarítmica, se interpreta los cambios de pendiente de las rectas de regresión como evidencia de heterocronía, pero las cosas no son tan simples como parece. Parte de las críticas de Klingenberg (1998) van en dicho sentido y, justamente, pone la evolución humana como ejemplo. El mismo afirma que, al final, cualquier cambio morfológico al pasar de antepasado a descendiente ha llegado a considerarse como el resultado de una heterocronía y que, no obstante, no siempre es así. Además, según este mismo autor parece que hay diferencias entre el concepto de heterocronía usado por los biólogos evolutivos y aquél que usan los biólogos del desarrollo, que es mucho más restrictivo. También hay problemas en cuanto a la cuestión de la forma, ya que se puede interpretar como semejanza geométrica o como covariación en ontogenia y evolución.

Otros trabajos han revisado con datos y técnicas nuevos las hipótesis de Gould y de McKinney & McNamara. Así, Vrba (1998) ha contrastado la idea de hipermorfosis secuencial antes mencionada, con la introducción de un modelo de regresión multifásico para la masa cerebral en relación con la edad. De esta manera comprueba que el cerebro humano sólo requiere el cambio en un único parámetro: la prolongación temporal de las fases no lineales del crecimiento del ancestro. Sin embargo, la hipótesis de la neotenia también ha tenido defensores más recientes, con el uso de técnicas de morfometría geométrica, como Penin *et al.*, (2002) que la confirman desde el punto de vista de las heterocronías alométricas. Con la misma técnica, pero con el uso explícito de las trayectorias ontogenéticas craneales de primates como chimpancés, gorilas u orangutanes y nuestra especie, Mitteroecker *et al.* (2004) han concluido que la pura heterocronía no bastaría para explicar la morfología cráneo-facial humana ni las diferencias entre ésta y la de los grandes simios africanos. Bastir & Rosas (2004) también discuten en este sentido. Finalmente, se ha introducido en la temática de heterocronía y evolución humana conceptos tales como el de modularidad (Blomquist, 2009).

Nuestra revisión provisional nos muestra que este campo, prometedor en extremo para comprender nuestro origen, presenta numerosos problemas, sobre todo de orden conceptual. Si bien en Gould (1977) y en Alberch *et al.* (1979) estaba claro qué querían decir términos como aceleración (*acceleration*) y retardo (*retardation*), los problemas sobrevienen por la confusión de los mismos en muchos casos; creemos que el mencionado en la Fig. 1B es ilustrativo, en tanto que la prolongación temporal no implica aumento de masa temporal para el hombre (tasa nula) y que puede haber prolongaciones temporales asociadas con tasas variables. Si retornamos a Gould (1977) o a Alberch *et al.* (1979), allí está claro que aceleración tiene dos sentidos: para tasas (incrementarlas) o para tiempos (adelantarlos, acortarlos), mientras que el retardo, aplicado a tasas, tendría el sentido de ralentización, y para tiempos, el de retrasarlos o prolongarlos, y ni retraso ni adelanto implicarían pedomorfosis ni peramorfosis por sí mismos. Para nosotros, sería necesario hacer un mayor esfuerzo en la clarificación conceptual de los aspectos más básicos a partir de un retorno a las fuentes y, también, tener en cuenta los cambios en el tamaño inicial de las estructuras, que es uno de los aspectos no temporales de la heterocronía y que ya Alberch *et al.* (1979) veían como

influyente en las trayectorias ontogénicas, lo cual conduce, a su vez, a que no todo cambio es heterocrónico.

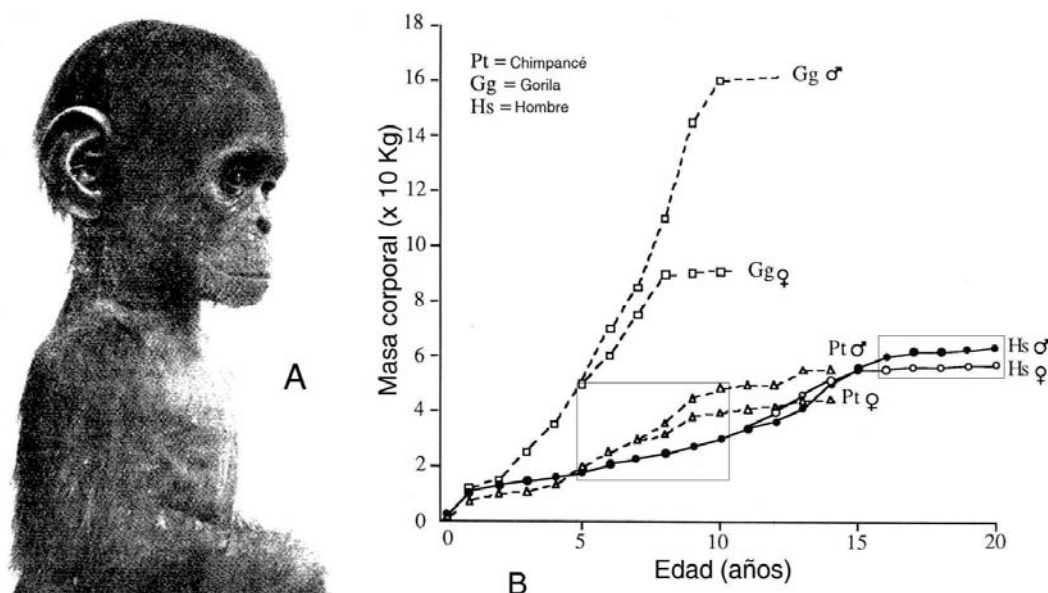


Figura 1. A. El chimpancé juvenil se asemeja al hombre adulto (de Gould, 1977). **B.** Masas corporales de chimpancés, gorilas y hombres según la edad (según McKinney & McNamara, 1991, modificado). Obsérvese como en el intervalo de 5-10 años la masa aumenta con una tasa menor en el hombre (primer recuadro) que en el chimpancé (sobre todo para los machos). A partir de los 15 años, no hay aumento de masa en el hombre (tasa nula; segundo recuadro).

Agradecimientos

Este trabajo ha podido ser realizado gracias al proyecto CGL2006-13808-C02-02 del Ministerio de Educación y Ciencia.

Referencias

- Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F. & Wake, D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* **5**, 296-317.
- Bastir, M. & Rosas, A. 2004. Comparative ontogeny in humans and chimpanzees: similarities, differences and paradoxes in postnatal growth and development of the skull. *Annals of Anatomy* **186**, 503-509.
- De Beer, G. 1958. *Embryos and ancestors*. 3ª edición. Oxford at The Clarendon Press, 197 pp.
- De Renzi, M. *en prensa*. Development and historical patterns at the crossroads in the work of Pere Alberch. In: *Pere alberch: The creative trajectory of an evo-devo biologist* (Eds. D. Rasskin-Gutman & M. De Renzi). Universitat de València, Servei de Publicacions.
- Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge: Belknap Press of the University of Harvard Press, 501 pp..
- Godfrey, L.R. & Sutherland, M.R. 1996. Paradox of peramorphic paedomorphosis: heterochrony and human evolution. *American Journal of Physical Anthropology* **99**, 17-42.
- Klingenberg, C.P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Review* **73**, 79-123.
- McKinney, M.L. & McNamara, K.J. 1991. *Heterochrony: the evolution of ontogeny*. Plenum Press, Nueva York, 437 pp.
- Mitteroecker, P., Gunz, P., Bernhard, M., Schaefer, K. & Bookstein, F.L. 2004. Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *Journal of Human Evolution* **46**, 679-698.

- Penin, X., Berge, C. & Baylac, M. 2002. Ontogenetic study of the skull in modern humans and the common chimpanzees: neotenic hypothesis reconsidered with a tridimensional procrustes analysis. *American Journal of Physical Anthropology* **118**, 50–62.
- Rudwick, M.J.S. 1972. Rudwick, M.J.S. 1972. *The meaning of fossils: episodes in the history of palaeontology*. Macdonald & American Elsevier, Londres y Nueva York, 287 pp.
- Vrba E. 1998. Multiphasic growth models and the evolution of prolonged growth exemplified by human brain evolution. *Journal of Theoretical Biology* **190**, 227–239.

Tendencia a la infaunalidad de los bivalvos marinos durante el Triásico y sus causas: una discusión

Ros, S.¹ y De Renzi, M.¹

1: Departamento de Geología e Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva. Universidad de Valencia. Avda. Dr. Moliner, 50, 46100, Burjassot (Valencia), España. sonia.ros@uv.es, derenzim@uv.es

Los tiempos triásicos constituyeron, inicialmente, un tiempo de recuperación y, posteriormente, de diversificación de la biota. En esa época, muchos diseños de animales y plantas se perdieron o bien disminuyeron su diversidad, como es el caso de los braquiópodos. Sin embargo, también se asiste al nacimiento de novedades evolutivas. El grupo de los bivalvos fue uno de los favorecidos en esta recuperación, en parte gracias al desarrollo de los sifones que les permitieron explorar nuevos nichos ecológicos. Durante el Triásico más temprano, los bivalvos fueron numéricamente dominantes en las comunidades bentónicas y reemplazaron a los braquiópodos como dominantes ecológicos (Fraiser & Bottjer, 2007).

Nuestro interés se centra sobre los géneros de bivalvos marinos originados en el intervalo de tiempo que va desde el Induense (Triásico Inferior) al Sinemuriense (Jurásico Inferior) [In-Sin]. Durante este intervalo se registran dos momentos de recuperación post-extinción, el Triásico Inferior (extinción pérmico-triásica) y el Jurásico Inferior (extinción triásico-jurásica). Los géneros de bivalvos surgidos durante el Triásico llenaron unos hábitats en que los representantes de esta clase mostraban una bajísima diversidad después de la extinción de finales del Pérmico (23 géneros supervivientes, de los cuales 8 no alcanzan el Triásico Medio). Se ha considerado el conjunto de bivalvos surgidos durante el intervalo In-Sin (246 géneros), a causa de los ensayos adaptativos que representan. Aunque también veremos que ocurre con el conjunto total de los géneros presentes durante el intervalo de estudio (originados + supervivientes del Pérmico, 269 géneros).

Con el objeto de estudiar la paleodiversidad de este grupo se ha elaborado una base de datos a nivel genérico de los bivalvos marinos a nivel mundial (para detalles sobre la elaboración de la base de datos ver en este mismo volumen: Ros, Márquez-Aliaga y Damborenea (2009) o Ros (2009)). Posteriormente, se evaluaron los posibles sesgos tafonómicos que afectan al grupo en estudio puesto que pueden enmascarar aspectos paleobiológicos. Y finalmente, nos centramos en el análisis de la paleodiversidad durante el intervalo In-Sin y durante los tiempos posteriores. Para estos últimos (a partir del Pliensbachense), lógicamente, sólo hay extinción, ya que solo nos interesa el destino de estos géneros. Tratamos separadamente el conjunto triásico y el jurásico para los géneros originados y posteriormente, el total de los géneros presentes en el intervalo In-Sin completo. En todos los casos se ha tenido en cuenta el total de los géneros y el desglose en dos categorías: epifaunal e infaunal. Para llevar a cabo nuestro objetivo se ha considerado la

diversidad de estos colectivos desde varios puntos de vista. Por un lado, se ha analizado la diversidad de los géneros surgidos y del total durante el intervalo de estudio considerado y su posterior destino hasta la actualidad. Por otro lado, se ha realizado un estudio detallado de las tasas de originación, extinción y crecimiento de los conjuntos durante el intervalo mencionado, en términos de número de taxones en cada piso, divididos por su duración y por el número de taxones supervivientes que entran en el piso (Sepkoski, 1978). Por último, se ha hecho uso del análisis de cohortes (Raup, 1978) para el estudio de los patrones de extinción sólo para el conjunto de los géneros originados. Este consiste en dar los datos de supervivencia de una cohorte de taxones. Esta técnica ya fue descrita en De Renzi y Ros (2004).

En cuanto al análisis de la diversidad de los géneros surgidos durante el Triásico, se observa que hasta el Carniense el número de géneros que adoptan una estrategia de vida epifaunal siempre supera a los infaunales, mientras que a partir de este momento se invierte la situación (ver fig. 1). Durante el Jurásico Inferior (Hetangiense y Sinemuriense), el número de géneros infaunales originados casi duplica a los epifaunales. Si observamos qué ocurre con el total de los géneros presentes (originados + supervivientes) en nuestro intervalo de estudio (In-Sin) y su posterior destino hasta la actualidad, vemos que a partir del Carniense el número de infaunales siempre supera al de epifaunales, diferencia que se hace evidente sobre todo a partir del Hetangiense.

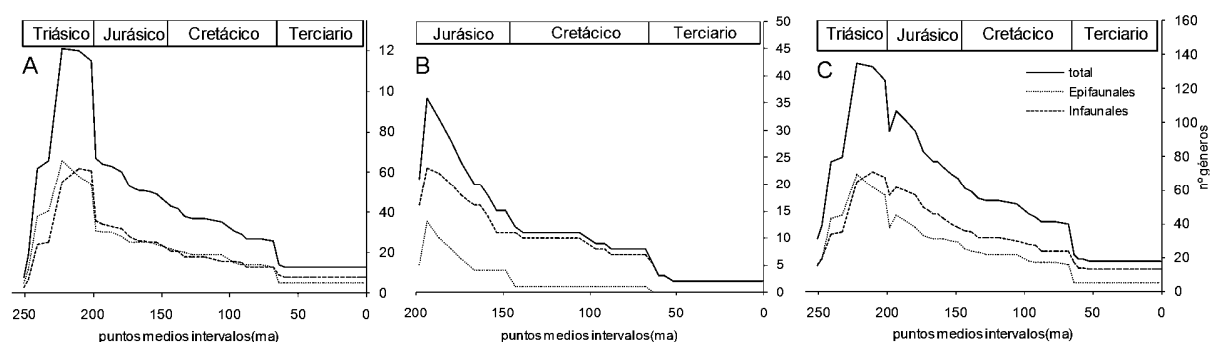


Figura 1. Representación gráfica de la diversidad total existente durante cada piso del intervalo de estudio (In-Sin) para los géneros de bivalvos y su destino hasta la actualidad. Nótese que a partir del Pliensbachense sólo se consideran los supervivientes, puesto que únicamente consideramos la extinción de estos géneros y no la originación a partir de este piso. En todos los casos se da la diversidad total y las diversidades para los colectivos epifaunal e infaunal. **A.** géneros originados exclusivamente en el Triásico. **B.** géneros originados en el Hetangiense y Sinemuriense. **C.** total de los géneros, originados durante el intervalo In-Sin más los supervivientes del Pérmico.

Las tasas evolutivas nos muestran cosas parecidas. Desde los inicios del Triásico y hasta el Ladiniense incluido, ambas tasas, originación y extinción, muestran valores más altos para el colectivo epifaunal. Durante el Carniense, la tasa de originación es mayor para los infaunales, mientras que la de extinción lo es para los epifaunales, tanto si consideramos el total de géneros presentes como el de originados. Esto se mantiene durante todo el intervalo de estudio en lo referente a la tasa de originación, dándose la diferencia más alta durante el Hetangiense (0,022 para el total de epifaunales y 0,071 para el de infaunales). Sin embargo, en cuanto a la tasa de extinción se invierte la situación en el límite Rhaetiense – Hetangiense. Para los géneros surgidos durante el Triásico, la diferencia es pequeña (0.054 para los epifaunales y 0.061 para los infaunales), pero para el total de géneros presentes durante el

mismo periodo el contraste es mayor (0.039 epifaunales y 0,077 infaunales). Los valores de las tasas de extinción se igualan para ambos colectivos durante el Sinemuriense (0.003).

El análisis de cohortes nos indica que las cohortes surgidas durante el Triásico Inferior y Medio son bastante más estables que las surgidas durante el Triásico Superior, las cuales experimentan numerosos eventos de extinción episódica. En lo que se refiere a las cohortes de los distintos modos de vida para cada piso, observamos que las cohortes epifaunales induenses, las del Triásico Superior (carniense, noriense y rhaetiense) y las del Jurásico Inferior (hettangiense y sinemuriense) no llegan a la actualidad, mientras que casi todas las infaunales alcanzan el presente.

Los resultados obtenidos nos llevan a pensar que hay una tendencia de los bivalvos a la infaunalidad durante el Triásico, que se hace aparente a partir del Triásico Superior. A partir del Carniense, siempre se producen más géneros nuevos infaunales que epifaunales y la diversidad total de los primeros siempre es superior a la de los segundos desde el Noriense. Además, si observamos las cohortes del Triásico Superior y el Jurásico Inferior, vemos que las infaunales siempre quedan por encima (pendiente negativa menos acusada) de las epifaunales en cuanto a supervivencia.

A este aparente aumento en los bivalvos que adoptan un modo de vida infaunal, hay que sumar que durante el Triásico se observa un aumento en cuanto al número de bivalvos cementantes (Harper, 1991), de reclinados bisados con capacidad de movimiento y una disminución de los bivalvos que vivían reclinados sobre el sustrato sin ningún tipo de sujeción (Ros, 2009). También es destacable que durante el Triásico Superior aumentan considerablemente los bivalvos infaunales profundamente enterrados y apenas se ven afectados por las extinción del límite Triásico – Jurásico (Ros, 2009). Tanto la infaunalidad (Vermeij, 1977) como la cementación (Harper, 1991) han sido asociadas con la Revolución Marina Mesozoica (RMM), e interpretadas como una respuesta de los bivalvos a la creciente diversidad de organismos durófagos. Podríamos añadir aquí, que el aumento en reclinados con capacidad de movimiento y la disminución de los reclinados de vida sedentaria también podrían estar relacionados con la RMM.

Aunque ya durante el Triásico han aparecido los principales grupos de predadores de los moluscos, algunos autores no creen que éstos fueran lo suficientemente abundantes como para ejercer una presión importante en este sentido (McRoberts, 2001). Sin embargo, hay casos documentados de predación sobre los bivalvos en nuestro intervalo de estudio (véase por ejemplo, Fürsich & Jablonski (1984), Kowalewski *et al.* (1998) en el Triásico y Harper *et al.* (1998) en el Jurásico Inferior), pero parece que la presión de predación no sería realmente importante hasta los inicios del Cretácico, donde la abundancia y diversidad de los predadores sería importante (Vermeij, 1977; Kowalewski *et al.*, 1998). Harper *et al.* (1998) advierten que el efecto de la predación puede estar infraestimado, debido a que la observación de estas marcas depende, en gran medida, de que las conchas estén muy bien conservadas; por tanto, no es descartable que realmente esta presión haya tenido algo que ver con las tendencias que se observan en los bivalvos durante el Mesozoico temprano, ya que durante el intervalo de estudio considerado, la mayoría de los bivalvos poseen conchas aragoníticas que normalmente se conservan como moldes internos (Ros & De Renzi, 2005) en los que es imposible observar marcas de predación aunque las haya habido. A todo esto hay que añadir, que los bivalvos con un modo de vida reclinado (sin sujeción alguna), aunque aumentan su abundancia durante el Triásico, es a partir del Triásico superior que empiezan a ser menos abundantes y al contrario

que los infaunales profundos, son uno de los colectivos que más sufre en la extinción del Rhaetiense. McRoberts (2001) explica el patrón observado debido a una mayor competición en la epifauna que en la infauna y por la estructura de la biota durante la fase de recuperación de la extinción permo-triásica. Desde luego, los bivalvos, con la adquisición de los sifones (Stanley, 1968) y la gran cantidad de nichos vacíos y la falta de competición directa con los únicos representantes de la infauna (braquiópodos articulados; Bottjer *et al.*, 2001) durante el Triásico inferior, tuvieron una gran oportunidad para radiar en el medio infaunal que inmediatamente pudo representar una ventaja frente a la presencia de los primeros predadores post-paleozoicos, con lo cual funcionaría inicialmente como una exaptación. A la vista de todo esto, las explicaciones adaptacionistas mantenidas hasta ahora (ventaja de la infaunalización frente a la depredación, etc.) podrían no parecer suficientes. En tanto que la aparición de los sifones sería causada por una modificación del desarrollo embrionario (fusiones en el borde posterior del manto), otra explicación podría darse en términos de transformación mucho más probable que otras (Alberch, 1980), lo cual conduciría a una proliferación de taxones con estas características, cuyo hábitat preferencial sería el infaunal.

Agradecimientos

Esta comunicación es una contribución del Grupo de Trabajo Español del proyecto PICG nº 506, acogida a la ACI2008-0796, del MICINN y a los Proyectos del Ministerio de Educación y Ciencia CGL2006-13808-C02-02 y CGL2008-00093.

Referencias

- Bottjer, D.J., Droser, M.L., Sheehan, P.M. & McGhee, G.R. 2001. The ecological architecture of major events in the phanerozoic history of marine Invertebrate life. In: *Evolutionary Palaeoecology: the ecological context of macroevolutionary change* (eds. W. D. Allmon & D. J. Bottjer). Columbia University Press, p. 35-61.
- De Renzi, M. y Ros, S. 2004. Las cohortes de géneros de bivalvos que surgen durante el Triásico: patrones generales. In: *Libro de Resúmenes de las XX Jornadas de Paleontología. Alcalá de Henares 2004* (eds. A. Calonge, R. Gozalo, M. D. y M. Pardo Alonso). Universidad de Alcalá de Henares. 209 pp.
- Fraiser, M.L. & Bottjer, D.J. 2007. When bivalves took over the world. *Paleobiology*, **33**, 397-413.
- Fursich, F. T. & Jablonski, D. 1984. Late Triassic naticid drillholes: carnivorous gastropods gain a major adaptation but fail to radiate. *Science*, **224**, 78-80.
- Harper, E. M. 1991. The role of predation in the evolution of cementation in bivalves. *Palaeontology*, **34**, 455-460.
- Harper, E.M., Forsythe, G.T.W. & Palmer, T. 1998. Taphonomy and the Mesozoic marine revolution: preservation state masks the importance of boring predators. *Palaaios*, **13**, 352-360.
- Kowalewski, M., Dulai, A. & Fursich, F.T. 1998. A fossil record full of holes: the Phanerozoic history of drilling predation. *Geology* (Boulder), **26**, 1091-1094.
- McRoberts, C.A. 2001. Triassic bivalves and the initial marine Mesozoic revolution: Arole for predators? *Geology*, **29**, 359-362.
- Raup, D.M. 1978. Cohort analysis of generic survivorship. *Paleobiology*, **4**, 1-15.
- Ros, S. y De Renzi, M. 2005. Preservation biases, rates of evolution and coherence of databases: Bivalvia as a study case. *Ameghiniana*, **42**, 549-558.
- Ros, S. 2009. *Dinámica de la Paleodiversidad de los Bivalvos del Triásico y Jurásico Inferior*. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia, 564 pp. (inédita).
- Ros, S., Márquez-Aliaga, A. y Damborenea, S.E. 2009. Los bivalvos del intervalo Triásico Inferior – Jurásico Inferior: desarrollo de bases de datos para el estudio de la paleodiversidad. En: *Libro de Resúmenes de las XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Ronda, 24-26 Sept. 2009.

- Sepkoski, J.J., Jr. 1978. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity I. Analysis of marine orders. *Paleobiology*, **4**, 223-251.
- Sepkoski, J. J., Jr. 2002. A Compendium of Fossil Marine Animal Genera. D. Jablonski & M. Foote (eds.). *Bulletins of American Paleontology*, **363**: 560 pp.
- Stanley, S.M. 1968. Post-Paleozoic adaptive radiation of infaunal Bivalve molluscs- A consequence of mantle fusion and siphon formation. *Journal of Paleontology*, **42**, 214-229.
- Vermeij, G.J. 1977. The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators, and grazers. *Paleobiology*, **3**, 245-258.

Caracterización de la anatomía mandibular de Musteloidea (Carnivora, Caniformia) mediante morfometría geométrica: inferencias paleobiológicas sobre ailúridos basales del género *Simocyon*

Serrano-Alarcón, F.¹, Figueirido, B.¹, Martín Serra, A.¹ y Palmqvist, P.¹

1: Área de Paleontología. Departamento de Ecología y Geología. Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga. Campus de Teatinos, s/n. E-29071 Málaga. España. kikojr_serrano@hotmail.com, francisco.figueirido@uv.es, almarse@hotmail.com, ppb@uma.es

Se ha llevado a cabo un estudio para analizar la variación morfológica de las mandíbulas de 16 especies pertenecientes a las cuatro familias que integran actualmente la superfamilia Musteloidea (*sensu lato*): Mustelidae, Procyonidae, Mephitidae y Ailuridae. Pese a que las relaciones filogenéticas entre estas familias no están plenamente resueltas, tres de los estudios más relevantes coinciden en que prociónidos y mustélidos forman un grupo monofilético. Sin embargo, existen diferentes opiniones sobre la posición de Ailuridae y Mephitidae. Así, Flynn *et al.* (2000), basándose en el estudio de genes mitocondriales y nucleares, concluyen que ailúridos y mefitidos formarían también un clado monofilético, separado del integrado por mustélidos y prociónidos, del que divergió hace 37-31 Ma. Otro de los estudios, también sobre genes nucleares y mitocondriales (Fulton & Stroebeck, 2007), da como resultado dos posibles relaciones filogenéticas: la primera coincide con el resultado de Flynn *et al.* (2000) (esto es, Ailuridae y Mephitidae como grupo monofilético), mientras que la segunda agrupa a Mephitidae con Mustelidae+Procyonidae, quedando Ailuridae como la familia más primitiva de Musteloidea. Esta segunda hipótesis coincide con el resultado obtenido recientemente por Finarelli (2008), quien integra caracteres morfológicos y secuencias moleculares.

En este trabajo se realiza un estudio funcional de la anatomía mandibular de Musteloidea, con el objetivo de realizar inferencias tróficas en ailúridos basales del género *Simocyon*. Nos hemos centrado en la morfología de la mandíbula porque su forma se relaciona principalmente con la dieta, mientras que la del cráneo es el resultado del compromiso de una plétora de funciones (Figueirido *et al.*, 2009a, 2009b). Para ello se usaron 108 fotografías de mandíbulas en vista lateral, analizadas mediante técnicas de morfometría geométrica con los programas *tpsDig* v.2.11 y *tpsRelw* v.1.45 (Rohlf 2007, 2008). Se tomaron 12 puntos homólogos (*landmarks*) en cada espécimen y se estudió la covariación de esta constelación de *landmarks* en toda la muestra. Para ello se llevó a cabo la superposición de los especímenes mediante el método de alineación de Procrustes (*GLS*), que elimina las diferencias entre las configuraciones de la muestra debidas a cambios de orientación, traslación y tamaño. Las funciones *thin plate spline* (TPS) se derivaron teniendo en cuenta tanto los componentes uniformes como los no uniformes del cambio de forma. Las proyecciones de los especímenes

en las deformaciones parciales (*partial warp scores*) se calcularon para describir las diferencias entre cada uno de ellos y la configuración media o consenso, con el parámetro $\alpha = 0$. Posteriormente, se realizó un análisis de deformaciones relativas (*relative warps analysis*; *RWA*), que consiste, en esencia, en un análisis de componentes principales de las proyecciones de las deformaciones parciales junto a los componentes uniformes o afines. De este modo, se pueden observar a grandes rasgos los patrones morfológicos desplegados por la muestra bajo consideración y, con ello, evaluar su correlación con la función. La información acerca de las dietas en las especies actuales utilizadas se obtuvo de la literatura.

Un análisis de *RW* reveló que el 83% de la variación original queda recogida en los tres primeros componentes principales (*relative warps*, *RWs*). El primer *RW* (52,4% de la varianza explicada) ordena la muestra según las categorías tróficas de las diferentes especies bajo consideración. Así, en la parte más negativa del eje se encuentran las especies herbívoras (*Potos flavus* y *Ailurus fulgens*), cuyas mandíbulas son cortas, con un ramus horizontal profundo y el proceso angular muy separado del cóndilo articular (lo que se traduce en un brazo del momento de fuerza del masetero elevado), condición que les confiere mayor potencia de mordida con la boca casi cerrada (Ewer, 1973) y una alta resistencia dorsoventral, cualidades apropiadas para desarrollar una dieta herbívora. Por el contrario, en el otro extremo de este primer *RW* se encuentran las especies insectívoras (*Nasua nasua*, *N. narica* y *Nasuella olivacea*), que obtienen proyecciones muy altas. Sus mandíbulas tienen el ramus horizontal menos profundo y más largo (especialmente a nivel de la serie premolar), el proceso coronoides es más bajo y el brazo del momento del masetero es también menor, lo que les confiere una baja potencia masticatoria y de mordida. Esto evidencia el bajo estrés mecánico que supone para la mandíbula una dieta insectívora. Las especies restantes, todas omnívoras salvo *Gulo gulo*, cuya dieta es carnívora, se proyectan en la zona media del eje, presentando una morfología mandibular intermedia entre la de los herbívoros y los insectívoros.

El *RW II* (21,4%) muestra las diferencias entre dos estrategias tróficas dentro de los herbívoros. Por un lado, con proyecciones negativas se encuentra un herbívoro especializado en comer bambú, el panda rojo (*Ailurus fulgens*), cuya articulación mandibular se sitúa sobre el nivel de la superficie oclusal de la dentición y cercana a la serie molar, lo que le otorga una potencia masticatoria mayor que la de los herbívoros frugívoros, como el kinkajú (*Potos flavus*), que ahora presentan proyecciones positivas. Esta última especie se caracteriza por tener una articulación relativamente más baja y más alejada de la serie molar. El resto de las especies presentan una morfología intermedia en este eje.

Mención aparte merece el irará o hurón mayor (*Eira barbara*), mustélido que toma proyecciones similares a las de los omnívoros a lo largo del *RW I* y a las de *P. flavus* en el *RW II*. Esto podría relacionarse con la dieta peculiar de esta especie, pues aunque principalmente se alimenta de vertebrados, también consume una considerable cantidad de frutas (McNab, 1995).

En el *RW III* (9,7%) las especies que toman valores positivos presentan una carnífera bien desarrollada y un brazo de fuerza para el temporal elevado (potencia de mordida alta con la boca muy abierta). Esta especie presentan una dieta exclusivamente carnívora u omnívora, pero rica en vertebrados (*G. gulo*, *Meles meles* y *E. barbara*). En cambio, las especies con proyecciones negativas muestran una carnífera más pequeña y un brazo de fuerza para el temporal reducido. Estas especies no necesitan una mordida potente, ya que son insectívoras (*Nasua* y *Nasuella*) o frugívoras (*P. flavus*). Sin embargo, no se puede descartar que la

separación en este eje se deba a aspectos relacionados con el legado filogenético, ya que las tres especies que toman valores positivos en este eje pertenecen a Mustelidae.

Independientemente de cuál sea su posición filogenética, los estudios más recientes sitúan el origen de la familia Ailuridae en torno al tránsito Eoceno-Oligoceno (Flynn *et al.* 2000; Salesa *et al.* 2006), siendo el panda rojo (*Ailurus fulgens*) su único representante actual. En este trabajo se han analizado las mandíbulas fósiles de dos ailúridos extintos, pertenecientes al género *Simocyon* del Mioceno superior, con el objetivo de inferir sus preferencias tróficas. La mandíbula de *Simocyon batallieri* procede del yacimiento de Batallones-1 (Madrid, España) y la de *Simocyon primigenius* de Pikermi (Grecia). Las fotografías de ambas se obtuvieron de Peigné *et al.* (2005).

En el morfoespacio empírico definido por el *RW I* y el *RW II*, los dos fósiles del género *Simocyon* toman valores similares a los de los musteloideos de dieta omnívora, lo que permite descartar que fuesen herbívoros o insectívoros. Sin embargo, *S. primigenius* se separa ligeramente de ese grupo, al igual que los mepítidos. En el *RW III* ambos especímenes de toman proyecciones similares a las de las especies con mayor potencia de mordida. Merece la pena resaltar que *S. primigenius* se sitúa próximo al espécimen de *Mephitis mephitis*.

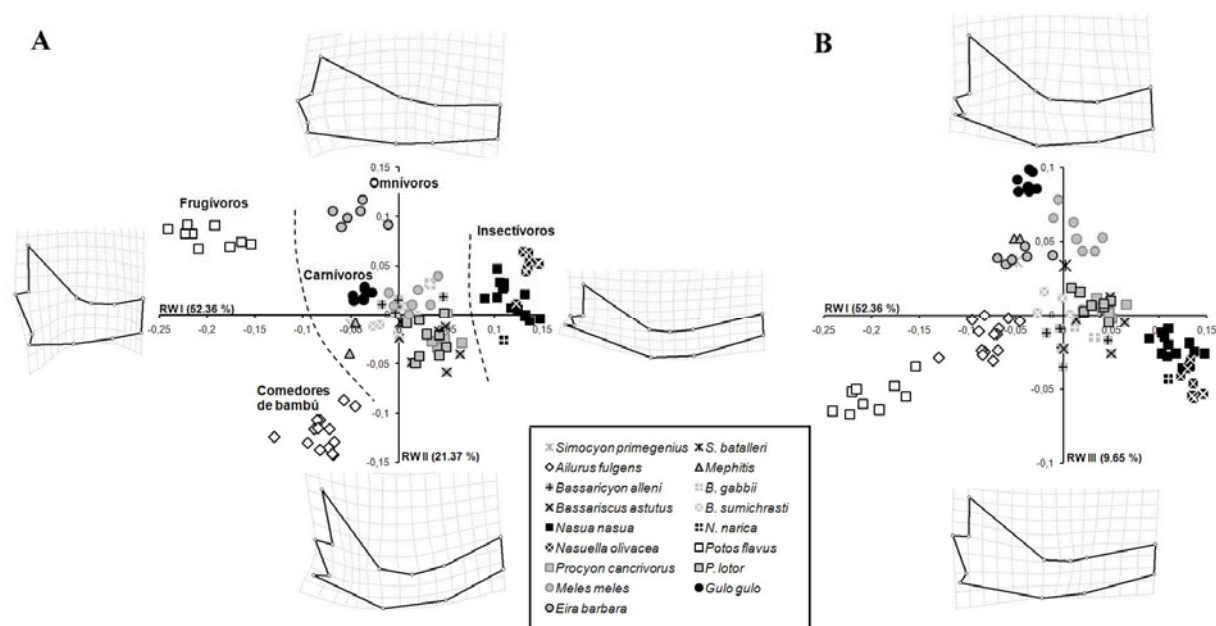


Figura 1. Análisis de *relative warps* en mandíbulas de Musteloidea. **A:** morfoespacio empírico definido por los dos componentes principales que explican el mayor porcentaje de varianza entre las muestras, *RW I* y *RW II*. **B:** morfoespacio definido por *RW I* y *RW III*. Símbolos: cuadrados-familia Procyonidae; círculos-familia Mustelidae; triángulos-familia Mephitidae; diamantes-familia Ailuridae (actuales); asteriscos-especies extintas de Ailuridae. Colores: blanco-herbívoros; gris-omnívoros; negro-faunívoros.

Estos resultados sugieren que los ailúridos del género *Simocyon* serían omnívoros, pero incluyendo un alto porcentaje de carne en su dieta, lo que resulta congruente con la hipótesis de que los ailúridos basales eran carnívoros generalistas y panda rojo se especializó secundariamente en comer bambú a partir de dicha condición ancestral (Salesa *et al.*, 2006). Los resultados obtenidos están de acuerdo con la propuesta de Peigné *et al.* (2005) acerca de

que en las especies de *Simocyon* aumentó la cantidad de carne incluida en su dieta a lo largo del Mioceno.

Agradecimientos

Este estudio se ha realizado en el marco del proyecto CGL2008-04896, financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación.

Referencias

- Baskin, J.A. 2004. *Bassariscus* and *Probassariscus* (Mammalia, Carnivora, Procyonidae) from the Early Barstovian (Middle Miocene). *Journal of Vertebrate Paleontology* **24**, 709-720.
- Bininda-Emonds, O.R., Gittleman, J.L. & Purvis, A. 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: A complete phylogeny of extant Carnivora (Mammalia). *Biol. Rev.* **74**, 143-175.
- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric tools for landmarks data. Geometry and biology*. London: Cambridge University Press.
- Ewer, R.F. 1973. *The Carnivores*. Cornell University Press: New York.
- Figueirido, B., Palmqvist, P. & Pérez-Claros, J.A. 2009a. Ecomorphological correlates of craniodental variation in bears and paleobiological implications for extinct taxa: an approach based on geometric morphometrics. *Journal of Zoology (London)* **277**, 70-80.
- Figueirido, B. and Soiblezon, H. 2009b. Inferring palaeoecology in extinct tremarctine bears using geometric morphometrics. *Lethaia*, en prensa.
- Finarelli, J.A. 2008. A Total Evidence Phylogeny of the Arctoidea (Carnivora: Mammalia): Relationships among basal taxa. *J. Mammal. Evol.* **15**(4), 231-259.
- Flynn, J. J., Nedbal, M., Dragoo, J. & Honeycutt, L. 2000. Whence the red panda? *Mol. Phylogenet. Evol.* **17**, 190-199.
- Fulton, T.L. & Strobeck, C. 2007. Novel phylogeny of the raccoon family (Procyonidae: Carnivora) based on nuclear and mitochondrial DNA evidence. *Mol. Phylogenet. Evol.* **43**, 1171-1177.
- McNab, B.K. 1995. Energy expenditure and conservation in frugivorous and mixed-diet carnivorans. *Journal of Mammalogy*, **76** (1), 206-222.
- Peigné, S., Salesa, M., Antón, M. & Morales, J. 2005. Ailurid carnivoran mammal *Simocyon* from the late Miocene of Spain and the systematics of the genus. *Acta Palaeontol. Pol.* **50** (2), 219-238.
- Rohlf, F.J. 2007. tpsRelw, ver. 1.45. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook [computer program and documentation].
- Rohlf, F.J. 2008. tpsDig, ver. 2.11. Digitize landmarks and outlines. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook [computer program and documentation].
- Salesa, M.J., Antón, S., Peigne, S. & Morales, J. 2006. Evidence of a false thumb in a fossil carnivore clarifies the evolution of pandas. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **109**, 379-382.
- Zelditch, M.L., Swinderski, D.L., Sheets, H.D. and Fink, W.L. 2004. *Geometric morphometrics for biologist: a primer*. Elsevier Academic Press: New York/London.

Estudio de la morfología alar en Charadriiformes (Aves) mediante morfometría geométrica: resultados preliminares

Serrano-Alarcón, F.¹ y Palmqvist, P.¹

1: Área de Paleontología, Departamento de Ecología y Geología. Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga. Campus de Teatinos, s/n. E-29071 Málaga. España. kikojr_serrano@hotmail.com, ppb@uma.es

La sustentación de las aves modernas durante el vuelo depende tanto de factores físicos, como la densidad y velocidad del aire, como de los intrínsecos al propio animal, entre ellos su

masa corporal, el tamaño del ala y el ángulo de ataque (Norberg, 1990). El peso que pueden soportar las alas es directamente proporcional a su superficie y se conoce como *carga alar* (Peso/Sup_{alar}). La velocidad del vuelo se relaciona directamente con la carga alar (Tennekes, 1997). Ahora bien, las características voladoras de un ave dependen también de la forma en planta del ala, lo que se ha estimado clásicamente como su *alargamiento* (Envergadura²/Sup_{alar}). Pese a las innumerables morfologías alares presentes en las aves modernas, Saville (1957) propuso cuatro morfotipos elementales tomando como base su alargamiento: alas elípticas, alas de alta velocidad, morfotipo planeador largo y morfotipo planeador corto.

Tanto la carga como la morfología del ala se pueden asociar a un tipo concreto de vuelo, que a su vez está ligado a la explotación de un determinado nicho ecológico. Así, el objetivo de este trabajo es estudiar la geometría del ala mediante una metodología no aplicada antes y la relación de dicha morfología con diversos factores ecológicos, como el hábitat, los mecanismos de alimentación o la migración.

En este estudio se han usado 69 fotografías de 50 especies pertenecientes a siete familias de aves del orden Charadriiformes (Scolopacidae, Laridae, Sternidae, Alcidae, Charadriidae, Recurvirostridae y Haematopodidae), cuyas numerosas especies ocupan gran variedad de nichos, presentando varios de los morfotipos alares básicos *sensu* Saville (1957). Las fotografías de las alas, en vista dorsal, se obtuvieron de la base de datos del *Slater Museum of Natural History* y se analizaron mediante técnicas de morfometría geométrica, usando los programas tpsDig v.2.11 y tpsRelw v.1.45 (Rohlf, 2007, 2008). Se tomaron 10 puntos homólogos (*landmarks*) en cada espécimen (Fig. 1A) y se estudió la variación de esta constelación de *landmarks* en toda la muestra. Para ello se superpusieron los especímenes mediante el método de alineación de Procrustes (*GLS*), que elimina las diferencias entre las configuraciones de la muestra debidas a la rotación, la traslación y el tamaño. Las funciones *thin plate spline* (*TPS*) se derivaron teniendo en cuenta tanto los componentes uniformes como los no uniformes del cambio de forma. Los valores de las deformaciones parciales (*partial warp scores*) se calcularon para describir las diferencias entre cada espécimen y la configuración media o consenso con el parámetro $\alpha = 0$. Posteriormente, se realizó un análisis de deformaciones relativas (*relative warps analysis*; *RWA*), que es en esencia un análisis de componentes principales de las proyecciones de los ejemplares en las deformaciones parciales junto a los componentes uniformes. De este modo, se pueden observar a grandes rasgos los patrones morfológicos de la muestra y evaluar su correlación con la función. La información acerca de los hábitats, las migraciones y los mecanismos de alimentación de las distintas especies se obtuvo de la literatura (fundamentalmente, Del Hoyo *et al.*, 1996). El peso y envergadura alar medios de cada especie se obtuvo también de la literatura, mientras que la superficie alar se calculó a partir de la ecuación de regresión $S = 0.052 + 0.008 \cdot P$, ajustada por Sanz (2002), en la que S es la superficie y P el peso, cuyo coeficiente de correlación es de 0,86. A partir de estos datos se estimaron los valores de carga alar y de alargamiento para cada especie, obteniendo un espacio bidimensional teórico entre ambas variables (Fig. 1B).

El análisis de *RW* desveló que el 64% de la variación original entre las alas era recogida por los dos primeros componentes principales. El primer *RW* (35,5% de la varianza explicada) se correlaciona positivamente con el alargamiento ($R = 0,30$) y ordena la muestra en función del ambiente de las especies (Fig. 1C). Así, en el extremo del semieje negativo se encuentra *Scolopax minor*, miembro de la familia Scolopacidae que vive en medios forestales. Sus alas tienen un morfotipo elíptico, pues son cortas, redondeadas y con una cuerda máxima grande.

Este ala presenta valores bajos de alargamiento y una carga alar reducida (Fig. 1B), lo que permite gran eficiencia y maniobrabilidad a velocidades de vuelo medias y bajas (Saville, 1957; Meseguer y Sanz, 2007), necesarias para el ambiente en el que habita. También puntúan negativamente, aunque en menor grado, las agachadizas (*Gallinago*), muy emparentadas con *Scolopax*, que viven en ambientes más abiertos y húmedos, así como las avefrías (Charadriidae, *Vanellus*), que por lo general viven en páramos y praderas de interior; las alas de estas últimas tienen un grado de alargamiento que va de moderado a alto, debido a su morfología peculiar, relativamente estrecha en la serie secundaria y ancha y redondeada en la parte distal, lo que les permite efectuar vuelos largos a gran velocidad. Por otro lado, en el extremo positivo del eje se encuentran especies muy ligadas al ambiente marino, como los miembros de las familias Laridae, Sternidae y Alcidae. Sus alas son más alargadas y estrechas (la cuerda es menor) y terminan en punta. Las gaviotas (Laridae) se acercan al morfotipo alar de alto alargamiento, típico de planeadores oceánicos como los albatros. Este tipo de ala es óptima para aves pelágicas, ya que su elevado alargamiento aumenta el empuje vertical de las corrientes de aire superficiales, lo que les permite despegar y planear sin necesidad de aletear.

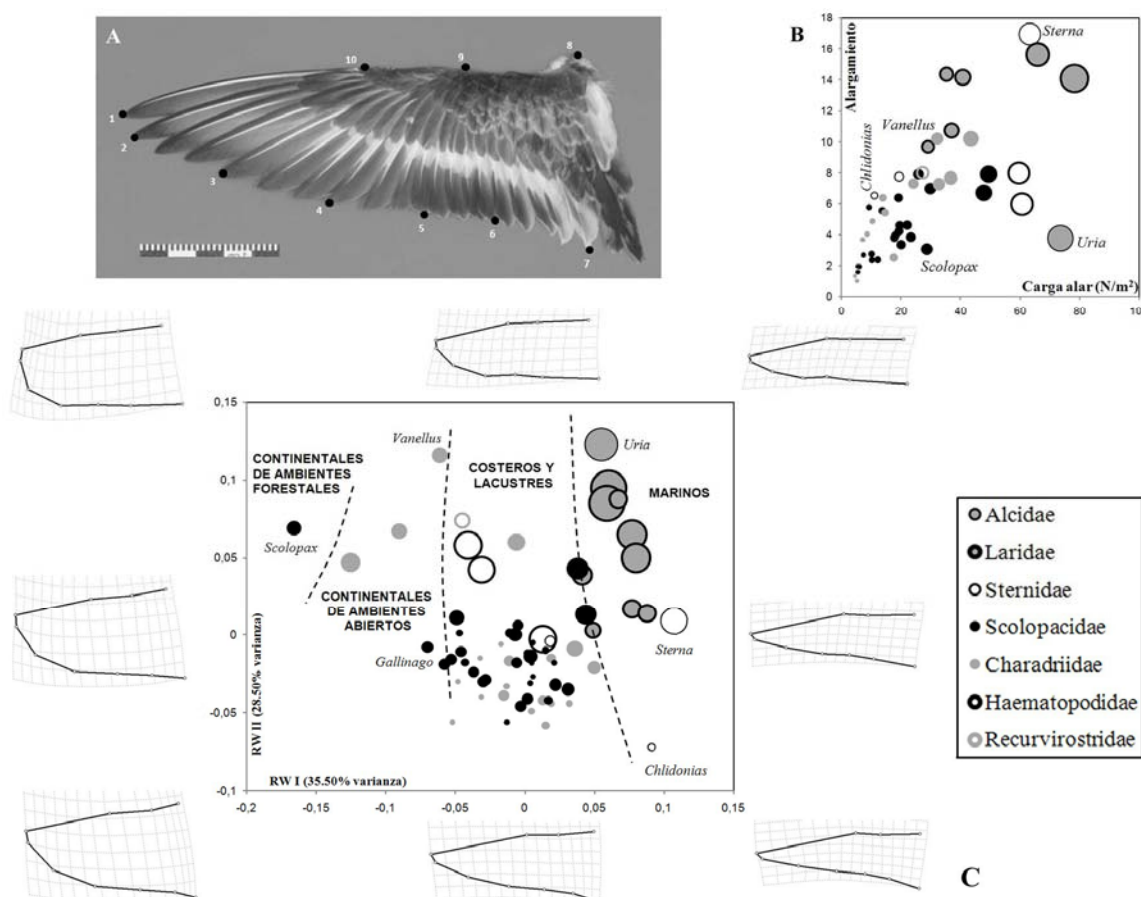


Figura 1. Variación morfológica del ala en Charadriiformes. **A:** fotografía en vista dorsal del ala de *Calidris alba*, que muestra los 10 landmarks seleccionados para el estudio. **B:** espacio bidimensional resultante de la dispersión entre los valores de las variables “carga alar” y “alargamiento”. El radio de las circunferencias equivale a la masa de las especies. **C:** morfoespacio empírico resultante del estudio de la variación morfológica del ala en las familias de Charadriiformes.

La familia Sternidae muestra unas alas intermedias entre el morfotipo de alto alargamiento y el de alta velocidad, lo que se refleja en sus hábitos, pues usan el vuelo propulsado más que

las gaviotas (Saville, 1957). En el espacio teórico empleado en este estudio, *Sterna caspia* presenta valores de alargamiento y carga alar elevados, similares a los de las aves del morfotipo planeador largo, mientras que *Chlidonias niger* y *Anous minutus* tienen un alargamiento moderado-alto, como las aves con morfotipo de alta velocidad (Fig. 1B). El representante de la familia Alcidae, *Uria lomvia*, es una especie exclusivamente oceánica, cuya morfología alar puntúa positivamente en el *RW I*, pero tiene un valor de alargamiento bajo (Figs. 1B, C), lo que resulta coherente con su comportamiento, pues no es una especie planeadora sino que se desplaza muy cerca de la superficie marina mediante un vuelo batido rápido y, además, tiene buena capacidad de maniobra. En menor medida, también puntúan positivo en el *RW I* *Limosa lapponica* y *Numenius phaeopus*, de la familia Scolopacidae, y el género *Pluvialis* de Charadriidae. Las alas de estos individuos corresponden a un morfotipo de alta velocidad, cuyo alargamiento moderado-alto posibilita conservar energía para vuelos prolongados y su corta cuerda reduce el rozamiento (Saville, 1957), lo que les permite realizar migraciones de larga distancia. Por último, las aves que puntúan en la región neutra del *RW I* se desenvuelven fundamentalmente en ambientes costeros y lacustres, mostrando una morfología intermedia entre un ala elíptica y una de alta velocidad.

El *RW II* (28,5% de la varianza) mantiene una correlación considerable con el tamaño del centroide ($R = 0,48$), con la carga alar ($R = 0,57$) y, ya en menor medida, con el alargamiento ($R = 0,35$). Ordena la muestra en función del tamaño (Fig. 1C), pues se observa que las especies que puntúan en el semieje positivo son mayores que las que lo hacen en el negativo. Sin embargo, también se aprecia una variación morfológica que afecta a la longitud de la serie primaria respecto a la secundaria. Los individuos situados en el extremo del semieje positivo, como *U. lomvia* y *Vanellus vanellus*, tienen mayor longitud de la serie secundaria (determinada por la longitud del húmero y el radio-ulna) y menor de la serie primaria que las especies del extremo del semieje negativo, como *C. niger* y *Charadrius hiaticula*. La región proximal del ala (plumas secundarias) es la encargada de la sustentación, mientras que la distal (plumas primarias) lo es de la tracción (Meseguer *et al.*, 2004). Esto implica que la morfología alar depende en gran medida del tamaño del ave, ya que los individuos de peso elevado requieren mayor superficie de sustentación (región proximal). Para solventar este problema, las aves de tamaño considerable han seguido dos estrategias: alargar la serie secundaria sin aumentar su cuerda (morfotipo planeador largo), lo que les permite aprovechar las corrientes superficiales marinas, o aumentar la superficie proximal aumentando la cuerda (morfotipo de planeador corto), lo que les permite planear sobre tierra firme aprovechando las corrientes térmicas ascendentes. Sin embargo, las aves pequeñas tienen menor carga alar y un vuelo propulsado más eficiente (Saville, 1957). Por ello, suelen presentar el morfotipo elíptico, el de alta velocidad o uno intermedio entre ambos. En el morfoespacio empírico resultante del análisis (Fig. 1C) las especies de pequeño tamaño (Scolopacidae y Charadriidae), situadas en la región neutra (*RW I*) y neutra-negativa (*RW II*), presentan un morfotipo alar de alta velocidad o intermedio con el elíptico. Aunque algunas de las especies englobadas en este grupo, como *Arenaria melanocephala*, *Calidris ptilocnemis* o *C. hiaticula*, están muy ligadas también a las costas y al medio marino, no son aves pelágicas y su tipo de vuelo es batido, al contrario de lo que ocurre en los planeadores de mayor tamaño. Las demás especies del grupo habitan por lo general en humedales y ambientes lacustres, donde el régimen de vientos es mucho más suave que en la superficie del mar. Todas estas especies son migrantes y algunas incluso recorren distancias muy largas.

Los resultados obtenidos, aunque preliminares, muestran que la morfometría geométrica es una buena herramienta para analizar la forma del ala aviana, la cual tiene gran relevancia en estudios evolutivos, ecológicos y aerodinámicos. No obstante, su aplicación en el campo de la Biología Evolutiva y la Paleontología es más problemática. La posibilidad de encontrar un espécimen extinto con su ala fosilizada en posición tal que se pueda incluirse en el análisis (esto es, con el borde de ataque recto y perpendicular al eje longitudinal del cuerpo) es muy reducida. La solución pasaría por establecer una correlación entre la forma del ala y una serie de variables métricas convencionales tomadas en el esqueleto apendicular. Esto permitiría efectuar inferencias paleoecológicas sobre especies extintas, tomando como base la morfología alar que correspondería teóricamente a sus medidas osteológicas. Un buen ejemplo sería profundizar en la correlación entre el *RW II* y la longitud húmero-radio-ulna, observada en este estudio.

Aunque el método empleado suministre resultados preliminares adecuados, en futuros trabajos habrá que optimizar una serie de aspectos, como: 1) obtener el peso, la envergadura y la superficie alar de cada espécimen, para poder relacionarlos entre sí; 2) obtener medidas esqueléticas que permitan estimar la forma del ala en las aves fósiles; 3) incluir en el análisis más grupos de aves; y 4) realizar un contraste filogenético para cuantificar los efectos que tiene el legado histórico sobre la forma del ala. Actualmente se acepta que el morfotipo primitivo de las aves es el elíptico, presente en *Archaeopteryx* y ornithorhacos primitivos, y que el resto son morfotipos más derivados que aparecen ya en Neornithes; sin embargo el registro fósil conocido es escaso como para proponer una historia detallada de la evolución de la morfología alar (Sanz, 2002). Este tipo de estudios se pretende que ayude a desvelar la historia evolutiva de las alas, del vuelo y de las aves.

Agradecimientos

Gracias al Dr. Borja Figueirido por revisar la parte teórica de la metodología de *Procrustes* y *thin plate spline*. Este estudio se ha realizado en el marco del proyecto CGL2008-04896, financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación.

Referencias

- Del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. (Eds.) 1996. Handbook of the Birds of the World. Vol. 3: Hoatzin to Auks. Lynx Editions. 821 pp.
- Meseguer, J., Álvarez, J.C. & Pérez A. 2004. Formas de retrasar la entrada en pérdida en las alas de las aves. IDR-Universidad Politécnica de Madrid.
- Meseguer, J. & Sanz, A. 2007. Aerodinámica del vuelo: aves y aeronaves. *Cuadernos Aena* **9**, 183 pp.
- Norberg, U.M. 1990. Vertebrate Flight. Springer-Verlag, Berlin.
- Rohlf, F.J. 2007. tpsRelw, ver. 1.45. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook [computer program and documentation].
- Rohlf, F.J. 2008. tpsDig, ver. 2.11. Digitize landmarks and outlines. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook [computer program and documentation].
- Sanz, J.L. 2002. Historia temprana del vuelo de las aves. In: La base de la Biología (ed. M. Soler). Proyecto Sur de Ediciones, SL, 509-525.
- Saville, D.B.O. 1957. Adaptive evolution in the avian wing. *Evolution* **11**, 212-224.
- Tennekes, H. 1997. The Simple Science of Flight. From Insects to Jumbo Jets. The MIT Press, Gardiner (Maine).

Análisis ecomorfológico de la familia Hyaenidae: inferencias paleoautoecológicas en *Pachycrocuta brevirostris* y *Pliocrocuta perrieri*

Torregrosa, V.^{1,2} y Palmqvist, P.²

1: Fundación Geociencias. Avda. Sor Teresa Prat, 15. 29003-Málaga. España. ciencia@fundaciongeociencias.org

2: Universidad de Málaga, Facultad de Ciencias, Dpto. Ecología y Geología. Campus de Teatinos, sn. 29071-Málaga. España. ppb@uma.es

Existen diversos métodos que permiten inferir aspectos relativos al género de vida de las especies del pasado, lo que se conoce como caracterización paleoautoecológica (Odum, 1972; Colinvaux, 1986), dentro del marco más general de la paleoecología. Entre tales métodos, los más usados son los propios de la morfología funcional y, más concretamente, aquellos que se basan en la comparación con especies actuales. Éstos se apoyan en la relación existente entre la forma del esqueleto y las funciones que desempeña, así como en las adaptaciones ecológicas que ello presupone. Así, las especies extintas se comparan con las actuales, usadas como análogo moderno para establecer la relación funcional entre anatomía y ecología, con la asunción de que si las formas pretéritas compartían adaptaciones ecológicas con las modernas, ello se reflejará en determinados aspectos morfológicos, también comunes.

Los hiénidos constituyen un grupo en cierto modo olvidado por los paleontólogos, de modo que vienen a protagonizar, casi exclusivamente, trabajos de índole taxonómica y/o tafonómica; en cambio, se ha publicado comparativamente muy poco sobre sus aspectos paleoecológicos (Turner & Antón, 1996; Palmqvist & Arribas, 2001; Palmqvist *et al.*, 2003).

Aunque, en general, las tres especies de hienas actuales se encuentran capacitadas para fracturar huesos, la hiena manchada africana, *Crocuta crocuta*, actúa frecuentemente como un depredador activo (Kruuk, 1972; Gasaway *et al.*, 1991; Di Silvestre *et al.*, 2000), mientras que la hiena rayada, *Hyaena hyaena*, y la hiena parda, *Parahyaena brunnea*, son principalmente de hábitos carroñeros (Kruuk, 1976; Rieger, 1981; Mills, 1982). Estas diferencias permiten distinguir, por tanto, dos categorías tróficas dentro de las hienas. El objetivo del presente estudio consiste en caracterizar ambos grupos, es decir, encontrar qué aspectos de su anatomía craneodental los definen desde el punto de vista trófico. Ello permitirá realizar inferencias sobre el comportamiento trófico de dos especies extintas de hiénidos que han desempeñado un papel clave como agentes modificadores y transmisores al registro fósil de la información paleobiológica relativa a las biocenosis de grandes mamíferos del Plio-Pleistoceno de Eurasia, *Pachycrocuta brevirostris* y *Pliocrocuta perrieri*.

La caracterización trófica de las hienas se llevó a cabo mediante distintas aproximaciones metodológicas. Por un lado, y dentro de lo que se ha llamado morfometría clásica, se realizaron una serie de análisis de componentes principales a partir de las variables métricas y se definieron una serie de índices que permitieron estudiar las diferencias en la anatomía craneodental de las dos categorías tróficas definidas. Por otro, siguiendo un enfoque biomecánico, se modelaron las mandíbulas de las hienas aplicando la teoría de vigas (Biknevicius & Ruff, 1992), de manera que se analizó la fuerza de flexión que es capaz de soportar cada especie en distintos puntos de la misma.

Por último se realizaron estimaciones sobre la masa corporal de *P. brevirostris* y *P. perrieri*. En el caso de las hienas, dado que tan solo existen en la actualidad tres especies

(dejando de lado la forma insectívora *Proteles cristatus*), no es factible ajustar ecuaciones basadas únicamente en dichos taxa. Es por esto que, para estimar la masa corporal de las formas extintas, se utilizaron ecuaciones obtenidas a partir de una amplia muestra de carnívoros terrestres, ajustadas por distintos autores (Legendre & Roth, 1988; Van Valkenburgh, 1990; Anyonge, 1993; Christiansen, 1999a, 1999b; Egi, 2001; Andersson, 2004). Previamente se contrastó el poder retrodictivo de estas ecuaciones sobre las especies extintas, evaluando las estimaciones de masa obtenidas usando los distintos ajustes con las hienas modernas.

Respecto a los resultados obtenidos, cabe destacar que los análisis de componentes principales realizados sobre la anatomía craneodental de las hienas permiten caracterizar las dos categorías tróficas establecidas, de forma tal que se puede definir la morfología típica de una forma carroñera frente a las características propias de una hiena cazadora.

Así, *P. brunnea* y *H. hyaena* se caracterizan por presentar un mayor desarrollo de las piezas fracturadoras, especialmente los premolares superiores (P^2 y P^3) y el talónido de la carnífera inferior (M_1). Por el contrario, *C. crocuta* muestra una clara reducción del M^1 y un mayor desarrollo de las carniceras (tanto del M_1 , y más concretamente de sus cúspides cortantes, como del P^4). Las hienas manchadas presentan en su dentición, pues, las características típicas de un hipercarnívoro, siempre teniendo en cuenta que se trata de una hiena y que, como tal, presenta las restricciones filogenéticas de diseño esperables frente a otros depredadores encuadrados en familias diferentes, además del hecho de que, por supuesto, estas hienas retienen la capacidad de fracturar los huesos, pese a sus hábitos cazadores.

El análisis comparativo de las regiones cortante y fracturadora de la dentición inferior de las distintas especies muestra también diferencias relacionadas con el grado de especialización trófica. Así, la especie más cazadora, *C. crocuta*, muestra un mayor desarrollo relativo de aquellas regiones de la dentición destinadas a cortar la carne, mientras que las especies carroñeras se caracterizan por presentar unos premolares más robustos, especialmente el P_4 , y por destinar una mayor superficie relativa de su dentición yugal a la función de fracturar los huesos.

El análisis biomecánico de las mandíbulas también revela una serie de diferencias significativas entre las hienas actuales. Concretamente, *C. crocuta* presenta una mandíbula mejor capacitada para soportar a nivel de los caninos los esfuerzos de torsión que se generan durante el forcejeo con una presa en movimiento. En esta especie la mandíbula también se refuerza en sentido dorsoventral a nivel de la muela carnífera, que es donde se desarrolla como función principal el cortar la piel y la carne de las presas. Las especies carroñeras, especialmente en el caso de *P. brunnea*, se caracterizan por el engrosamiento de la mandíbula en sentido dorsoventral a nivel de los premolares, lo que les permite ejercer gran fuerza con los mismos y también disipar los esfuerzos sagitales generados durante la fracturación de los huesos.

En cuanto a las dos especies extintas estudiadas, tanto *P. brevirostris* como *P. perrieri* ocupan claramente la región del morfoespacio empírico en la que se encuentran las formas carroñeras, lo que resulta especialmente evidente atendiendo a la morfología de su dentición. De hecho, ambas presentan ciertos caracteres que, aunque indicativos de una dieta carroñera, parecen estar aún más acentuados que en las formas actuales. Así, por ejemplo, sus mandíbulas están diseñadas para soportar una gran fuerza a nivel de los caninos, gracias al

extraordinario desarrollo de su sínfisis mandibular, región donde se disipa el enorme estrés generado durante la fracturación. Parece ser que estas hienas serían similares en cuanto a sus hábitos alimenticios a la hiena rayada y, sobre todo, a la hiena parda actual, pero muy posiblemente poniendo mucho más énfasis en el aprovechamiento de la carroña, particularmente los cadáveres de ungulados de porte mediano a grande, incluyendo un elevado porcentaje de huesos en su dieta.

En el caso concreto de *P. brevirostris*, nos encontramos con una hiena extremadamente grande, con una masa corporal estimada en más de 100 kg. La configuración anatómica del cráneo y, en general, del aparato masticador de esta hiena no dejan dudas sobre su adaptación para triturar huesos, así como su menor capacidad para cortar la piel y procesar la carne de las presas que en *C. crocuta*. Otra clara evidencia del comportamiento exclusivamente carroñero de *P. brevirostris* proviene del estudio tafonómico de Venta Micena. Diversos estudios realizados en esta localidad del Pleistoceno inferior han puesto de manifiesto que la inmensa mayoría de los restos esqueléticos conservados en la tafocenosis fueron acumulados por *P. brevirostris* tras carroñear las presas capturadas por otros hipercarnívoros, como los dientes de sable o los licaones (Palmqvist *et al.*, 1996). No obstante, podría argumentarse que el comportamiento de este animal como un carroñero estricto, puesto de manifiesto en el caso de Venta Micena, obedeciera a un caso particular, como ocurre con *C. crocuta* en el Parque Nacional Kruger (Sudáfrica), donde las hienas manchadas cazan tan sólo el 17% de lo que consumen (Henschel & Skinner, 1990). Sin embargo, éste no parece el caso de *P. brevirostris*, ya que existen otros yacimientos del Pleistoceno (vg., Dmanisi, Untermassfeld y Choukoutien) que han sido interpretados como cubiles de *Pachycrocuta* y que parecen confirmar las inferencias realizadas en Venta Micena. Además, el análisis ecomorfológico y biomecánico realizado en el presente estudio incluye a ejemplares de esta especie procedentes de una gran variedad de yacimientos de Europa y Asia, que en todos los casos han mostrado características que evidencian la misma especialización trófica a nivel de su esqueleto craneodental.

Respecto a *P. perrieri*, como ya se ha comentado, también aparece en la región del morfoespacio ocupada por las hienas carroñeras actuales. Sin embargo, se aprecian ciertas diferencias entre su anatomía craneodental y la de *P. brunnea*, especie de la que en muchos aspectos resulta indistinguible. Tales diferencias se encuentran a nivel de la dentición inferior y la mandíbula. Así, *P. perrieri* presenta un mayor desarrollo del talónido del M₁, junto a unos caninos inferiores más robustos. Por su parte, los premolares encargados de fracturar los huesos (P₃ y P₄) muestran una superficie mayor en relación a la ocupada por la región cortante de la dentición y son piezas, en general, más redondeadas y robustas. El área fracturadora en relación al tamaño de la mandíbula se encuentra igualmente más desarrollada que en *P. brunnea*. La mandíbula de *P. perrieri* se caracteriza también por su mayor robustez en sentido dorsoventral, especialmente a nivel de los caninos y los premolares, por lo que estaría mejor adaptada para soportar los esfuerzos sagitales generados durante la fracturación de los huesos. También existe una diferencia de tamaño apreciable entre las dos especies, ya que la masa corporal estimada para *P. perrieri* en función de las dimensiones de su húmero estaría en torno a los 80 kg, mientras que el límite superior del rango de tamaños de *P. brunnea* se sitúa en 47 kg según la bibliografía, por lo que la forma extinta superaría en torno a un 40% el tamaño de la hiena actual.

No está del todo claro el papel que pudo desempeñar *P. brevirostris* en relación a la extinción de *P. perrieri* en el Pleistoceno inferior europeo. No existen evidencias de que ambas especies convivieran, pero su enorme capacidad para fracturar los huesos y aprovechar al máximo los restos esqueléticos de los ungulados les llevó, posiblemente, a competir de manera intensa por los recursos disponibles. En esta lucha por la supervivencia, la especie de mayor tamaño y robustez salió victoriosa.

Referencias

- Andersson, K. 2004. Predicting carnivoran body mass from a weight-bearing joint. *Journal of Zoology (London)* **262**, 161–172.
- Anyonge, W. 1993. Body mass in large extant and extinct carnivores. *Journal of Zoology (London)* **231**, 339–350.
- Christiansen, P. 1999a. What size were *Arctodus simus* and *Ursus spelaeus* (Carnivora: Ursidae)? *Annalis Zoologici Fennici* **36**, 93–102.
- Christiansen, P. 1999b. Scaling of the Limb Long Bones to Body Mass in Terrestrial Mammals. *Journal of morphology* **239**, 167–190.
- Colinvaux, P. 1986. Introducción a la Ecología. Editorial Limusa, México. 679 pp.
- Di Silvestre, I., Novelli, O. & Bogliani, G. 2000. Feeding habits of the spotted hyaena in the Niokolo Koba National Park, Senegal. *African Journal of Ecology* **38**, 102–107.
- Egi, N. 2001. Body mass estimates in extinct mammals from limb bone dimensions: the case of North American Hyaenodontids. *Palaeontology* **44**, 497–528.
- Gasaway, W.C., Mossestad, K.T. & Stander, P.E. 1991. Food acquisition by spotted hyaenas in Etosha National Park Namibia—predation vs scavenging. *African Journal of Ecology* **29**, 64–75.
- Henschel, J. R. & Skinner, J. D. 1990. The diet of spotted hyaenas *Crocuta crocuta* in Kruger National Park. *African Journal of Ecology* **28**, 69–82.
- Kruuk, H. 1972. The Spotted Hyaena: a Study of Predation and Social Behavior. University of Chicago Press, Chicago. 335 pp.
- Kruuk, H. 1976. Feeding and social behavior of the striped hyena (*Hyaena vulgaris* Desmarest). *East African Wildlife Journal* **14**, 91–111.
- Legendre, S. & Roth, C. 1988. Correlation of carnassial tooth size and body weight in recent carnivores (Mammalia). *Historical Biology* **1**, 85–98.
- Mills, M.G.L. 1982. *Hyaena brunnea*. *Mammalian Species* **194**, 1–5.
- Odum, E.P. 1972. Ecología, 3ª ed. Nueva Editorial Interamericana, México. 639 pp.
- Palmqvist, P., Martínez-Navarro, B. & Arribas, A. 1996. Prey selection by terrestrial carnivores in a lower Pleistocene paleocommunity. *Paleobiology* **22**, 514–534.
- Palmqvist, P. & Arribas, A. 2001. Taphonomic decoding of the paleobiological information locked in a lower Pleistocene assemblage of large mammals. *Paleobiology* **27**, 512–530.
- Palmqvist, P., Gröcke, D.R., Arribas, A. & Fariña, R.A. 2003. Paleoecological reconstruction of a Lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{18}\text{O}$, Sr:Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology* **29**, 205–229.
- Rieger, I. 1981. *Hyaena hyaena*. *Mammalian species* **150**, 1–5.
- Turner, A. & Antón, M. 1996. The giant hyaena *Pachycrocuta brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). *Geobios* **29**, 455–468.
- Van Valkenburgh, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. In: *Body size in Mammalian Paleobiology*. (Damuth, J. & McFadden, B. J., eds). Cambridge University Press, Cambridge.

Comunicaciones del Tema Libre

Acmé-estratigrafía con foraminíferos planctónicos del Paleoceno en Caravaca (Murcia) y Zumaia (Guipúzcoa)

Arenillas, I.¹ y Arz, J.A.¹

1: Departamento de Ciencias de la Tierra (Paleontología) e IUCA, Universidad de Zaragoza, Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza.

Los cortes de Caravaca (Murcia) y Zumaia (Guipúzcoa) presentan un registro del Paleoceno marino muy expandido y continuo, con una gran abundancia de foraminíferos planctónicos y de otros grupos micropaleontológicos. Son localidades muy bien conocidas entre los especialistas del límite Cretácico/Paleógeno (K/Pg) y del límite Paleoceno/Eoceno (P/E) a nivel mundial (ver Molina *et al.*, 1999, 2006). Además, Zumaia ha sido recientemente elegida como estratotipo de los límites Daniense/Selandiense (D/S) y Selandiense/Thanetiense (S/T) en la Reunión Internacional del Grupo de Trabajo del Paleoceno (Schmitz *et al.*, 2007). El objetivo de este trabajo es analizar la distribución cuantitativa de los géneros de foraminíferos planctónicos del Paleoceno en ambos cortes, con la finalidad de proponer de una forma preliminar una zonación alternativa basada en biozonas de apogeo, es decir, una acmé-zonación (Fig. 1). El Paleoceno de los cortes de Caravaca y Zumaia se muestreó en intervalos métricos, aunque los tránsitos K-Pg, D-S y P-E se muestrearon con una mayor resolución. Las muestras se trataron mediante la técnica clásica del levigado con H₂O₂. Para el estudio de las asociaciones de foraminíferos planctónicos, se analizó la fracción superior a 100 micras (excepto en los primeros metros de ambos cortes, que se analizó la fracción superior a 63 micras) y se separaron alrededor de 300 ejemplares por muestra, utilizando un microcuarteador tipo Otto. El corte de Caravaca pertenece al Tetis (latitudes subtropicales), por lo que la abundancia de taxones tropicales-subtropicales (*Praemurica*, *Acarinina*, *Morozovella*, *Igorina*) es mayor que en el corte de Zumaia, que pertenece al Atlántico Norte (latitudes subtropicales-templadas) y dominan taxones cosmopolitas (*Eoglobigerina*, *Parasubbotina*, *Subbotina*, *Globanomalina-Luterbacheria*, *Muricoglobigerina*, *Chiloguembelina*). No obstante, en Zumaia se observa con claridad una ciclicidad que denota la entrada alternante de aguas superficiales cálidas y de otras más frías siguiendo ciclos de tipo-Milankovitch en varias escalas (de acuerdo a la escala de muestreo, los ciclos identificados en la Fig. 1 parecen ser los de excentricidad de 100 y 400 mil años).

Las escalas bioestratigráficas con foraminíferos planctónicos del Paleoceno se han basado tradicionalmente en datos de primer registro (DPR) y de último registro (DUR) de taxones guía. Las escalas más generalizadas para este intervalo son la de Toumarkine y Luterbacher (1985) y la de Berggren y Pearson (2005). Los primeros dividieron el Paleoceno en ocho biozonas: Zonas de *Parvularugoglobigerina eugubina*, *Parasubbotina pseudobulloides*, *Acarinina trinidadensis*, *Acarinina uncinata*, *Morozovella angulata*, *Igorina pusilla*, *Luterbacheria pseudomenardii* y *Morozovella velascoensis* (géneros renombrados), a los que habría que añadir la Zona de *Guembelitra cretacea* o P0 de Smit (1982) entre el límite K/Pg y la base de la Zona de *Pv. eugubina*. Excepto la Zona de *L. pseudomenardii*, que es una biozona de extensión de taxón, todas las biozonas son de intervalo y sus bases se corresponden con los DPRs de las especies homónimas. El límite P/E se situó en la parte

media de la Zona de *M. velascoensis*, así que sólo la parte inferior de esta biozona corresponde al Paleoceno. Berggren y Pearson (2005) dividieron el Paleoceno en siete biozonas: P0, P α , P1, P2, P3, P4 y P5, que corresponden aproximadamente a las anteriores con cuatro diferencias: la Biozona P α es una biozona de extensión del taxón *Pv. eugubina*, la Biozona P1 agrupa las Zonas de *P. pseudobulloides* y *A. trinidadensis*, la Biozona P3 agrupa las Zonas de *M. angulata* e *I. pusilla*, y la Biozona P5 corresponde a la parte inferior de la Zona de *M. velascoensis*, entre el DUR de *L. pseudomenardii* y el límite P/E. Además, los autores dividieron algunas de estas biozonas en varias subzonas (ver Fig. 1).

Además de éstas, otros autores han propuesto biozonaciones alternativas para el Paleoceno, como la de Arenillas y Molina (1997), que estaba basada en la de Toumarkine y Luterbacher (1985) y que ha sido modificada en el presente trabajo (Fig. 1). En la Reunión Internacional del Grupo de Trabajo del Paleoceno celebrado en Junio del 2007 en Zumaia, se puso de manifiesto las diferencias taxonómicas existentes entre los especialistas en foraminíferos planctónicos del Paleoceno, lo que provocó que cada especialista situara las biozonas en una posición estratigráfica diferente en el corte de Zumaia. Por esta razón, algunos autores han sugerido que el estudio de la distribución estratigráfica cuantitativa de los taxones (acmé-estratigrafía) podría aportar datos bioestratigráficos (biohorizontes cuantitativos, correspondientes a cambios en la abundancia o frecuencia de los taxones) más "fiables" que los tradicionales basados en DPRs o DURs, ya que se minimiza la subjetividad y la confusión presente en la determinación taxonómica de una especie individual. Así, por ejemplo, Arenillas *et al.* (1998) propusieron tres estadios cuantitativos (intervalos de apogeo reconocibles en el registro bioestratigráfico) con foraminíferos planctónicos para la parte inferior del Paleoceno: apogeo de *Guembelitra* (acmé-estadio 1), apogeo de *Parvularugoglobigerina-Palaeoglobigerina* (acmé-estadio 2) y apogeo de *Woodringina-Chiloguembelina* (acmé-estadio 3). Estos estadios cuantitativos o acmé-estadios se han podido identificar en una gran cantidad de cortes a nivel mundial (Arz *et al.*, 2000; Alegret *et al.*, 2002), por lo que es posible formalizar tres biozonas de apogeo que se han denominado AZP-1, 2 y 3 (AZP = Acmé-Zona-Paleoceno). Justo por encima del límite P/E, también se ha reconocido un importante acmé de *Acarinina* a nivel mundial (vg., Arenillas y Molina, 1997, 2000), que es utilizado como marcador del límite con foraminíferos planctónicos. Éste es el primer acmé-estadio del Eoceno dentro de la bioestratigrafía cuantitativa de foraminíferos planctónicos, por lo que se ha denominado como Biozona de Apogeo AZE-1 (AZE = Acmé-Zona-Eoceno).

El estudio cuantitativo de las asociaciones de foraminíferos planctónicos en Caravaca y Zumaia ha permitido la definición de nuevas biozonas de apogeo para todo el Paleoceno. El resultado final ha sido la definición de ocho biozonas de apogeo para el Paleoceno: AZP-1 (apogeo de *Guembelitra*), AZP-2 (apogeo de *Parvularugoglobigerina-Palaeoglobigerina*), AZP-3 (apogeo de *Woodringina-Chiloguembelina*), AZP-4 (apogeo de *Praemurica-Globanomalina*), AZP-5 (apogeo de *Eoglobigerina-Parasubbotina*), AZP-6 (apogeo de *Acarinina-Praemurica*), AZP-7 (apogeo de *Morozovella*) y AZP-8 (apogeo de *Igorina-Muricoglobigerina*), y dos biozonas de apogeo para la parte basal del Eoceno: AZE-1 (apogeo de *Acarinina*) y AZE-2 (apogeo de *Morozovella*). El género que caracteriza la AZP-8 difiere en ambos cortes, ya que mientras en Caravaca es *Igorina* el género más común, en Zumaia es *Muricoglobigerina* el que caracteriza la biozona de apogeo.

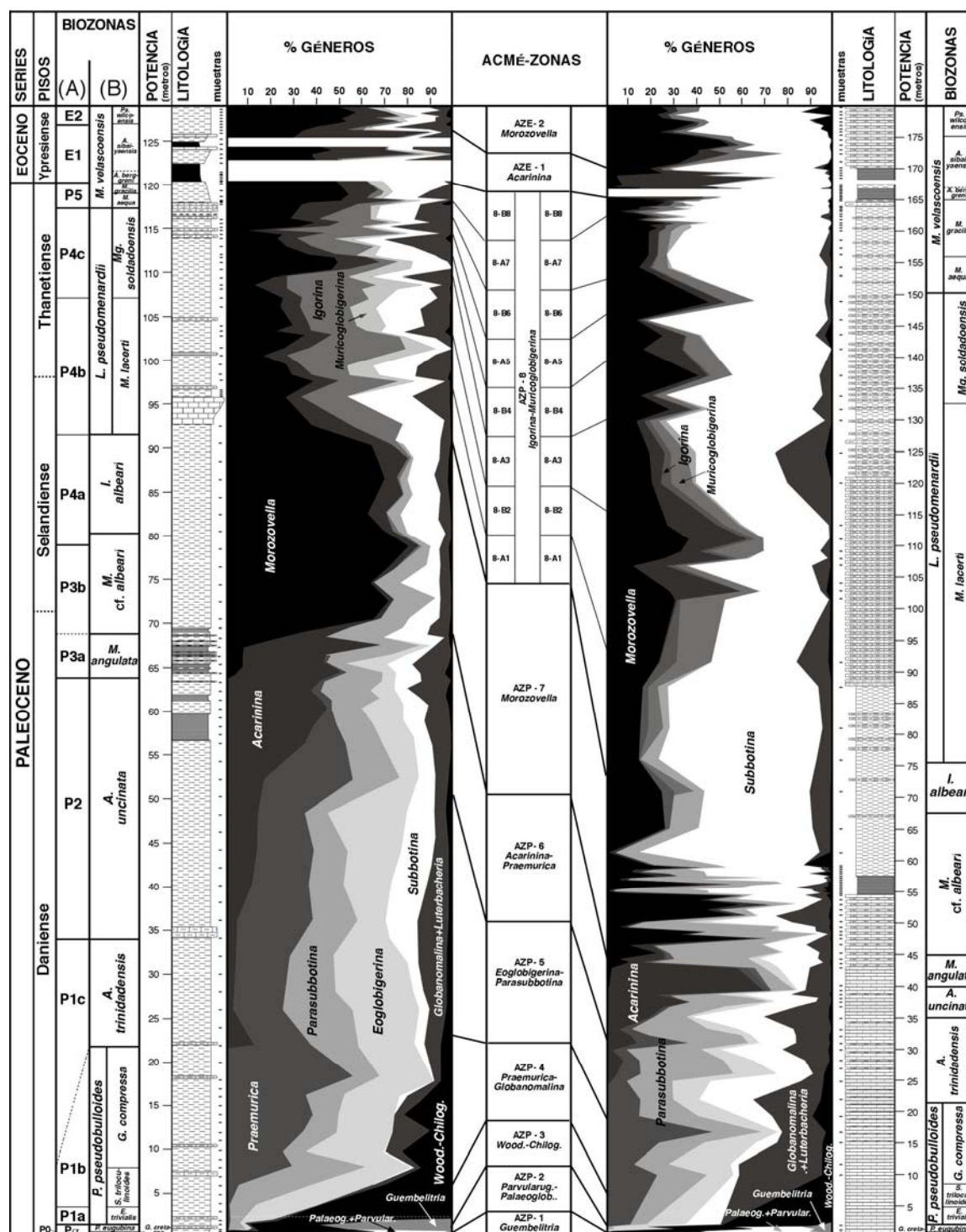


Figura 1. Acme-estratigrafía con foraminíferos planctónicos del Paleoceno de Caravaca y Zumaia. **A:** biozonación de Berggren y Pearson (2005). **B:** biozonación utilizada en este trabajo, que es una modificación de las de Toumarkine y Luterbacher (1985) y Arenillas y Molina (1997).

Las biozonas de apogeo son difíciles de correlacionar por naturaleza, ya que en la mayoría de las ocasiones los estadios cuantitativos tienen un origen paleoambiental. Por esta razón, muchas de las biozonas de apogeo definidas en Paleontología son consideradas locales o

regionales. Así, por ejemplo, en la Biozona AZP-8 (que corresponde aproximadamente a la Biozona de *L. pseudomenardii* y a la parte inferior de la Biozona de *M. velascoensis*) se han podido reconocer hasta ocho intervalos en los que se alterna el apogeo de *Subbotina* (tipo A) y de *Morozovella-Acarinina* (tipo B). Estos intervalos parecen responder a factores paleoambientales y, en general, a cambios cíclicos tipo-Milankovitch, por lo que parecen corresponder a ecozonas y no a acmé-zonas, y tal vez tengan solamente una validez regional.

Sin embargo, como cualquier biozonación, una acmé-zonación debería estar basada en cambios evolutivos (como proceso progresivo e irreversible) y no en cambios paleoambientales (los cuales pueden ser repetitivos, cíclicos y generalmente locales). La acmé-zonación del Paleoceno propuesta en el presente trabajo ha tratado de basarse básicamente en cambios evolutivos. Por el contrario, las acmé-zonas propuestas para el Eoceno basal (como el AZE-1 o acmé de *Acarinina*) parecen estar influenciadas por los cambios paleoambientales acontecidos tras el evento de calentamiento climático del límite P/E. No obstante, al estar relacionadas con eventos y episodios de carácter global y, en general, con la aparición de nuevas especies (vg., *Acarinina sibaiaensis* y *Pseudohastigerina wilcoxensis*), se han considerado válidas para la acmé-zonación propuesta. Para comprobar la validez de esta zonación será necesario realizar correlaciones y comparaciones con un mayor número de secciones procedentes de otras regiones y latitudes. Este estudio permitirá proponer una subzonación de mayor resolución y concretar las especies (y no sólo los géneros) implicados en los cambios cuantitativos.

Agradecimientos

Este trabajo está subvencionado por el Ministerio de Educación y Ciencia, proyecto CGL2007-63724/BTE, y por el Departamento de Educación y Ciencia del Gobierno de Aragón (DGA grupo E05).

Referencias

- Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J.A. & Molina, E. 2002. Eventoestratigrafía del límite Cretácico/Terciario en Aïn Settara (Tunisia): disminución de la productividad y oxigenación oceánicas. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **19**(2), 121-136.
- Arenillas, I. & Molina, E. 1995. Análisis cuantitativo de los foraminíferos planctónicos de Paleoceno en Zumaya: implicaciones paleoambientales y eventos paleoceanográficos. *Geogaceta*, **17**, 23-26.
- Arenillas, I. & Molina, E. 1997. Análisis cuantitativo de los foraminíferos planctónicos del Paleoceno de Caravaca (Cordilleras Béticas): Cronoestratigrafía, bioestratigrafía y evolución de las asociaciones. *Revista Española de Paleontología* **12**(2), 207-232.
- Arenillas, I. & Molina, E. 2000. Reconstrucción paleoambiental con foraminíferos planctónicos y Cronoestratigrafía del tránsito Paleoceno-Eoceno de Zumaya (Guipúzcoa). *Revista Española de Micropaleontología*, **32**(3), 283-300.
- Arenillas, I., Arz, J.A. & Molina, E. 1998. El límite Cretácico/Terciario de Zumaya, Osinaga y Múquiz (Pirineos): control bioestratigráfico y cuantitativo de hiatos con foraminíferos planctónicos. *Revista de la Sociedad Geológica de España* **11**(1-2), 127-138.
- Arz, J.A., Arenillas, I., Molina, E. & Sepúlveda, R. 2000. La estabilidad faunística de foraminíferos planctónicos en el Maastrichtense superior y su extinción en masa catastrófica en el límite K/T de Caravaca, España. *Revista Geológica de Chile* **27**, 27-47.
- Berggren, W.A. & Pearson, P.N. 2005. A revised tropical to subtropical Paleogene planktonic foraminiferal zonation. *Journal of Foraminiferal Research* **35**, 279-298.
- Molina, E., Arenillas, I. & Pardo, A. 1999. High resolution planktic foraminiferal biostratigraphy and correlation across the Paleocene/Eocene boundary in the Tethys. *Bulletin de la Société géologique de France* **170**(4), 521-531.

- Molina, E., Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J.A., Gallala, N., Grajales-Nishimura, M., Murillo-Muñetón, G. & Zaghib-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*, **31**(2), en prensa.
- Schmitz, B. y 25 miembros del Paleocene Working Group, 2007. Proposed Global Stratotype Sections and Points for the bases of the Selandian and Thanetian Stages (Paleocene Series). Report.
- Toumarkine, M. & Luterbacher, H.P. 1985. Paleocene and Eocene planktic foraminifera. In: Bolli, H.M., Saunders, J.B., Perch-Nielsen, K. (Eds.), *Plankton Stratigraphy*. Cambridge University Press, 88-153.

Datación y correlación de los niveles con “Zeilléridos multicostulados” (Brachiopoda, Zeillerioidea) del Jurásico Inferior en el Subbético Oriental

Baeza-Carratalá, J.F.¹ y García-Joral, F.²

1: Departamento de Ciencias de la Tierra y del Medio Ambiente, Universidad de Alicante, Campus San Vicente del Raspeig s/n, 03690, Alicante; jf.baeza@ua.es.

2: Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas. Universidad Complutense, C/ José Antonio Novais, 2; 28040, Madrid. España; fgjoral@geo.ucm.es

Los zeilléridos anteromarginalmente costulados son un grupo de braquiópodos escasos en el Jurásico Inferior y con una distribución bastante limitada dentro del área mediterránea del Tethys Occidental. Estas limitaciones espaciales y temporales, unidas a la facilidad para distinguirlos de los demás braquiópodos contemporáneos, hacen de ellos un grupo muy útil en estudios de paleobiogeografía y en correlaciones bioestratigráficas.

En el Jurásico Inferior de la cuenca subbética oriental (provincias de Alicante y Murcia), los zeilléridos costulados están representados por la aparición de *Tauromenia polymorpha* y *T. aff. brevicostata*, asociados al *acme* de *Calcirhynchia plicatissima*, *Gibbirhynchia curviceps* y *Prionorhynchia regia*, además de al bioevento de máxima diversidad y abundancia del género *Securina* (*S. partschi*, *S. securiformis* y *S. plicata*). Otras especies acompañantes representativas de esta asociación son *Lobothyris andleri*, *L. basilica* y *Zeilleria darwini*, así como algunos nuevos taxones endémicos pertenecientes a los géneros *Cincta*, *Lychnothyris* y otros (cf. Baeza-Carratalá, 2008).

Los materiales en los que se registran estas asociaciones están contenidos principalmente en la parte terminal del miembro de calizas masivas blancas de la Formación Gavilán (Van Veen, 1969), que muestra en los afloramientos estudiados un tránsito de facies lateral y hacia techo a calizas oolíticas y oncolíticas, también masivas y blanquecinas. Sobre ellas se sitúa una discontinuidad que presumiblemente marca los primeros estadios de una compartimentación incipiente de la plataforma liásica. Sobre esta discontinuidad se superponen, según el sector estudiado, bien unas calizas oscuras con sílex de escasa potencia o bien la parte basal de unas calizas rojas crinoidíticas ampliamente referidas en el Subbético por diversos autores.

Las referencias de ammonites en estos materiales en la Cordillera Bética son ciertamente escasas y aisladas, por lo que el hallazgo de Zeilléridos costulados contribuye a su correlación. Este grupo de Terebratélidos ha sido anteriormente registrado en Marruecos (Dubar, 1942), Argelia (Elmi *et al.*, 2003; Alméras *et al.*, 2007), Sicilia oriental y Calabria (Di

Stefano, 1887; Taddei-Ruggiero & Vörös, 1987), Apeninos de Cingoli (Pozza, 1989), Gibraltar (Owen & Rose, 1997) y Cephalonia en Grecia (Manceñido, 1993).

La asociación referida se puede equiparar con la “Fauna 2” descrita por Elmi *et al.* (2003) y Alméras *et al.* (2007) en el oeste de Argelia. Estos autores determinan una edad Sinemuriense Superior (Zona *Raricostatum*)-Base del Carixiense (parte inferior de la Zona Jamesoni=Zona Aenigmaticum del Dominio Mediterráneo) para dicha asociación. Su “Fauna 2” contiene taxones significativos como *Tauromenia polymorpha* y *T. brevicostata*, y como fauna acompañante, *Zeilleria darwini*, *Z. mutabilis*, *Gibbirhynchia curviceps*, *Cisnerospira angulata*, etc., todas ellas presentes en nuestra zona de estudio.

Benhamou *et al.* (2000) también en el oeste de Argelia, datan los niveles de “Zeilléridos *multiplegados*” en el Sinemuriense Superior-Carixiense Inferior (Zona Oxynotum- Zona *Raricostatum*/Jamesoni). Estos autores consideran que la datación y correlación de las plataformas liásicas es complicada debido a que, a menudo, los únicos marcadores son los braquiópodos en las monótonas series de calizas masivas y es aquí donde entran en juego los Zeilléridos multicostulados como importantes marcadores para comparar, en su caso, el Alto y el Medio Atlas entre sí y éstos con los Apeninos y Sicilia, a lo que hay que añadir ahora también el Subbético.

Análogamente a nuestra situación, Benhamou *et al.* (*op. cit.*) hallan, en la parte baja de unas calizas oolíticas bioclásticas (miembro C.3), varios niveles de zeilléridos multicostulados como *Tauromenia itoensis*, *T. polymorpha*, *T. brevicostata*, acompañados de *Gibbirhynchia curviceps*, *Prionorhynchia regia*, *Zeilleria darwini*, etc. También advierten que los zeilléridos multicostulados son especialmente significativos en los primeros estadios de profundización de la plataforma durante la transgresión inicial del Tethys en el Jurásico Inferior, situación apuntada también en la cuenca subbética.

En dominios paleogeográficos próximos, el registro de este grupo de zeilléridos se da también en el mismo intervalo de tiempo. Así, Di Stefano (1887) sitúa *Zeilleria polymorpha* en la transición del Lías Inferior al Medio en Taormina. Dubar (1942) en Marruecos la sitúa dentro del Sinemuriense Superior, con especial abundancia en la parte media. Taddei-Ruggiero & Vörös (1987) en el Sinemuriense de Calabria. Pozza (1989) la cita en Apeninos en el Sinemuriense Superior (entre Zona *Semicostatum* y Zona *Oxynotum*).y Owen & Rose (1997) registran *Calpella aretusa* en el Lotharigiense de Gibraltar.

A partir de estos datos, podemos asignar a las asociaciones de braquiópodos que contienen zeilléridos multicostulados de la cuenca subbética oriental una edad Sinemuriense Superior (Zona *Raricostatum*)-Carixiense basal (Zona Aenigmaticum).

En cuanto a su radiación y distribución, Ager & Walley (1977) utilizaron la distribución de este grupo de braquiópodos para postular una ruta de migración Este-Oeste en el Tethys Occidental, con mecanismos de control paleoclimático en la dispersión de dichas faunas. En este patrón de radiación encajan los nuevos registros del Subbético, que enlazan los sectores más orientales con los sudoccidentales de dicha ruta de migración.

Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado bajo el marco de los proyectos CGL2006-08848, CGL2008-01273/BTE y CGL2008-03112/BTE, del Ministerio de Ciencia y Tecnología.

Referencias

- Ager, D. V. y Walley, C. D. 1977. Mesozoic Brachiopod migrations and the opening of the North Atlantic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **21**, 85-99.
- Alm  ras, Y., Elmi, S. & Faur  , P. 2007. Les Brachiopodes Liasiques d'Algerie Occidentale. *Doc. Lyon* **163**: 242 pp.
- Baeza Carratal  , J. F. (2008). Patrimonio paleontol  gico en la colecci  n Jim  nez de Cisneros y su aplicaci  n al estudio de los braqui  podos del Jur  sico Inferior en la Cordillera B  tica Oriental (provincias Alicante y Norte de Murcia). *Tes. Doc. Univ. Alicante*. (in  d.), 906 pp.
- Benhamou, M., Elmi, S. y Alm  ras, Y. 2000.   ge et contexte dynamique des calcaires    brachiopodes t  thysiens (Zeilleri  d  s multipliss  s) du Grand pic de l'Ouarsenis (Tell alg  rien). *C.R. Acad. Sci. Paris, Scien. de la Terre et del plan  tes/Earth and Planetary Sci.* **331**, 717-723.
- Di Stefano, G. 1886-1887. Sul Lias inferiore di Taormina e de'suoi dintorni. *Giorn. Sci. Nat. Econ. Palermo* **18**, 1-135.
- Dubar, G. 1942.   tudes pal  ontologiques sur le Lias du Maroc. Brachiopodes. T  r  bratules et Zeill  ries multipliss  es. *Protectorat de l'  tat Fran  ais au Maroc. Dir. G  n. Travaux Publics. Div. des Mines et de la G  ologie. Service G  ologique. Notes et M  moires* **57**, 25-53, 10 pl.
- Elmi, S., Alm  ras, Y., Benhamou, M., Mekahli, L. y Marok, A. 2003. Biostratigraphie des brachiopods et   ge Carixien (Pliensbachien inf  rieur) des calcaires    grands bivalves en Alg  rie occidentale. *Geobios* **36**, 695-706.
- Mance  ido, M. O. 1993. Early Jurassic Brachiopods from Greece: a review. in P  lffy, J., V  r  s, A. (eds.): *Mesozoic Brachiopods of Alpine Europe*. *Hung. Geol. Soc., Budapest*, 79-100.
- Owen, E.F. y Rose, E.P.F. 1997. Early Jurassic Brachiopods from Gibraltar, and their Tethyan affinities. *Palaeontology* **40** (2), 497-513, 1 pl.
- Pozza, G. C. 1989. *Spiriferina* del Lias inferiore di Cingoli (Marche, Italia). *Boll. Soc. Paelont. Ital.* **28**(1), 49-62.
- Taddei Ruggiero, E. & V  r  s, A. 1987. Paleobiogeographical evaluation of Calabrian Liassic Brachiopods. *Rend. Soc. Geol. Ita.* **9**, 235-242, 4 ff., 1 tab.
- Van Veen, G. W. 1969. Geological investigations in the region West of Caravaca. *Thesis Univ. Amsterdam*, 143 pp.

Nuevos datos sobre los micromam  feros (Insect  voros, Quir  pteros y Roedores) del Pleistoceno Superior final-Holoceno de la Cova Colomera (Sant Esteve de la Sarga, Lleida)

Ba  nuls, S.¹ & L  pez-Garc  a, J.M.¹

Institut de Paleoeecologia Humana i Evoluci   Social, Universitat Rovira i Virgili. Pla  a Imperial Tarraco, 1. E-43005. Tarragona. sanbac82@hotmail.com, jlopez@prehistoria.urv.cat

La Cova Colomera se localiza en el l  mite occidental de Catalu  a, en la Serra del Montsec (Prepirineo de Lleida), concretamente en un espacio natural protegido perteneciente a la Fundaci   Territori i Paisatge de Caixa de Catalunya, a caballo entre las comarcas del Pallars Juss   y la Noguera en Catalu  a, y la Ribagorza en Arag  n. Se halla a 670 m.s.n.m. y sus coordenadas UTM son: 30 83 39 / 46 61 275 (Oms et al., 2008). El Montsec es un macizo calc  reo con formaciones del Campaniense y Maastrichtiense (Rosell & Llompart, 1988), orientado en direcci  n este-oeste y recortado perpendicularmente por tres r  os: Noguera Ribagorzana, Noguera Pallaresa y Boix, que forman los desfiladeros de Montrebei, Terradets y Pas Nou, respectivamente. El yacimiento se sit  a en el desfiladero de Montrebei (Pallars

Jussà, Lleida), a 160 m por encima del margen izquierdo del río Noguera Ribagorçana (Oms *et al.*, 2008). La Cova Colomera es conocida desde el siglo XIX por la intervención del geólogo Luí M. Vidal. Los primeros datos sobre las intervenciones arqueológicas en dicha cavidad provienen de una publicación de 1981, procedentes de una intervención anónima llevada a cabo en 1972. Posteriormente, en 1983 se efectuó una intervención de urgencia dirigida por el Dr. Josep Padró (UB) y Josep de la Vega (Oms *et al.*, 2008). La excavación actual se reemprendió en el año 2005, dirigida por F. Xavier Oms (UB) en colaboración con miembros del Institut de Paleocologia Humana i Evolució Social (IPHES-URV). De dichas intervenciones se identificaron varios momentos culturales en el sector este (CE) de dicha cavidad: 1) en primer lugar, una estructura cilíndrica de la Edad del Bronce (EE1), datada mediante ^{14}C en 3659 ± 30 BP (Oms *et al.*, 2009); 2) en segundo lugar, se identificaron varios niveles neolíticos (CE12, CE13 y CE14), que corresponden a la utilización de la cavidad como redil (*fumier*); 3) en tercer lugar, se identificó un nivel perteneciente al Pleistoceno Superior (CE15), con abundante presencia de microfauna y restos de macrofauna con posible intervención antrópica (López-García, 2008).

En esta comunicación se presentan los datos referentes al estudio de los micromamíferos de la estructura EE1 y los niveles CE12, CE13, CE14 y CE15 de la Cova Colomera. Se han identificado un total de 13 taxones de micromamíferos: un insectívoro (*Crocidura russula*), cinco quirópteros (*Rhinolophus ferrumequinum*, *R. gr. euryale-mehelyi*, *Myotis gr. myotis-oxignathus*, *Barbastella barbastellus* y *Miniopterus schreibersii*) y siete roedores (*Chionomys nivalis*, *Microtus arvalis*, *Microtus agrestis*, *Iberomys cabreræ*, *Terricola duodecimcostatus*, *Apodemus sylvaticus* y *Eliomys quercinus*).

Son destacables las diferencias entre la asociación de micromamíferos del nivel Pleistoceno superior (CE15) y los niveles Holocenos (EE1, CE12, CE13 y CE14) de la Cova Colomera. La abundancia de los taxones *Chionomys nivalis* (topillo nival), *Microtus arvalis* (topillo campesino) y *Microtus agrestis* (topillo agreste) en el nivel CE15 muestra un paisaje abierto en comparación a los niveles superiores (Holocenos), en los que la disminución en la representación de *C. nivalis*, *M. arvalis* y *M. agrestis*, junto a la abundancia de *Apodemus sylvaticus* (ratón de bosque) y *Eliomys quercinus* (lirón careto), muestra un aumento de la cobertura vegetal con el paso del Pleistoceno superior al Holoceno en las inmediaciones de la cavidad.

Estas diferencias se observan también desde un punto de vista climático, ya que mientras que en el nivel CE15 no se encuentran presentes taxones termófilo-mediterráneos, en los niveles Holocenos aparecen representados *Iberomys cabreræ* (topillo común), *Crocidura russula* (musaraña común), *Miniopterus schreibersii* (murciélago de cueva) y *Rhinolophus gr. euryale-mehelyi* (murciélago de herradura mediterráneo), que indicarían unos ambientes más benignos en el Holoceno que en el Pleistoceno superior. De este modo, parece ser que las condiciones climáticas durante finales del Pleistoceno superior de la Cova Colomera eran más rigurosas que a inicios del Holoceno.

Agradecimientos

Agradecemos a los miembros del equipo de excavación de la Cova Colomera su esfuerzo en la obtención y recuperación de los restos de micromamíferos y otros pequeños vertebrados. Y a la Fundació Territori i Paisatge de Caixa de Catalunya su colaboración en el yacimiento. Además, este trabajo se enmarca dentro de los proyectos ministeriales CGL2006-04548/BTE, PO BOS 2003-8938 y DGI CGL 2006-13532-C03-01-02

Referencias

- López-García, J.M. 2008. *Evolución de la diversidad taxonómica de los micromamíferos en la Península Ibérica y cambios paleoambientales durante el Pleistoceno*. Tesis Doctoral. Universitat Rovira i Virgili. Tarragona.
- Oms, F. X., Bargalló, A., Chaler, M., Fontanals, M., García, M.S., López-García, J.M., Morales, J.I., Nievas, T., Rodríguez, A., Serra, J., Solé, A. & Vergès, J.M. 2008. La Cova Colomera (Sant Esteve de la Sarga, Lleida), Una Cueva-Redil en el Prepirineo de Lérida. Primeros resultados y perspectivas de futuro. *Actas del IV Congreso de Neolítico en la Península Ibérica*. Alicante
- Oms, F.X., Petit, M.A., Allué, E., Bargalló, A., Blain, H.-A., López-García, J.M., Martín, P., Morales, J.I., Pedro, M., Rodríguez, A. & Solé, A. 2009. Estudio transdisciplinar de la Fosa EE1 de la Cova Colomera (Prepirineo de Lleida): implicaciones domésticas y paleoambientales en el Bronce Antiguo del noreste de la Península Ibérica. *Trabajos de Prehistoria* **66**, 121-142.
- Rosell, J. & Llompart, C. 1988. *Guia geològica del Montsec i la Vall d'Ager*. Lleida, Institut d'Estudis Ilerdencs.

Estudio de las asociaciones de foraminíferos bentónicos de Holoceno medio en el complejo barrera-lagoon de la Ramallosa (Ría de Vigo)

Barragán, T.¹, Francés, G.¹ y Pérez-Arlucea, M.¹

1: Departamento de Geociencias Marinas y Ordenación del Territorio, Universidad de Vigo, Facultad de Ciencias del Mar, Vigo 36310. t.barragan@uvigo.es; gfrancés@uvigo.es; marlucea@uvigo.es

Introducción

El complejo barrera-lagoon de la Ramallosa es un sector restringido de la Bahía de Baiona (Ría de Vigo) delimitado por dos promontorios, Monte Lourido al norte y Monte Real al sur (Fig. 1A). Sobre la barrera se instala la playa de Ladeira, en cuyo extremo septentrional (42,118601°N; 8,822247°W) se ha obtenido un sondeo de rotación de 26 m de longitud denominado LN que penetra hasta el zócalo (Fig. 1B). La cobertera sedimentaria atravesada está constituida por 6 unidades litológicas (Fig. 2A) depositadas desde la última glaciación hasta nuestros días (Clemente *et al.*, 2004). De muro a techo estas unidades presentan las siguientes características:

Unidad A: conglomerado polimíctico con cantos de cuarzo, granito y esquistos en los que se intercalan niveles arenosos de tamaño de grano grueso. Esta unidad es azoica, depositada en un medio fluvial y no se ha podido datar, si bien su génesis más probable está relacionada con el último descenso eustático.

Unidad B: Arenas siliciclásticas con abundantes restos vegetales y fragmentos de conchas, sedimentada entre 8177 y 7876 años. Se interpreta como facies de desembocadura fluvial con influencia marina.

Unidad C: Fangos de color negro intercalados con niveles de turba y niveles más arenosos ricos en calcirruditas. Su edad está comprendida entre 7876 y 7587 años y se depositó bajo condiciones sub-intermareales.

Unidad D: Fangos micáceos de color negro intercalados con niveles arenosos de espesor variable; contiene fauna marina como gasterópodos, bivalvos y foraminíferos bentónicos. Su

depósito tuvo lugar en un ambiente de laguna costera durante el intervalo de tiempo comprendido entre 7.587 a 4.809 años.

Unidad E: Arenas gruesas y grava siliciclásticas con abundantes restos vegetales y fragmentos de conchas de bivalvos. Refleja facies de llanura mareal y su edad de sedimentación está comprendida entre 4809 y 484 años.

Unidad F: Arenas de tamaño grueso con señales de bioturbación por raíces hacia techo, con abundantes fragmentos de conchas y trozos de madera flotados con edad comprendida entre 484 años y la actualidad. Constituye las facies de playa actual.

Puesto que la única unidad en la que se han hallado foraminíferos bentónicos es la unidad D, el presente trabajo se ha encaminado al análisis de las asociaciones de estos microorganismos con el fin de ofrecer una interpretación más precisa de las condiciones reinantes en la laguna costera en la que se depositó dicha unidad (Fig. 2B).

Material y técnicas

Se han seleccionado 22 muestras de forma no equidistante de base a techo de la unidad D que posteriormente han sido tratadas en el laboratorio: se han lavado utilizando tamices de un tamaño de malla de 200 μm , 125 μm y 63 μm . Los levigados se han introducido en un horno a 60° C y se han pesado en una balanza de precisión. El estudio de las asociaciones de foraminíferos bentónicos se ha llevado a cabo analizando exclusivamente la fracción de 125 μm a través de un microscopio binocular.

En todas las muestras se ha procurado basar los recuentos de foraminíferos en un número mínimo de 100 ejemplares con el fin de que los taxones con una abundancia superior al 5% tengan una representación estadística significativa (Fatela y Taborda, 2002). En algunas muestras, a pesar de analizar la totalidad del sedimento, no se pudo llegar a este número mínimo por la escasez de foraminíferos. La identificación de las especies se ha llevado a cabo utilizando una amplia bibliografía y siguiendo la clasificación genérica de Loeblich y Tappan (1988).

Resultados

En el conjunto de las muestras estudiadas en la unidad D se han encontrado un total de nueve especies, todas ellas de pared calcáreo-perforada. Entre las formas más abundantes se encuentran *Ammonia beccarii* (Linné, 1758), *Haynesina germanica* (Ehrenberg, 1840) *Cribrononion gerthi* (Van Voorthuysen, 1957) y diversas especies de *Elphidium*, como *E. aculeatum* (Silvestri, 1901), *E. complanatum* (d'Orbigny, 1839) y *E. crispum* (Linné, 1758). El resto de especies son: *Nonion fabum* (Fichtel & Moll, 1798), *Cibicidoides ungerianus* (d'Orbigny, 1846) y *Bulimina gibba* (Fornasini, 1902).

Las fluctuaciones en la abundancia relativa de las especies citadas anteriormente permiten establecer tres asociaciones (Fig. 2C-H). La asociación I se encuentra en el tramo basal de la unidad D y está constituida principalmente por *Ammonia beccarii*, (Fig. 2C), especie que alcanza sus máximos porcentajes en este tramo, y por *Haynesina germanica*, (Fig. 2D), especie que sólo aparece en esta asociación.

La Asociación II está dominada por diferentes especies de *Elphidium*, (Fig. 2E-G), siendo las especies de otros géneros irrelevantes. La asociación más moderna (III) se caracteriza por la presencia de *Cibicidoides ungerianus*, (Fig. 2H), junto con ejemplares de *Elphidium* spp. y *A. beccarii*, menos abundantes que en los tramos anteriores (Fig. 2B).

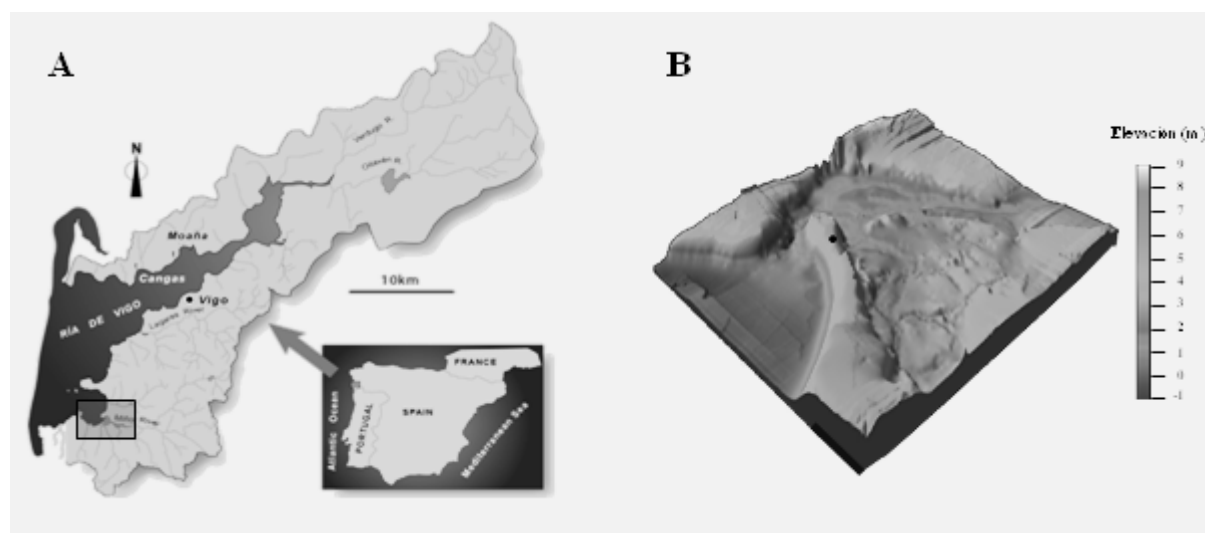


Figura 1. Situación geográfica. **A:** Localización de la Bahía de Baiona en la Ría de VIGO (NW de la península Ibérica). **B:** Posición del sondeo LN en el Complejo de la Ramallosa.

Discusión y conclusiones

El contexto sedimentario del conjunto de unidades registradas en el sondeo indican la sucesión de ambientes en la zona estudiada como consecuencia de la transgresión Flandriense, iniciada después del último máximo glacial. Precisamente, fue durante el depósito de la Unidad D cuando el nivel del mar alcanzó sus cotas más elevadas, como indica el hecho de que es la única unidad que registra foraminíferos bentónicos. Su presencia relativamente constante a lo largo de toda la unidad, excepto en determinados niveles, sugiere que la laguna mantuvo una comunicación permanente con mar abierto durante ese tiempo.

En una primera fase, dicha comunicación estuvo más restringida, la laguna experimentó cambios intensos de salinidad y niveles de oxigenación relativamente bajos, como ponen de manifiesto las abundancias de *A. beccarii* y *H. germanica* (Moodle y Hess, 1992); (Alve y Murray, 1999). Ambas especies son las que caracterizan las asociaciones, tanto vivas como subactuales en las zonas más internas y marginales de la Ría de Vigo (Diz y Francés, 2007 y 2009), caracterizadas por su escasa batimetría, condiciones de salinidad cambiante y abundante materia orgánica.

La Asociación II, caracterizada por el dominio de *C. gerthi* y *E. aculeatum*, a los que acompaña con menores porcentajes *E. complanatum* se registra en un tramo del sondeo dominado por fangos ricos en materia orgánica, con delgadas intercalaciones arenosas. La ecología de estas especies (Murray, 2006) y su distribución en otras zonas de la Ría de Vigo (Diz y Francés, 2008) sugiere que han sido transportadas desde zonas litorales al interior de la laguna en momentos en los que se intensificó la comunicación de esta con el mar abierto, posiblemente como consecuencia del efecto de tormentas.

La mayor influencia marina es puesta de manifiesto por la Asociación III, ya que además de *Elphidium* spp. aparece *C. ungerianus*, una especie que suele ser abundante en ambientes de alta energía relativa (Murray, 2006; Diz *et al.*, 2004). Cabe destacar que es precisamente en este tramo cuando aparecen de forma esporádica ejemplares de foraminíferos planctónicos que sin duda indican un aporte más efectivo de formas de mar abierto al interior de la laguna.

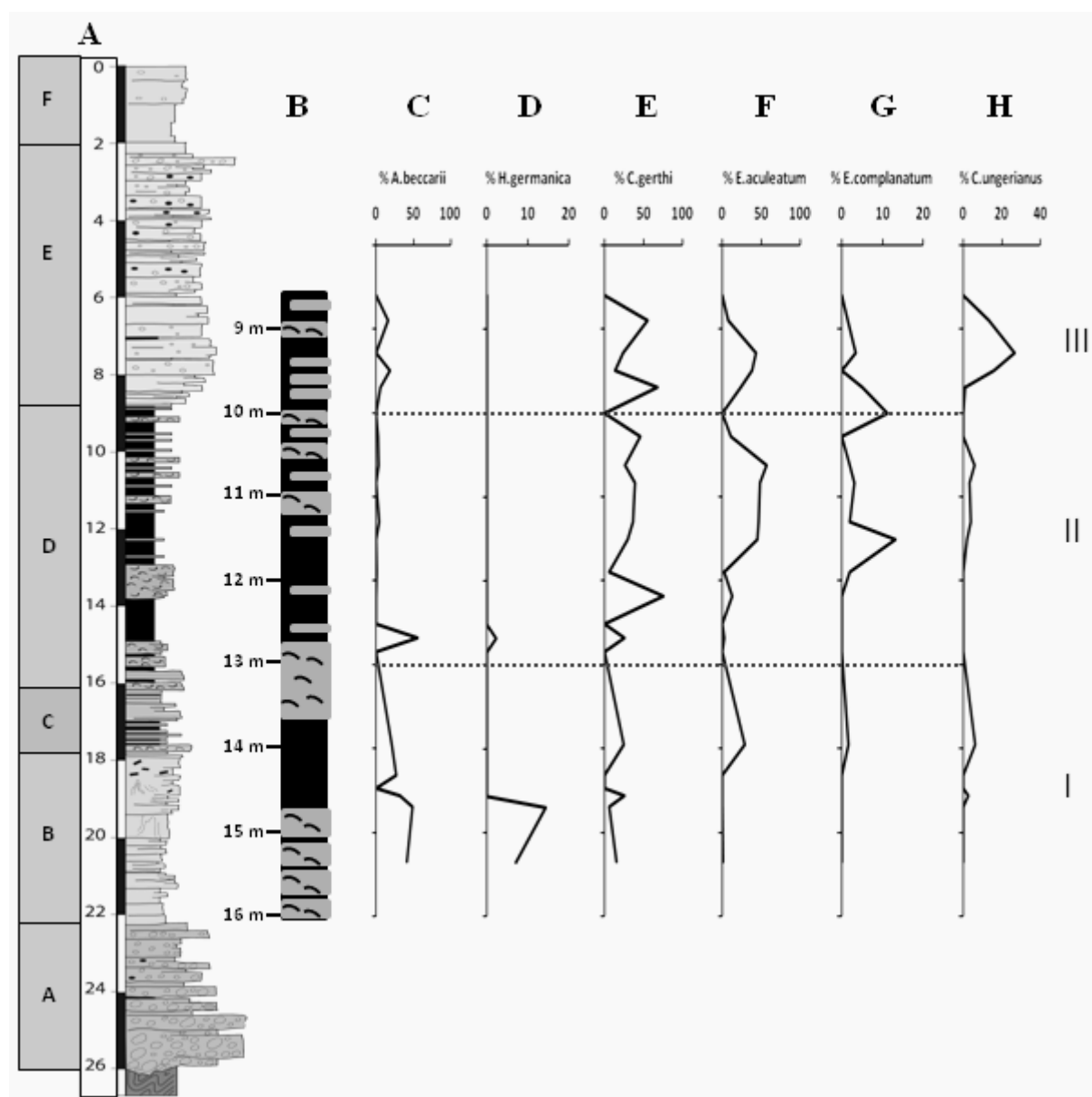


Figura 2. Columna estratigráfica del sondeo LN. **A:** Unidades litológicas en las que se divide la columna LN. **B:** Unidad D sedimentada en la laguna costera. **C:** Abundancia relativa de *Ammonia beccarii*. **D:** Abundancia relativa de *Haynesina germanica*. **E:** Abundancia relativa de *Cribronion gerthi*. **F:** Abundancia relativa de *Elphidium aculeatum*. **G:** Abundancia relativa de *Elphidium complanatum*. **H:** Abundancia relativa de *Cibicidoides ungerianus*.

En su conjunto, las tres asociaciones descritas marcan una tendencia transgresiva clara, hecho que está en consonancia con las edades obtenidas con radiocarbono en esta unidad (7.587-4.809 años), que se depositó durante el Óptimo Holoceno. Pasado este episodio cálido, los aportes de sedimentos fueron colmatando progresivamente la laguna y, aunque esta no ha perdido hasta nuestros días su conexión con el mar abierto debido a que en ella desembocan algunos pequeños ríos, el ambiente que en ella se establece es restringido, de baja energía y sometido a condiciones subaéreas periódicamente. La etapa final marca la programación de la barrera hacia su posición actual, donde en el punto de muestreo existe una playa.

Agradecimientos

Proyectos 08MDS036000PR (Xunta de Galicia) y 046/2007 (MMA).

Referencias

- Alve, E. & Murray, J.W. 1999. Marginal marine environments of the Skagerrak and Kattegat: a baseline study of living (stained) benthic foraminiferal ecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **146**, 171-193.
- Clemente, F., Pérez-Arlucea, M., Alejo, I., Francés, G., González, D., Nombela, M.A. y Méndez, G. 2004. La transgresión holocena en la Ría de Vigo (Rías Baixas, Galicia): registro sedimentario en la zona costera. *Geo-Temas* **6**, 207-210.
- Diz, P., Francés, G., Costas, S., Souto, C. & Alejo, I. 2004. Distribution of benthic foraminifera in coarse sediments, Ría de Vigo, NW Iberian margin. *Journal of Foraminiferal Research* **34**, 258-275.
- Diz, P. & Francés, G. 2008. Distribution of live benthic foraminifera in the Ría de Vigo (NW Spain). *Marine Micropaleontology* **66**, 165-191.
- Diz, P. & Francés, G. 2009. Post-mortem processes affecting benthic foraminiferal assemblages in the Ría de Vigo, SPAIN: Implications for paleoenvironmental studies. *Journal of Foraminiferal Research* **39** (en prensa).
- Fatela, F & Taborda, R. 2002. Confidence limits of species proportions in microfossil assemblages, *Marine Micropaleontology*, **45**, 169-174.
- Moodley, L., Hess, C., 1992. Tolerance of infaunal benthic foraminiferal for low and high oxygen concentrations. *Biological Bulletin* **183**, 94-98.
- Loeblich Jr., A.R., & Tappan, H. 1988. *Foraminiferal Genera and their Classification*. Van Nostrand Reinhold Company. v. 1, 970 p., v.2, 847 pl.
- Murray, J.W. 2006. *Ecology and Applications of Benthic Foraminifera*. Cambridge University Press, Cambridge, 438 pp.

Contexto paleoambiental de los restos de un cetáceo del Mioceno de Tarragona

Belaústegui, Z.¹, Gibert, J.M. de¹, Domènech, R.¹, Muñiz, F.² y Martinell, J.¹

1: Departament d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Universitat de Barcelona, Martí i Franquès s/n, 08028 Barcelona, España. zbelaustegui@ub.edu, jmdegibert@ub.edu, rosa.domenech@ub.edu, jmartinell@ub.edu

2: Ayuntamiento de Lepe, Área de Educación y Cultura, Plaza de España s/n, 21440 Huelva, España. fmuniz@ayto-lepe.es

Los materiales marinos del Mioceno medio que constituyen el relleno de la Cuenca de El Camp, afloran dentro del municipio de Tarragona a lo largo de la línea de costa, con una orientación aproximada SW-NE. Dentro del Espacio de Interés Natural de la Punta de La Móra se ha hallado un conjunto de restos óseos pertenecientes a cetáceos. Éstos aparecen en la base de un nivel de calcisiltitas glauconíticas que señalan el comienzo de una secuencia somerizante, y que se encuentran inmediatamente por encima de un nivel biocalcarenítico de grano fino cuyo techo se corresponde con una superficie de transgresión. Ésta presenta un aspecto irregular con surcos erosivos, donde se reconocen estructuras de bioturbación exhumadas, así como estructuras de bioerosión. Estas características evidencian la compleja historia de esta superficie que, tras sufrir exposición subaérea y erosión, habría sido de nuevo sumergida, permitiendo el desarrollo de perforaciones de tipo *Gastrochaenolites*, así como otras más pequeñas, probablemente producidas por gusanos.

Se han cartografiado más de 50 restos distribuidos en un área de aproximadamente 80 m². La mayor parte de los restos son esquiras de mayor o menor tamaño. Prácticamente no existen fragmentos de huesos largos, por lo que no se ha podido observar ninguna orientación preferencial que indicara algún tipo de transporte *post-mortem*. Se han diferenciado varios cuerpos vertebrales, un fragmento de hemimandíbula, parte de una escápula y un grupo de huesos craneales. Entre estos últimos se puede reconocer una bulla timpánica, un fragmento de nasal y parte de un hueso periótico. No se han identificado más de dos huesos pares, lo que lleva a concluir que todos pudieran pertenecer a un mismo individuo.

Los huesos se han atribuido a cetáceos por sus dimensiones y morfología. Los cuerpos vertebrales alcanzan más de 10 cm de longitud, por lo que no parece probable que correspondan a otro tipo de mamíferos marinos (pinnípedos o sirénidos). Además, la bulla timpánica identificada presenta un tamaño y una forma muy similares a las de los cetáceos. El registro de cetáceos en el Neógeno catalán no es nuevo (Pilleri, 1990). Así, en las localidades miocenas de Vila-seca y El Catllar (Cuenca de El Camp) se conocen restos de cetáceos misticetos del género *Cetotherium*. La ausencia de piezas dentales pertenecientes a mamíferos en la zona de estudio apunta a que los huesos podrían ser también de misticetos, pero hasta el momento su estado de conservación impide asegurarlo.

El estado de conservación de los huesos hace pensar que el cadáver tuvo que residir un tiempo importante en el fondo antes de ser enterrado. Sólo los huesos del cráneo presentan una cierta articulación. De esta manera, la fase bioestratigráfica fue lo suficientemente duradera como para permitir la degradación y la desarticulación del cuerpo, tanto por la acción de microorganismos como por la actividad de carroñeros. Estos últimos podrían estar representados por los dientes de seláceos (*Isurus*, *Carcharodon* y *Carcharias*) encontrados junto a los restos. Además, cabe señalar que a la escápula le falta un fragmento. La morfología y el borde anguloso de la zona fragmentada parecen difíciles de explicar por un proceso mecánico, presentando, en cambio, similitudes con lo que podría ser la traza producida por un cangrejo osteófago.

Los datos sedimentológicos y paleontológicos de la unidad de calcisiltitas nos permiten interpretar las condiciones en que fue enterrado el esqueleto. Éstas son coherentes con un periodo de exposición largo, como sugiere el análisis bioestratigráfico de los propios restos. La granulometría fina indica un depósito en condiciones de baja energía, por debajo del nivel del oleaje, lo que se confirma por la buena conservación de las valvas de pectínidos encontradas, que aparecen mayormente (>60%) en posición cóncava, muy completas y dispersas en el sedimento. Estos pectínidos corresponden fundamentalmente (>75%) a la especie *Amusium cristatum*, típica de ambientes de *offshore* (Aguirre *et al.*, 1996).

Por otro lado, las calcisiltitas se encuentran intensamente bioturbadas (índice de icnofábrica 4), con una icnofábrica dominada por el icnogénero *Cylindrichnus*, que normalmente se encuentra en zonas de plataforma media-externa (Belaústegui & Gibert, 2009). La intensa bioturbación puede ser indicativa de tasas de sedimentación bajas, hecho confirmado por la abundante presencia de glauconita (Chafetz & Reid, 2000).

Así pues, la acumulación y el enterramiento de los restos de cetáceo de La Mòra tuvo lugar en un medio tranquilo de plataforma externa, lejos de la influencia de las tormentas y con una tasa de sedimentación baja.

Agradecimientos

Los autores agradecen la colaboración de Jordi Vilà e Isabel González en la cartografía de los restos óseos. Este trabajo forma parte del Proyecto de Investigación CGL2007-60507/BTE del Ministerio de Ciencia e Innovación.

Referencias

- Aguirre, J., Braga, J.C., Jiménez, A.P. & Rivas, P. 1996. Substrate-related changes in pectinid fossil assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **126**, 291-308.
- Belaústegui, Z. & Gibert, J.M. 2009. Icnofábrica de *Cylindrichnus* en el Mioceno de la costa de Tarragona (Cataluña, España). *Paleolusitana* **1**, 97-104.
- Chafetz, H.S. & Reid, A. 2000. Syndepositional shallow-water precipitation of glauconitic minerals. *Sedimentary Geology* **136**, 29-42.
- Pilleri, G. 1990. Miocene cetacean remains from mediterranean Spain. *Treb. Mus. Geol. Barcelona* **1**, 43-76.

Distribución de conodontos en el intervalo del límite Bashkiriense/Moscoviense (Pensilvaniense, Carbonífero) en la sección de San Antolín-La Huelga (Zona Cantábrica)

Blanco-Ferrera, S.¹, Sanz-López, J.², Villa, E.¹ y Bahamonde, J.¹

1: Departamento de Geología, Universidad de Oviedo, Arias de Velasco s/n, 33005 Oviedo, España. silvia.blanco@geol.uniovi.es, evilla@geol.uniovi.es, jrbaham@geol.uniovi.es

2: Facultade de Ciencias da Educación, Universidade da Coruña, Campus de Elviña s/n, 15071 A Coruña, España. jasan@udc.es

Introducción

La ubicación del estratotipo y la sección para la base del Piso Moscoviense (Pensilvaniense, Carbonífero Superior) está todavía por decidir, si bien el *SCCS Task Group to establish the Bashkirian/Moscovian boundary*, del que forman parte los autores de este trabajo, se está ocupando actualmente de evaluar los mejores indicadores bioestratigráficos para el establecimiento de una correlación global de dicho límite. Hasta el momento, se ha señalado el gran potencial de cuatro acontecimientos paleontológicos (Groves & Task Group, 2007, 2008): 1) primera aparición de *Declinognathodus donetzianus* Nemyrovskaya, 1990, en la línea evolutiva desde *Declinognathodus marginodosus* (Grayson, 1984); 2) primera aparición de *Diplognathodus ellesmerensis* Bender, 1980, desde *Diplognathodus coloradensis* (Murray & Chronic, 1965); 3) primera aparición de *Idiognathoides postsulcatus* Nemyrovskaya, 1999, desde su ancestro presumible *Idiognathoides sulcatus* Higgins & Bouckaert, 1968; 4) primera aparición del morfotipo avanzado de *Neognathodus nataliae* Alekseev & Gerelzezeg, 2001, desde el morfotipo temprano. Sin embargo, la mayor parte de los acontecimientos propuestos involucran especies de conodontos con una distribución estratigráfica y geográfica restringida, y de las que se desconocen aún sus relaciones filogenéticas precisas y su paleoecología. Por ello, la posible aplicación de tales eventos a la correlación a larga distancia requiere profundizar antes en el conocimiento de todos estos aspectos.

En el noroeste de España, la transición Bashkiriense/Moscoviense se registra en una sucesión carbonatada que aflora ampliamente en la parte oriental de la Zona Cantábrica. Dicha sucesión forma parte de un sistema dominado por bioconstrucciones microbiales que

generaron una geometría de techo plano y márgenes elevados sobre el fondo marino (plataforma carbonatada), desarrollado en el sector distal y poco subsidente de la cuenca varisca de antepaís (Bahamonde *et al.*, 2007). Los afloramientos de esta plataforma forman parte de las Unidades de los Picos de Europa y del Cuera, donde un sistema de cabalgamientos imbricados ha cortado y rotado la sucesión (localmente hasta la vertical) en numerosas ocasiones. En algunas de las secciones de esta plataforma es posible reconocer una transición continua de asociaciones de facies desde la cuenca/base de talud hasta la plataforma interna. Se han realizado estudios previos sobre los foraminíferos y los conodontos de esta plataforma a lo largo del intervalo Bashkiriense/Moscoviense, tanto en la Unidad de los Picos de Europa (sección de Las Llacierias) como en la del Cuera (Villa, 1995; Villa *et al.*, 1997; Groves & Task Group, 2007).

En este trabajo se muestran los primeros resultados del estudio de los conodontos de la sección de San Antolín-La Huelga (Fig. 1), situada en la costa asturiana al oeste de Llanes, una de las más continuas y mejor expuestas en la Unidad del Cuera. Con los datos obtenidos, se pretende contribuir al debate abierto en torno a la bioestratigrafía del intervalo Bashkiriense/Moscoviense y a la correlación de las sucesiones de esta edad repartidas por diferentes partes del mundo.

Conodontos de la sección de San Antolín-La Huelga

El contenido en conodontos varía significativamente a través de los diferentes cinturones de litofacies que forman la plataforma carbonatada (ver Bahamonde *et al.*, 2008). Los elementos son relativamente abundantes en las capas ricas en restos de pelmatozoos de la base del talud y del margen de la plataforma, probablemente debido a la baja tasa de sedimentación de estos depósitos. El número de conodontos decrece en las brechas detríticas intraformacionales del talud inferior y es muy bajo o están ausentes en las calizas microbiales bioconstruidas del talud superior (Fig. 1). Las capas de la plataforma somera (Moscoviense medio y superior), que forman más de la mitad superior de la sección estudiada, parece que sólo incluyen escasos elementos de formas maduras, aunque su estudio es muy preliminar y excede el objetivo de esta contribución.

En el muestreo de la sección de San Antolín-La Huelga se han hallado algunos de los taxa cuya primera aparición podría llegar a ser relevante para el establecimiento del límite Bashkiriense/Moscoviense. Sin embargo, estos taxa son un componente minoritario en las muestras. Concretamente, *I. postsulcatus* está representado por muy escasos ejemplares, mientras que de *Declinognathodus donetzianus*, *Diplognathodus ellesmerensis* y *Neognathodus nataliae* tan sólo se ha encontrado un único elemento. Esta escasez es inesperada, ya que la mayoría de las muestras han proporcionado un gran número de conodontos. A modo de ejemplo, la muestra SA-16 en la que se han hallado más de trescientos elementos de *D. marginodosus*, sólo ha proporcionado dos ejemplares de *I. postsulcatus* y uno de *D. donetzianus*.

Los elementos próximos a *Idiognathoides postsulcatus* (o a *Idiognathoides marginodosus* morfotipo C, en el sentido de Grayson, 1984) obtenidos en la sección proceden de la transición entre las facies de pie de talud y de talud inferior (muestra SA-8) y de la transición entre las facies del talud superior y el margen de la plataforma (muestras SA-15, SA-16 y CPE-62). Ambos conjuntos están separados por unos 300 m de espesor en los que no se ha encontrado esta especie (Fig. 1). A pesar del carácter alóctono de los depósitos de talud inferior y de base de talud, los elementos de *I. postsulcatus* deben indicar la edad aproximada

de dichos cinturones de facies, dado el carácter intraformacional de los mismos. Los litoclastos y granos esqueléticos (fragmentos de pelmatozoos en su mayor parte) que forman mayoritariamente las calizas encriníticas del talud inferior fueron transportados y resedimentados desde el margen de plataforma y talud superior (Bahamonde *et al.*, 2008).

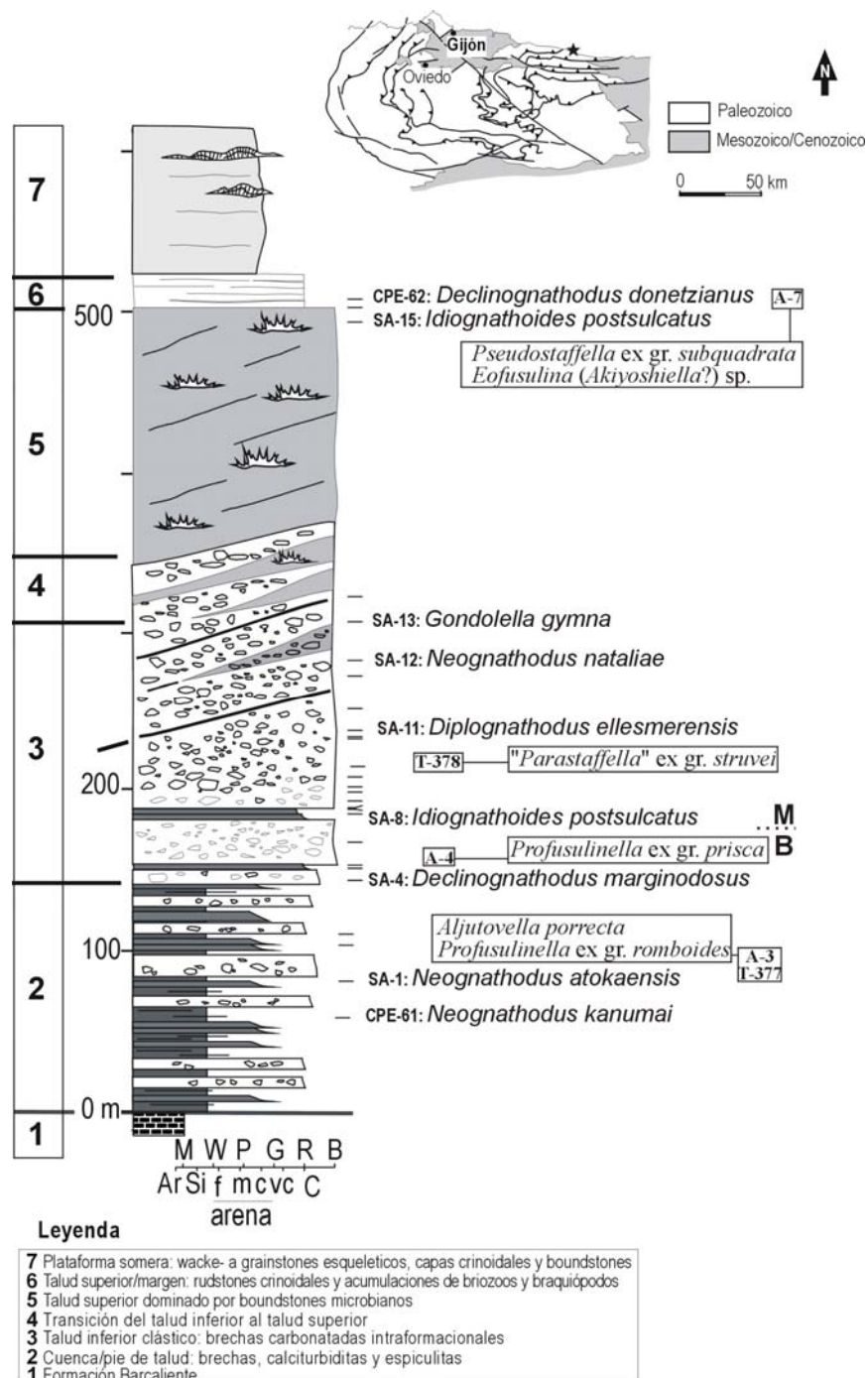


Figura 1. Localización de la sección de San Antolín-La Huelga y columna estratigráfica con hallazgos seleccionados de especies de conodontos. Las muestras de fusulínidos de Villa *et al.* (1997) se incluyen en rectángulos. Es reseñable el hallazgo más bajo de *Idiognathoides postsulcatus*, utilizado provisionalmente en este trabajo para trazar el límite Bashkiriense/Moscoviense. La columna estratigráfica y las facies sedimentarias según Bahamonde *et al.* (2008).

Aunque estos datos indiquen que en la sección de San Antolín-La Huelga la presencia de *Idiognathoides postsulcatus* es ocasional, parece confirmarse que su primera aparición constituye un horizonte con relevancia para la correlación global del límite Bashkiriense/Moscoviense, ya que está próxima a otros indicadores bioestratigráficos de dicho límite. En esta sección, la entrada más antigua de *Idiognathoides postsulcatus* tiene lugar encima de los primeros hallazgos de *Declinognathodus marginodosus* y de un fusulínido perteneciente a *Profusulinella prisca* (Deprat, 1912), probablemente una forma primitiva del grupo (Villa *et al.*, 1997). *I. postsulcatus* aparece en la Cuenca de Donetz en la caliza K2, unidad correlacionada habitualmente con la parte más alta del Bashkiriense (Groves & Task Group, 2008). Sin embargo, en la sección de Malonikolaevka, esta misma caliza ha proporcionado fusulinas de edad Moscoviense temprano (Ueno & Nemyrovska, 2008), tales como *Eofusulina triangula* (Rauser-Chernousova & Beljaev, 1936) y *E. trianguliformis* Putrja, 1956. Los datos de la sección de San Antolín-La Huelga señalan igualmente la proximidad de *I. postsulcatus* a formas que, por lo general, se consideran del Moscoviense. Así, varios conodontos de esta edad, como *D. ellesmerensis*, *N. nataliae*, u otros del Desmoinesense, como *Gondolella gymna* Merrill & King, 1971, aparecen sobre la primera aparición de *I. postsulcatus* (Fig. 1).

El estudio en profundidad de las especies de conodontos de la sección de de San Antolín-La Huelga podría ayudar a documentar cambios en las faunas de conodontos y arrojar datos relevantes para el establecimiento de correlaciones bioestratigráficas globales. En este sentido, un objetivo prioritario de los autores es la investigación de los diferentes morfotipos de *Neognathodus atokaensis* Grayson, 1984, forma abundante en la sección.

Agradecimientos

Este trabajo es fruto de los proyectos CGL2006-04554 del Ministerio de Educación y Ciencia de España y Fondo Europeo de Desarrollo Regional (FEDER).

Referencias

- Bahamonde, J.R., Merino-Tomé, O.A. & Heredia, N. 2007. A Pennsylvanian microbial boundstone-dominated carbonate shelf in a distal foreland margin (Picos de Europa Province, NW Spain). *Sedimentary Geology* **198**, 167-193.
- Bahamonde, J.R., Kenter, J.A.M. Della Porta, G. & van Hoeflaken, F. 2008. Facies belts of a Carboniferous carbonate platform (San Antolín-La Huelga section, NE Cantabrian Zone, Northern Spain). *Trabajos de Geología* **28**, 69-86.
- Grayson, R.C., Jr 1984. Morrowan and Atokan (Pennsylvanian) conodonts from the north-eastern margin of the Arbuckle Mountains, Southern Oklahoma. *Oklahoma Geological Survey Bulletin* **136**, 41-64.
- Groves & Task Group 2007. Report of the Task Group to establish a GSSP close to the existing Bashkirian-Moscovian boundary. *Newsletter on Carboniferous Stratigraphy* **25**, 6-7.
- Groves & Task Group 2008. Report of the Task Group to establish a GSSP close to the existing Bashkirian-Moscovian boundary. *Newsletter on Carboniferous Stratigraphy* **26**, 10-11.
- Ueno, K. & Nemyrovska, T. 2008. Bashkirian-Moscovian (Pennsylvanian/Upper Carboniferous) Boundary in the Donets Basin, Ukraine. *Journal of Geography* **117**, 919-932.
- Villa, E. (1995). *Fusulináceos carboníferos del este de Asturias (N de España)*. Biostratigraphie du Paléozoïque, **13**, Université Claude Bernard-Lyon I, Lyon, 261 pp.
- Villa, E., Bahamonde, J.R., Martínez Chacón, M.L., Martínez García, E., Méndez, C. & Sánchez de Posada, L.C. 1997. *The Carboniferous of Eastern Asturias (Cantabrian Zone, Northern Spain), Guidebook*. A field trip of the Working Group of the SCCS Project 5, September 29th-October 2nd 1997, Oviedo, 62 pp.

Trazas fósiles asociadas a la discontinuidad fini-Messiniense y a los clastos de la base del Plioceno en el margen norte de la Cuenca del Bajo Segura (SE España)

Caracuel, J.E.^{1,*}, Corbí, H.¹, Estévez, A.¹, Giannetti, A.¹, Monaco, A.², Pina, J.A.¹, Soria, J.M.¹, Tent-Manclús, J.E.¹ y Yébenes, A.¹

1: Dpto. Ciencias de la Tierra y del Medio Ambiente, Univ. Alicante, Apdo. Correos 99, San Vicente del Raspeig, 03080 Alicante, España. Hugo.Corbi@ua.es, Antonio.Estevez@ua.es, Alice.Giannetti@ua.es, Jose.Pina@ua.es, Jesus.Soria@ua.es, JE.Tent@ua.es, AYEB@telefonica.net

2: Dip. Scienze della Terra, Univ. Studi di Perugia, Pza. dell'Università, 06100 Perugia, Italia. pmonaco@unipg.it

(*) En fechas recientes falleció Jesús Caracuel, responsable del estudio de las icnitas y de la paleontología en el proyecto sobre la Crisis de Salinidad Messiniense. Esta publicación es probablemente su último trabajo, que lleva la firma de todos sus compañeros del grupo de investigación en homenaje póstumo a su memoria.

El objetivo fundamental de este trabajo es el análisis paleoecológico de las trazas fósiles registradas en la superficie de discontinuidad fini-Messiniense y en los clastos (litoclastos, bioclastos, oncolitos, etc.) de la base de las sucesiones pliocenas.

El relleno messiniense y plioceno del borde norte de la Cuenca del Bajo Segura (CBS) ha sido estudiado recientemente por Soria *et al.* (2005), que establecen cuatro unidades aloestratigráficas mayores limitadas por disconformidades: Messiniense I (MI), Messiniense II (MII), Messiniense III (MIII, de carácter muy local) y Plioceno (P). La discontinuidad erosiva que separa las unidades MII y P se denomina discontinuidad fini-Messiniense (FM) y en algunos sectores corresponde a paleovalles.

En la unidad MII diferencian cinco sistemas deposicionales que se suceden lateralmente: MIIa (aluvial), MIIb (lacustre y palustre), MIIc (costero y lagoon), MIIId (lagoon litoral) y MIIe (playa).

En la unidad aloestratigráfica P distinguen cuatro sistemas deposicionales superpuestos. El sistema deposicional P0, que sólo aparece en los paleovalles, corresponde a un lag transgresivo costero relacionado con el inicio de la transgresión pliocena. El sistema P1 está constituido por depósitos margosos de mar abierto que se depositaron también exclusivamente en los antiguos paleovalles. El sistema P2, extensivo sobre el anterior, puede aparecer sobre el P1 o sobre diferentes sistemas deposicionales del MII (o sobre el MIII). En su base, se observa un lag característico (P2_{lb}) cuyo techo corresponde a la superficie de máxima inundación pliocena. Por encima de esta superficie las facies muestran una evolución regresiva, pasando de ambientes marinos de plataforma a depósitos playeros y eólicos. El sistema P3 se depositó en ambientes continentales lacustres y fluviales.

El sistema deposicional P0 y el lag basal P2_{lb} corresponden a dos depósitos costeros que representan dos impulsos transgresivos pliocenos.

Se han estudiado detalladamente trece secciones en el margen norte de la CBS, analizando la superficie de discontinuidad fini-Messiniense, y la base de las unidades pliocenas que se le superponen, lo que ha permitido reconocer numerosas trazas fósiles características de fondos blandos, firmes y duros. Las trazas han sido agrupadas en diversas icnoasociaciones que pueden ser incluidas dentro de tres icnofacies fundamentales.

1. Icnofacies de Glossifungites (Frey & Seilacher, 1980; MacEachern *et al.*, 1992; Pemberton *et al.*, 2004). Se han reconocido dos icnosubfacies: i) Icnosubfacies Glossifungites tipo A. Característica de ambientes marinos someros con fondos relativamente blandos y bien oxigenados en los que son frecuentes los procesos erosivos que suelen truncar la parte superior del “tiering”. La asociación está dominada por *Thalassinoides* y *Planolites* y se desarrolla sobre lutitas rojas de la unidad MIIa; y ii) Icnosubfacies Glossifungites tipo B. Se desarrolla en condiciones de alta energía sobre fondos firmes. En el área estudiada la asociación, constituida por *Rhizocorallium*, trazas en forma de “J” o grandes *Ophiomorpha*, aparece sobre margas ligeramente litificadas de las unidades MIIId y MIIe.

2. Icnofacies de Entobia (Gibert *et al.*, 1998), típica de las costas rocosas de alta energía y parcialmente equivalente a la clásica icnofacies de Trypanites (Pemberton y MacEachern, 1995). Está constituida por diferentes tipos de *Gastrochaenolites*, *Entobia* isp. y *Trypanites* isp. De acuerdo con Bromley & Asgaard (1993), esta icnoasociación caracteriza ambientes marinos costeros muy someros y agitados (0-10 m de profundidad). Muy frecuente en los clastos más grandes de los lags P0 y P2_{lb}. También coloniza la discontinuidad FM cuando ésta se desarrolla sobre sustratos rocosos.

3. Icnofacies de Gnatichnus (Bromley & Asgaard, 1993), caracterizada por la presencia sobre sustratos duros de pequeñas trazas endolíticas perforantes (*Oichnus* isp., *Caulostrepsis* isp., *Clionoids* isp.) y por trazas epilíticas incrustantes (*Maeandropolydora* isp.). Es característica de ambientes de poca energía y mayor profundidad. En este estudio se ha observado en pequeños litoclastos y bioclastos. En el lag P2_{lb} también aparece sobre oncoides grandes como una segunda fase de colonización posterior a la icnofacies de Entobia.

Los diferentes sistemas deposicionales que constituyen la unidad aloestratigráfica MII originaron un amplio mosaico de sedimentos de diferentes características. La caída del nivel marino, en el Messiniense terminal condujo a la exposición subaérea de los sedimentos messinienses recién depositados. La exposición tuvo tres consecuencias: 1) litificación diferencial de los materiales, que originaría sustratos rocosos, firmes y blandos; 2) erosión diferencial (mayor en margas y arcillas que en calizas, conglomerados y areniscas) con incisión de paleovalles, como el de Crevillente-Elche (40 m de profundidad y 10 km de anchura), y otros canales menores; y 3) formación de la discontinuidad fini-Messiniense con un hiato no deposicional generalizado y un hiato erosivo muy variable.

La reinundación pliocena penetró inicialmente a lo largo de los paleovalles y su registro corresponde al lag costero (P0). Durante esta primera ingresión los sustratos rocosos fueron colonizados por organismos marinos como lo demuestra la presencia de *Trypanites* y, más raramente, *Gastrochaenolites*, que caracterizan la icnofacies de Entobia (Caracuel *et al.*, 2004). Con frecuencia las perforaciones aparecen truncadas por la superposición de procesos de karstificación costera relacionados con fases de emersión de alta frecuencia. Los cantos del lag P0 están intensamente perforados por grandes bivalvos (*Lithophaga*), otros bivalvos menores (*Irus* o *Petricola*) y perforaciones de esponjas (*Entobia* isp.) de la icnofacies de Entobia. Se observan también trazas epilíticas, como *Maeandropolydora* isp. (domichnia de anélidos poliquetos), correspondientes a la icnofacies Gnatichnus. El estudio detallado de los cantos del lag P0 permite afirmar que las trazas registradas corresponden a dos asociaciones que los colonizaron en diferentes momentos y bajo condiciones distintas. La colonización endolítica de la icnofacies de Entobia fue la primera y se produjo en aguas costeras agitadas y poco profundas, mientras que los colonizadores epilíticos de la icnofacies Gnatichnus es

posterior y se produjo en ambientes más tranquilos y profundos donde los clastos carbonatados actuarían como islas bentónicas. Ambos episodios de colonización fueron previos al depósito de las margas de aguas marinas abiertas ricas en foraminíferos planctónicos del sistema deposicional P1.

Tras esta primera ingresión que depositó las unidades P0 y P1 en los paleovalles, un nuevo impulso transgresivo elevó el nivel del mar y las aguas desbordaron paleovalles y se extendieron por la superficie pre-pliocena de la cuenca. Así se originó el lag basal costero P2_{lb} sobre el que aparece la superficie de máxima inundación del Plioceno. A partir de ese momento se produjo la progradación del sistema sedimentario P2 que culminó con el desarrollo de las facies continentales del sistema P3.

Allí donde el lag se dispone sobre un substrato Messiniense arcilloso blando, se desarrolla la icnosubfacies de Glossifungites tipo A con pequeños *Thalassinoides* y ocasionales *Planolites*. Las arcillas pudieron rehidratarse durante la transgresión pliocena y adquirieron propiedades plásticas, lo que facilitó su colonización. Los substratos margosos, más firmes, fueron colonizados por *Rhizocorallium*, trazas en forma de “J” o grandes *Ophiomorpha* que caracterizan la icnosubfacies de Glossifungites tipo B. Sobre los substratos rocosos se desarrollaron microacantilados (Soria et al., 2005a) colonizados por bivalvos endolíticos (*Lihophaga* e *Irus* registrados como diferentes tipos de *Gastrochaenolites*), esponjas (*Entobia* isp.) y gusanos (*Trypanites* isp.) que caracterizan la icnofacies de Entobia.

El lag P2_{lb} muestra una rica concentración en fósiles con abundante colonización de trazas epilíticas y paraendolíticas (*Oichnus* isp., *Caulostrepsis* isp., *Clionoids* isp. y *Maeandropolydora* isp.) que registran la icnofacies de Gnaticnus. La colonización por grandes endobiontes (*Gastrochaenolites* isp. o *Entobia* isp.) sólo se produce cuando aparecen grandes ostreidos o cantos.

Así pues, es posible concluir que la naturaleza del substrato ejerció un control dominante sobre la intensidad y tipo de colonización de la superficie de discontinuidad. Por otra parte, en los clastos de ambos lags (P0 y P2_{lb}) se observa una sucesión de dos asociaciones de trazas controladas por la hidrodinámica y/o la batimetría: la icnofacies de Entobia (más somera) y la de Gnaticnus (más profunda). Esto parece indicar una profundización del medio sedimentario relativamente rápida durante los dos impulsos transgresivos reconocidos en la reinundación pliocena.

Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado en el marco del proyecto de investigación CGL2007-65832 (MCyT), el grupo de investigación Cambios Paleoambientales de la Universidad de Alicante (VIGROB-167) y el proyecto RIC-BAS MONACO (PG-2007-2009).

Referencias

- Bromley, R.G. & Asgaard, U. 1993. Endolithic community replacement on a Pliocene rocky coast: *Ichnos* **2**, 93–116.
- Caracuel, J.E., Soria, J.M., & Yébenes, A. 2004. Early Pliocene transgressive coastal lags (Bajo Segura Basin, Spain): a marker of the flooding after the Messinian salinity crisis. *Sediment. Geol.* **169**, 121-128.
- Frey, R.W. & Seilacher, A. 1980. Uniformity in marine invertebrate ichnology. *Lethaia* **13**, 183-207.
- Gibert, J.M., Martinell, J. & Domenech, R. 1998. Entobia Ichnofacies in fossil rocky shores, Lower Pliocene, Northwestern Mediterranean. *Palaios* **13**, 476-487.

- MacEachern, J.A., Raychaudhuri, I. & Pemberton, S.G. 1992. Stratigraphic applications of the Glossifungites ichnofacies: delineating discontinuities in the rock record. In: *Application of Ichnology to Petroleum Exploration* (Pemberton, S.G. ed.). SEPM, a Core Workshop, Calgary, 169-198.
- Pemberton, S.G. & MacEachern, J.A. 1995. The Sequence Stratigraphic Significance of Trace Fossils: Examples from the Cretaceous Foreland Basin of Alberta, Canada. *Sequence Stratigraphy of Foreland Basin Deposits—Outcrop and Subsurface Examples from the Cretaceous of North America* ((Van Wagoner, and Bertram, eds.). AAPG, Mem. **64**, 429–475.
- Pemberton, S.G., MacEachern, J.A. & Saunders, T. 2004. Stratigraphic applications of substrate-specific ichnofacies: delineating discontinuities in the rock record. In: *The Application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis* (McIlroy, D. Ed.). Geological Society, London, Special Publications **228**, 29-62.
- Soria, J.M., Caracuel, J.E., Corbí, H. & Yébenes, A. 2005a. Rasgos morfológicos e icnológicos de la superficie erosiva del límite Messiniense-Plioceno (Sierra del Colmenar, Alicante). Relación con la crisis de salinidad del Mediterráneo. *Geogaceta* **37**, 187-190.
- Soria, J., Caracuel, J.E., Yébenes, A., Fernández, J. & Viseras, C. 2005b. The stratigraphic record of the Messinian salinity crisis in the northern margin of the Bajo Segura Basin (SE Spain). *Sediment. Geol.* **179**, 225-247.

Valoración patrimonial integral del yacimiento cuaternario de La Mancha de La Laja en el Norte de Tenerife (Islas Canarias)

Castillo, C¹., Martín-González, E², Quesada, M³., Ibañez, M¹., Alonso, R¹., De la Nuez³, J., La Roche, F⁴., García, C¹.

1: Departamento de Biología Animal. Facultad de Biología. Universidad de La Laguna. Avda. Astrofísico Fco. Sánchez, s/n. 38.206. La Laguna, Tenerife. España. ccruiz@ull.es

2: Museo de Ciencias Naturales de Tenerife. C/ Ramón y Cajal, 3. Edf. Salesianos, semisótano 2. 38.003. Santa Cruz de Tenerife. España. MMARTIN@museosdetenerife.org

3: Departamento de Edafología y Geología. Facultad de Biología. Universidad de La Laguna. Avda. Astrofísico Fco. Sánchez, s/n. 38.206. La Laguna, Tenerife. España. mquesada@ull.es; jnuezpes@ull.es

4: Departamento de Análisis Matemático. Facultad de Matemáticas. Universidad de La Laguna. Avda. Astrofísico Fco. Sánchez, s/n. 38.206. La Laguna, Tenerife. España. froche@ull.es

En este trabajo se ha realizado la valoración patrimonial integral de un yacimiento paleontológico del Cuaternario y de su entorno en el norte de Tenerife, conocido como La Mancha de La Laja en Bajamar (T.M. de La Laguna). Esta labor constituye una etapa del proceso de gestión del patrimonio colectivo, que se entiende como el conjunto de actuaciones programadas con el objetivo de conseguir una óptima conservación de los bienes patrimoniales y el uso de los mismos adecuado a las exigencias sociales contemporáneas, como es nuestra sociedad de consumo. Además, dado que los yacimientos paleontológicos y los fósiles que se encuentran en ellos son un recurso natural y cultural no renovable, su gestión patrimonial adecuada contribuye al desarrollo sostenible de la zona.

La localidad fosilífera estudiada forma parte del Patrimonio Paleontológico del Municipio de San Cristóbal de La Laguna, declarada ciudad patrimonio de la Humanidad, por lo que nuestro estudio incrementa la riqueza patrimonial del Municipio. La valoración de los diferentes patrimonios en el área de estudio es, ante todo, una iniciativa de conservación del medio natural con una doble finalidad: conservar un depósito fosilífero representante de los ecosistemas dunares del Cuaternario en Tenerife y el medio litoral y terrestre actual que rodea

a la duna fósil. Los resultados de este trabajo son importantes para la gestión integral de del yacimiento y su entorno desde el punto de vista científico, cultural y turístico, y se materializa en la creación de un itinerario didáctico y turístico, donde se destaca su riqueza geológica, paleontológica y su biodiversidad. Además, es un aliciente para la economía de esta zona turística, ya que supone un aumento de la oferta cultural y de ocio para la población autóctona y la foránea.

El yacimiento de La Mancha de La Laja fue citado por primera vez por García-Talavera *et al.* (1989). Más tarde el área de Paleontología de la Universidad de La Laguna inició un estudio en mayor profundidad del yacimiento, que además ha servido desde el año 1993 como zona de prácticas para los alumnos de segundo ciclo de Ciencias Biológicas.

Valoración patrimonial del yacimiento de la Mancha de La Laja

El interés y la relevancia de los yacimientos paleontológicos se establecen a partir de tres grupos de criterios (científicos, socio-culturales y socio-económicos), cuya ponderación se ha relativizado a nivel insular, ya que cada isla del Archipiélago Canario tiene una historia geológica y de colonización individualizada. Hemos aplicado un total de 18 criterios (12 científicos, cinco socioculturales y uno socioeconómico) cuya ponderación valoramos del 0 al 3 (Tabla 1). En la valoración también se han incluido los riesgos de deterioro (Alcalá & Morales, 1994; Morales 1996; Castillo *et al.*, 1999, 2000).

Los resultados obtenidos muestran que más del 75% de los criterios científicos alcanzan valores entre 2 y 3 (14% para el valor 2 y 61% para el 3), es decir, que el yacimiento tiene interés de alto a excepcional.

Así, la relevancia científica excepcional del yacimiento se debe a:

- 1) “Tipo de fósiles”, pues presenta un elevado grado de endemidad (por ejemplo, en los gasterópodos terrestres y vertebrados).
- 2) La elevada “diversidad de los taxones” representados en el yacimiento, con fósiles de varios grupos de invertebrados, vertebrados y plantas.
- 3) El hecho de tratarse de la localidad tipo de una nueva especie para la ciencia (*Napaeus lajaensis*).
- 4) La información tafonómica.
- 5) Su especial interés geológico desde el punto de vista de la tectónica, la vulcanoestratigrafía (por estar entre dos coladas) y la alta geodiversidad.
- 6) El interés en la reconstrucción del paleoclima, por representar más de un ciclo climático en su estructura sedimentaria.
- 7) Su interés geomorfológico especial.
- 8) Por ser el único yacimiento de duna entre dos coladas de Tenerife.

El interés cultural del yacimiento se ha obtenido tras la aplicación de cinco criterios, destacando su relevancia por su elevado interés didáctico y el nivel de conocimiento.

En cuanto a su interés desde el punto de vista socioeconómico, el yacimiento y su entorno presentan un alto potencial turístico.

Para valorar el riesgo de deterioro del afloramiento paleontológico se han aplicado ocho criterios. En un 37,5% de los criterios aplicados el valor es alto; éstos son: a) la accesibilidad, ya que está en una zona de paso hacia un lugar de pesca y baño; b) el vertido de escombros; y c) la acción de la erosión natural. Tiene riesgo moderado respecto a la extensión lateral del mismo, a las edificaciones y el coleccionismo. Pensamos que no hay riesgo por explotación minera y por el trazado de vías de comunicación. Se le ha comunicado al Ayuntamiento la valoración de este yacimiento para que lo tenga en cuenta en la nueva planificación en curso.

Valoración del entorno del yacimiento paleontológico

El entorno de La Mancha de La Laja (Bajamar) se caracteriza principalmente por la presencia de una zona acantilada muy escarpada, a veces punteada por infraestructuras, y un área bastante extensa de cultivos, muchos abandonados, entre los que surgen pequeños enclaves aún no alterados con vegetación y fauna autóctonas. Entre los ambientes naturales merece una mención especial la base del yacimiento paleontológico, ya que debido a la erosión y acumulación de las arenas fósiles se ha formado un microhábitat arenoso donde se instalan plantas y una gran variedad de insectos y moluscos terrestres, que aprovechan este hábitat muy escaso en la isla de Tenerife.



Figura 1. Yacimiento paleontológico de la Mancha de la Laja. Bajamar. Tenerife.

Se encuentra bien representada la vegetación característica del cinturón halófilo costero de roca, que se extiende desde el nivel del mar hasta los 20 m de altitud; los bosquetes de tarajal canario y el cardonal tinerfeño se encuentran relegados a las laderas del acantilado y a las zonas más escarpadas del barranco de Perdomo (entre los 25 y 80 m sobre el nivel del mar).

Se trata de una asociación endémica de la isla de Tenerife, dominada por el cardón (*Euphorbia canariensis*).

Destacamos además otros ambientes que, aunque relacionados con actividades del hombre, tienen un gran interés florístico y faunístico, como los bosquetes de palmeras canarias (*Phoenix canariensis*) y las charcas de regadío, con su biodiversidad asociada.

Entre la fauna actual de los ambientes antes citados, destacamos los insectos y gasterópodos terrestres, que son más visibles por estar asociados a las plantas, o sobre el material arenoso de la duna; y entre los vertebrados, destacamos los reptiles y las aves. Los primeros son muy abundantes en el entorno del yacimiento y la especie más común es el lagarto endémico *Gallotia galloti*, mientras que las aves son muy abundantes en las charcas de regadío, ambientes de gran importancia desde el punto de vista biológico debido a la escasez en Canarias de humedales naturales, lo que convierte a las charcas en lugares de interés para la nidificación y el descanso de las aves acuáticas y migratorias.

Propuestas de actuación

El extraordinario valor científico, sociocultural y socioeconómico del yacimiento paleontológico de La Mancha de La Laja, junto con los valores naturales del entorno, hacen posible la propuesta de realización de un itinerario didáctico y turístico que englobe tanto al yacimiento paleontológico como una muestra representativa de cada uno de los principales ambientes del entorno, que hemos denominado *puntos de interés*. Se han descrito cuatro puntos de interés: a) el yacimiento paleontológico de La Mancha de La Laja y el suelo arenoso actual de la base del mismo; b) el acantilado de La Mancha de La Laja y la interpretación del entorno geológico y paisajístico; c) las charcas de Bajamar; y c) el Palmeral de Isogue. Además, para completar el recorrido se sugieren otros puntos de interés, como la visita al pueblo de Bajamar y alrededores.

En cada uno de estos puntos se propone la realización de un panel interpretativo, que situado en un lugar visible, contendría una interpretación del entorno y una descripción de las principales especies de flora y fauna que se pueden observar. En el caso del panel correspondiente al yacimiento paleontológico, se incluiría una descripción estratigráfica del depósito dunar y de las especies fósiles que contiene, así como una interpretación del ambiente pasado en el que se formó.

Agradecimientos

Agradecemos la financiación a un Proyecto del Ayuntamiento de La Laguna, al proyecto CGL2006-01586 del Ministerio de Ciencia y Tecnología, y a la Agencia Canaria de Investigación, Innovación y Sociedad de la Información y el Fondo Social Europeo (FEDER).

Referencias

- Alcalá, L. & Morales, J. 1994. Towards a definition of the Spanish Paleontological Heritage. In: *Geological and Landscape Conservation* (Eds. D. O'Halloran, C. Green, M. Harley, M. Stanley & J. Knill). Geological Society, Londres, 57-61.
- Castillo, C., Castillo, J., Coello, J.J., Martín, E., Martín, M. & Méndez, A. 1999. La Tutela del Patrimonio Paleontológico en Canarias. Valoración general. *Coloquios de Paleontología* **50**, 11-23.
- Castillo, C. Martín González, E. Hernández, Z. 2000. Criterios para la valoración del patrimonio paleontológico de Canarias. *Geotemas* **1**, 305-308.

- García-Talavera, F., Paredes, R. & M. Martín Oval 1989. *Catálogo-Inventario: yacimientos paleontológicos de la Provincia de Santa Cruz de Tenerife*. Instituto de Estudios Canarios. La Laguna, Tenerife. 76 pp.
- Morales, J. 1996. El Patrimonio Paleontológico. Bases para su definición, estado actual y perspectivas futuras.- pp. 39-52 in: *El Patrimonio geológico. Bases para su valoración, protección, conservación y utilización*.- Centro de Publicaciones. Secretaría General Técnica. Ministerio de Obras Públicas, Transporte y Medioambiente: 102 pp.

Nuevas asociaciones de fósiles de gasterópodos terrestres del Pleistoceno y Holoceno de Lanzarote (Islas Canarias). Implicaciones paleoecológicas

Castillo, C.¹, García, C.¹, Quesada, M.², De la Nuez, J.², La Roche, F.³ y Delgado, A.⁴

- 1: Departamento de Biología Animal. Facultad de Biología. Universidad de La Laguna. Avda. Astrofísico Fco. Sánchez, s/n. 38.206. La Laguna, Tenerife. España. ccruez@ull.es
- 2: Departamento de Edafología y Geología. Facultad de Biología. Universidad de La Laguna. Avda. Astrofísico Fco. Sánchez, s/n. 38.206. La Laguna, Tenerife. España. mquesada@ull.es; jnuezpes@ull.es
- 3: Departamento de Análisis Matemático. Facultad de Matemáticas. Universidad de La Laguna. Avda. Astrofísico Fco. Sánchez, s/n. 38.206. La Laguna, Tenerife. España. froche@ull.es
- 4: Laboratorio de Biogeoquímica de Isótopos Estables, Estación Experimental del Zaidín (CSIC), Granada. Prof. Albareda 1, 18008, Granada. antonio.delgado@eez.csic.es

El estudio de las asociaciones de fósiles de gasterópodos terrestres tiene un gran interés desde el punto de vista paleoecológico, ya que permite establecer reconstrucciones paleoclimáticas y paleoambientales precisas, así como evidenciar diferentes procesos evolutivos.

En este trabajo damos a conocer una nueva asociación de gasterópodos terrestres, procedente de la localidad fosilífera denominada Gayo, situada en la cabecera del valle de Guinate (X: 29° 10' 10"; Y: 13° 30' 40"), al Norte de la Isla de Lanzarote (Fig. 1A), en el Macizo de Famara, a 460 m sobre el nivel del mar. Desde el punto de vista ambiental, este área es la parte más húmeda de Lanzarote (250 – 500 mm) y es la única zona insular donde se produce el denominado mar de nubes; desde el punto de vista botánico, esta región tiene gran interés ya que en ella se concentran gran parte de las plantas endémicas de Lanzarote (Bramwell y Bramwell, 2001) y porque la vegetación potencial (por la altitud y las condiciones microclimáticas) es el bosque termófilo, que en la actualidad está casi desaparecido por la intensa acción de hombre y en su lugar se encuentra una comunidad de sustitución, dominada por matorral (Del Arco *et al.*, 2006).

El yacimiento paleontológico de Gayo está constituido por dos niveles sedimentarios, separados por una capa de piroclastos basálticos, que hemos denominado LGA-1 y LGA-2. El nivel 1, cuya base no llega a aflorar, tiene más de 2 m de potencia y está constituido por arcillas rojizas con algún canto basáltico y sin bioturbación (Fig. 1B). Sobre éste se apoya un nivel de piroclastos, que alcanza más de 2 m de potencia. Encima de esta capa de piroclastos hay un depósito de derrubios de ladera, que hemos denominado LGA-2. Tiene entre 1-1,2 m de espesor y está formado por una mezcla de cantos basálticos, arenas y arcillas, con abundante bioturbación.

La cronología de los niveles fosilíferos se ha establecido por dataciones de C¹⁴ por el método AMS sobre gasterópodos terrestres bien conservados. Las dataciones fueron

realizadas en el laboratorio Rafter GNS Science (Nueva Zelanda) y corresponden a 22.229 ± 100 a BP para LGA-1 y 3.535 ± 30 a BP para LGA-2. La edad del nivel 1, que fue sepultado por una capa de piroclastos, es concordante con la edad del volcán Corona ($21 \pm 6,5$ Ka), obtenida por Carracedo et al. (2003).

La obtención de los fósiles para la caracterización paleoecológica de las asociaciones de gasterópodos terrestres del Pleistoceno y del Holoceno del Norte de Lanzarote de la localidad de Gayo se ha realizado a través de tamizados en seco de tres muestras de 5 kg. Se ha determinado la composición taxonómica y la abundancia relativa de los diversos taxa que componen la asociación. La asignación de las preferencias ecológicas a las especies se ha hecho siguiendo a varios autores (Sólymos y Sümegey, 1999; Ondina 2004, Yanes 2005; Vargas-Almonacid & Stuardo 2007). La identificación de los taxa de gasterópodos terrestres se ha realizado por comparación con las colecciones actuales del Departamento de Biología Animal de la Universidad de La Laguna.

La asociación de gasterópodos del pleistoceno superior de Gayo (LGA-1) (Tabla 1) está integrada por 11 especies, la mayoría endémicas excepto dos: *Vitrea* aff. *crystallina* y *Oxychilus* sp., que es la primera vez que se encuentra en el registro fósil de Lanzarote. Además, se ha encontrado una nueva forma del género *Theba* (*Theba* n. sp.), con una morfología de la concha exclusiva, constituida por una ornamentación muy desarrollada. En la actualidad se encuentran representadas todas las especies, a excepción de *Theba* n. sp. (Fig. 1C), que está restringida al registro fósil y únicamente se halla en esta localidad. Respecto a la abundancia de taxones, esta asociación se caracteriza por el predominio de las babosas, pertenecientes al complejo *Cryptella canariensis-famarae*, que llegan a representar cerca del 50% de los especímenes colectados. Le siguen en abundancia *Ferussacia lanzarotensis* (15,5%), *Theba* n. sp. (10,9%), *Monilearia monolifera* (10 %) y *Vitrea* aff. *crystallina* (5,5%). El resto de las especies no alcanza valores de abundancia superiores al 3%. Si atendemos a criterios de tipo ambiental, el 72 % de los individuos de de LGA-1 pertenecen a ambientes húmedos (*Cryptella*, *Ferussacia*, *Oxychilus* y *Vitrea*); cerca del 13% son xerófilos, con preferencia por regiones áridas y secas (*T. geminata* y *M. monolifera*); el 3% son de ambientes semiáridos, pero ligados siempre a las estaciones húmedas (*H. flavistoma*); del resto de las especies que tienen representantes actuales no se tienen datos de las preferencias ecológicas (*M. loweana*); *Theba* n. sp. no se ha encontrado en la actualidad y parece estar ligada al microclima más húmedo que representa el nivel pleistocénico de Gayo y que fue destruido por la actividad volcánica de la zona. Esta nueva especie aparece asociada a *Theba geminata*, que es el caracol que domina las asociaciones de gasterópodos terrestres del Pleistoceno y Holoceno de Lanzarote de los depósitos eólicos estudiados hasta el momento, cuya abundancia no baja del 60 %, salvo en el caso de Gayo 1, que no llega al 3% de los individuos de la comunidad.

En la asociación de gasterópodos del Holoceno de Gayo (LGA-2) se han hallado 10 especies, todas endémicas (ver Tabla 1); de estas especies solo seis se localizan en el Pleistoceno superior y todas conviven en la actualidad. Esta asociación se caracteriza por la abundancia relativa del complejo *Cryptella canariensis-famarae* (35%), seguida de *Monilearia* con ~19%, *Theba impugnata* (17%), *Ferussacia lanzarotensis*, y las dos especies del género *Hemicycla* (*H. flavistoma* y *H. sarcostoma*), con porcentajes próximos al 11%. Respecto a las preferencias climáticas de los gasterópodos presentes en la asociación del Holoceno de Gayo, se observa que las especies con requerimientos de mayor humedad (las

babosas del complejo taxonómico *C. canariensis-famarae* y *F. lanzarotensis*) representan cerca del 46% de los individuos. Las especies ligadas a zonas áridas y secas (*Theba geminata*, *Theba impugnata* y *Monilearia monilifera*) alcanzan el 40% y las de climas semiáridos llegan al 14% (*C. plutonia*, *H. flavistoma*, *H. sarcostoma* y *Pomatias lanzarotensis*), siendo más abundantes en las estaciones húmedas (*P. lanzarotensis* y *H. flavistoma*) y sobre suelos calcáreos (*H. sarcostoma* y *P. lanzarotensis*).

Taxón	Nivel LGA-1	Nivel LGA-2
CLASE GASTROPODA Superorden CAENOGASTROPODA Orden NEOTAENIOGLOSSA		
Familia Pomatiidae		
<i>Pomatias lanzarotensis</i> (Wollaston, 1878)	-	0,4
CLASE GASTROPODA Superorden HETEROBRANCHIA Orden PULMONATA Suborden STYLOMMATOPHORA		
Familia Cochlicidae		
<i>Monilearia loweana</i> (Wollaston, 1878)	0,8	-
<i>Monilearia monilifera</i> (Webb & Berthelot, 1833)	10	18,7
Familia Ferussaciidae		
<i>Ferussacia attenuata</i> (Mouson, 1872)	0,8	-
<i>Ferussacia lanzarotensis</i> (Mouson, 1872)	15,5	10,9
Familia Helicidae		
<i>Hemicycla flavistoma</i> (Ibáñez & Alonso, 1991)	3,0	10,8
<i>Hemicycla sarcostoma</i> (Webb & Berthelot, 1833)		
<i>Theba</i> sp. nov.	10,9	-
<i>Theba geminata</i> (Mouson, 1857)	2,9	3,4
<i>Theba impugnata</i> (Mouson, 1857)	-	17,1
<i>Protoconcha de Theba</i> sp.	-	2,5
Familia Hygromiidae		
<i>Canariella plutonia</i> (R.T.Lowe, 1861)	-	1,6
Familia Oxychilidae		
<i>Oxychilus</i> sp.	2,4	-
Familia Parmacellidae		
<i>Cryptella canariensis</i> (Webb & Berthelot, 1833) <i>Cryptella famarae</i> (Hutterer & Groh, 1991)	48,2	34,6
Familia Pristilomatidae		
<i>Vitrea</i> aff. <i>crystallina</i>	5,5	-

Tabla 1. Composición taxonómica y abundancia relativa (en %) de las asociaciones de gasterópodos terrestres del Pleistoceno (LGA-1) y Holoceno (LGA-2) de la localidad fosilífera de Gayo.

El estudio de las asociaciones de gasterópodos terrestres de esta localidad fosilífera del Norte de Lanzarote nos permite analizar los cambios de fauna del Pleistoceno superior y del Holoceno, donde se produce un incremento del número de especies adaptadas a una mayor aridez. Asimismo destacamos las siguientes particularidades con respecto a las asociaciones estudiadas en Lanzarote hasta el momento:

a) La asociación encontrada en LGA-1 se produjo por un enterramiento rápido debido a una lluvia piroclástica fría, probablemente del volcán Corona, que sepultó el área de estudio hace unos 22 Ka.

b) El yacimiento de Gayo 1 por su altitud, situación geográfica y fauna fósil puede ser considerado representativo del antiguo bosque termófilo o incluso próximo a la laurisilva. Es el primer yacimiento de este tipo en Lanzarote.

c) En cuanto a la composición taxonómica de la asociación de gasterópodos terrestres de Gayo, destacamos la presencia de los géneros *Oxychilus* y *Vitrea*, que se citan por primera vez en el registro fósil del Cuaternario de Canarias; son géneros muy extendidos por todo el hemisferio norte a favor de los hábitats húmedos. También destacamos la presencia de una forma nueva de *Theba* (*Theba* sp. nov.), que se diferencia de las conocidas por su ornamentación y en que no convive con *T. impugnata*, pero sí con *T. geminata*. *T. impugnata* se conoce en el registro fósil de Lanzarote en depósitos eólicos de la misma área geográfica (Caleta de Famara) y de edad similar a LGA-1.

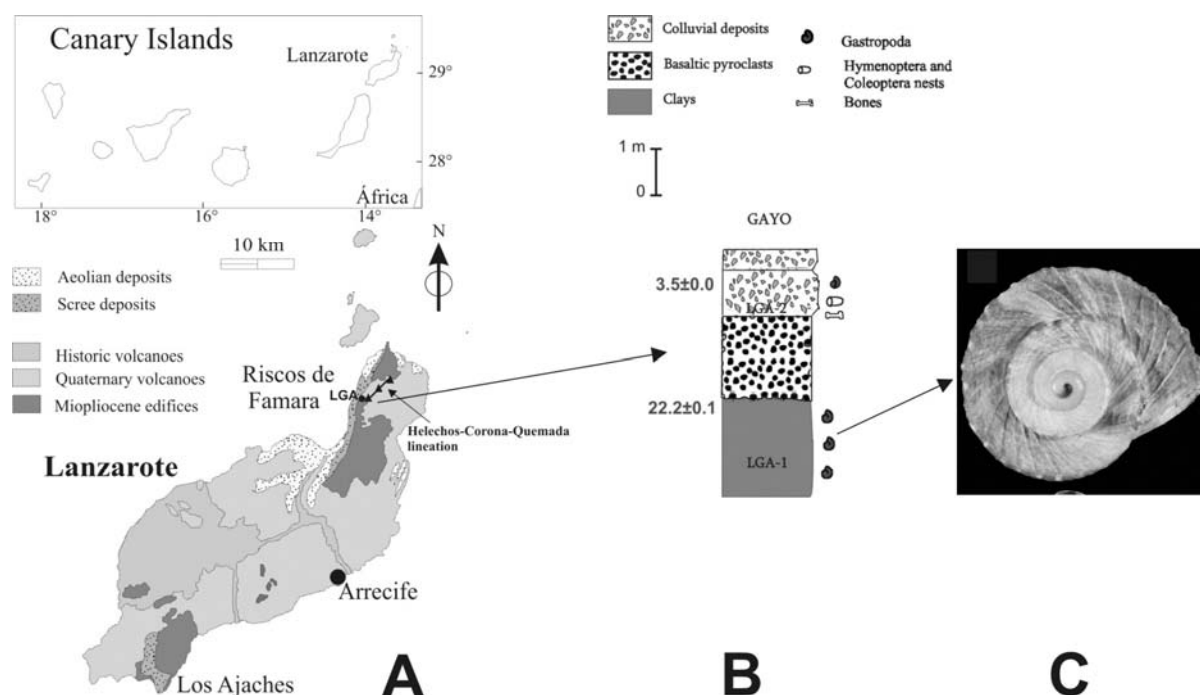


Figura 1. A. Mapa geológico simplificado de Lanzarote con la localización de Gayo (LGA). B. Columna estratigráfica del yacimiento. C. *Theba n. sp.*

d) Las especies dominantes en las asociaciones de gasterópodos terrestres de los depósitos dunares de edad similar en Lanzarote pertenecen al género *Theba*, mientras que en los dos niveles de Gayo dominan numéricamente las babosas del género *Cryptella*; esto indica unas condiciones climáticas más húmedas y acordes con el piso bioclimático del bosque termófilo;

se descarta que las diferencias sean tafonómicas, ya que la asociación de LGA-1 se produjo por un enterramiento rápido debido a la erupción del volcán Corona.

e) Se observa un cambio en la composición taxonómica de las asociaciones de gasterópodos del Pleistoceno y del Holoceno de la localidad de Gayo, ya que sólo comparten seis taxones.

f) Se registra la extinción de una nueva especie de *Theba* en el Pleistoceno final.

g) Existe una disminución en la abundancia de los taxones que representan condiciones ambientales húmedas entre el Pleistoceno y el Holoceno de Gayo, con un incremento de las especies asociadas a ambientes más secos (*Monileraia* y *Theba*), aunque se mantenga la importancia numérica de los especímenes del género *Cryptella*, babosas que son más vulnerables a la humedad ambiental.

Referencias

- Bramwell, D & Bramwell, Z. 2001. *Flores Silvestres de las Islas Canarias*. Ediciones Rueda. 437 p.
- Carracedo J.C., Singer B., Jicha B., Rodríguez Badiola E., Meco J., Pérez Torrado F.J., Gimeno D., Socorro S. y A. Láinez. 2003. La erupción y el tubo volcánico del Volcán Corona (Lanzarote, Islas Canarias). *Estudios Geológicos* **59**, 277-302.
- Del Arco Aguilar, M.; Wildpret De La Torre, W; Pérez De Paz, P.L.; Rodríguez Delgado, O.; Acebes Ginovés, J.R.; García Gallo, A; Martín Osorio, V.E.; Reyes Betancort, J.A.; Salas Pascual, M.; Díaz, M.A.; Bermejo Domínguez, J.A.; González González, R.; Cabrera Lacalzada, M.V. y García Ávila, S. *Mapa de vegetación de Canarias*. GRAFCAN. Santa cruz de Tenerife. 550 p.
- Mitrović, B. 2007. Pleistocene malacofauna of the Pozarevac Danube area (NE Serbia). *Annales géologiques de la Péninsule Balkanique* **68**, 81-89.
- Ondina, P.; Hermida, J.; Outeiro, A. & Matob, S. 2004. Relationships between terrestrial gastropod distribution and soil properties in Galicia (NW Spain). *Applied Soil Ecology* **26**, 1-9
- Sólymos, P. y Sümegey, P. 1999. The shell morpho-thermometer method and its application on paleoclimatic reconstruction. *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis, Sectio Geologica* **32**, 137-148.
- Vargas-Almonacid, P. y Stuardo, J.R. 2007. Dos géneros nuevos de gasterópodos terrestres (Stylommatophora: Arionacea) de Chile. *Revista de Biología Tropical* **55**, 693-708.
- Yanes, Y. 2005. Estudio paleobiológico de las asociaciones de Gasterópodos terrestres de las islas orientales del archipiélago canario. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna, Tenerife, 227 pp.

Los Agnostina (Trilobita) del piso 5 del Cámbrico (Leoniense-Caesaraugustiense inferior) de las Cadenas Ibéricas (NE de España)

Chirivella, J.B.¹, Dies Álvarez, M^a.E.², Gozalo, R.¹ y Liñán, E.³

1: Departamento de Geología Universitat de València. C/ Dr. Moliner 50 E-46100-Burjassot. rodolfo.gozalo@uv.es

2: Departamento de Didáctica de las Ciencias Experimentales. Facultad de Ciencias Humanas y de la Educación. Universidad de Zaragoza. E-22003-Huesca. medies@unizar.es

3: Área y Museo de Paleontología. Departamento de Ciencias de la Tierra. Universidad de Zaragoza. E-50009 Zaragoza.

En la actualidad, la Subcomisión Internacional de Estratigrafía del Cámbrico (ISCS) está procediendo a definir y caracterizar los pisos y series del Cámbrico (ver Fig. 1 en Gozalo *et al.*, en este mismo volumen). Una de las líneas de trabajo de nuestro equipo consiste en intentar identificar y caracterizar estas nuevas unidades en la Península Ibérica. En el caso

concreto del piso 5, su base todavía no está definida y se discuten dos posibles niveles, que *grosso modo* coincidirían con la base del piso Leoniense en España (ver Gozalo *et al.*, 2007), mientras que su límite superior lo marcaría la aparición de *Ptychagnostus atavus*, considerado como la base del piso Drumiense (Babcock *et al.*, 2007), cuya correlación con las unidades españolas se discute en Gozalo *et al.* (en este volumen). El piso 5 equivale, aproximadamente, al Leoniense y Caesaraugustiense inferior en la escala de pisos españoles (Liñán *et al.*, 1993, 2002).

Pisos ISCS / espa.	zonas	Agnostina	
DRU.	<i>Pardailhania hispida</i> (p.)		
PISO 5	<i>Badulesia granieri</i>	<i>Peronopsella westergardi</i> <i>Condylomyge rex</i> <i>Diplognostus planicauda</i> <i>Pentagnostus aff. krussei</i>	
	<i>Badulesia tenera</i>		
	<i>Eccapara-doxides asturianus</i>		
	?	<i>Peronopsis acadica</i> <i>Condylomyge</i> sp. B <i>Peronopsella pokrovskajae</i>	
	<i>Eccapara-doxides szuyi</i>		
	<i>Acadopara-doxides mureroensis</i>	<i>Peronopsis aff. longinquua</i> <i>Condylomyge cruzensis</i>	
?			
PISO 4 (p.)	<i>Protolenus jilocanus</i>	<i>Condylomyge</i> sp. A - <i>Peronopsis</i> aff. <i>longinquua</i> <i>Condylomyge cruzensis</i>	
BILBIENSE (p.)			
			- 1-5 ejemplares - 5-25 ejemplares - más de 25 ejemplares

DRU.: Drumiense (p.)

Figura 1. Distribución estratigráfica de las especies de agnósticos en el Piso 5 del Cámbrico (Leoniense-Caesaraugustiense inferior) en las Cadenas Ibéricas, con indicación aproximada de la abundancia de ejemplares.

Los materiales que representan este piso en las Cadenas Ibéricas corresponden al Grupo Mesones, concretamente a la parte alta de la Formación Valdemiedes, Formación Mansilla y base de la Formación Murero. Los trilobites procedentes de estos niveles han sido revisados recientemente en las tesis doctorales de Dies Álvarez (2004), Chirivella Martorell (2008) y en diversos trabajos; un listado de los mismos se ofrece en Liñán *et al.* (2008) y Gozalo *et al.* (2008).

En este trabajo se quiere presentar de manera conjunta los hallazgos de Agnostina en este intervalo temporal. Este grupo de trilobites miómeros no es muy abundante en los niveles estudiados, pero constituye un elemento básico tanto para la correlación, dada su amplia distribución geográfica, como para inferir las condiciones ambientales, ya que es un grupo típico de condiciones marinas abiertas (ver Liñán, 1995). En secuencias básicamente monofaciales depositadas en condiciones marinas sublitorales, como es el caso del Grupo Mesones, un dato importante sería la presencia o ausencia de agnóstidos. Su presencia indicaría momentos de mejor conexión con mar abierto, seguramente relacionados con una mayor profundidad o alejamiento de la costa, sobre todo en una región con una paleogeografía de tipo golfo, como proponen Sdzuy & Liñán (1993). Por otro lado, dentro de los niveles con presencia de agnósticos, aquellos que tienen una mayor abundancia y diversidad de agnóstidos serían los que podrían indicar los momentos de máximos relativos del nivel del mar.

En la Figura 1 se resume la distribución estratigráfica de los 10 taxa identificados y se indica la abundancia de los hallazgos. *Condylopyge* sp. A es el agnóstido más antiguo encontrado hasta ahora en las Cadenas Ibéricas, en el Bilbiliense superior o techo del piso 4 (parte alta del Cámbrico inferior o de la serie 2) en la Formación Valdemiedes.

El primer tramo donde los agnóstidos son más abundantes corresponde a la parte alta de la zona de *Acadoparadoxides mureroensis* y base de la de *Eccaparadoxides sdzuyi*, donde se han registrado dos especies, *Condylopyge crucensis* y *Peronopsis* aff. *longuinqu*. Este es el primer nivel donde los agnóstidos presentan una cierta importancia (Liñán & Gozalo, 1986; Dies Álvarez & Gozalo, 2004) y estratigráficamente corresponden a la parte alta de la Formación Valdemiedes.

Los siguientes niveles donde los agnóstidos están presentes corresponden al tramo superior de la Formación Mansilla, aunque siempre con muy pocos ejemplares. Este tramo pertenece a la zona de *Eccaparadoxides asturianus* y base de la zona de *Badulesia tenera*, y en estos niveles se han reconocido tres taxa: *Peronopsis acadica*, *Condylopyge* sp. B y *Peronopsella pokrovskajae*. En la parte alta de esta zona y en la siguiente zona de *Badulesia tenera* su presencia es muy escasa, habiéndose sólo recuperado un par de ejemplares de los niveles basales de la Formación Murero.

Por último, en la base de la zona de *Pardailhan* *hispida* hay otro nivel con bastantes agnóstidos, que presenta la mayor diversidad de los estudiados hasta el momento, con un total de cinco especies reconocidas: *Peronopsis acadica*, *Peronopsella westergardi*, *Condylopyge rex*, *Diplagnostus planicauda* y *Pentagnostus* aff. *krusei*. Estos niveles se sitúan en el tercio inferior de la Formación Murero.

Desde el punto de vista sistemático, merece la pena destacar la primera cita para la subprovincia mediterránea (*sensu* Sdzuy *et al.*, 1999) de las familias Diplagnostidae (*Diplagnostus planicauda*) y Ptychagnostidae (*Pentagnostus* aff. *krusei*), además de la

identificación por primera vez en las Cadenas Ibéricas de la especie *Peronopsella pokrovskajae*, definida en la Cordillera Cantábrica y posteriormente reconocida en la Sierra de Córdoba (Sdzuy, 1968; Liñán Guijarro, 1978).

Por último, de acuerdo con las propuestas de biofacies para el Cámbrico de Liñán (1995), podemos considerar que tanto el tramo con *Condylopyge crucensis* y *Peronopsis* aff. *longuinqu*a en la Formación Valdemiedes como la base de la zona de *Pardailhan*ia hispida en la base de la Formación Murero constituirían ejemplos de la biofacies de trilobites polímeros y miómeros que, en las Cadenas Ibéricas, indicarían momentos de mejor comunicación con el mar abierto y, generalmente, de un nivel del mar más alto. Esta inferencia es coherente con los eventos y regresiones propuestos para el Cámbrico de España (ver Liñán *et al.*, 2002) y, por ejemplo, con las curvas de nivel de mar para este periodo en EE.UU. (Babcock *et al.*, 2007), donde hay un máximo transgresivo que se corresponde con la base del piso Drumiese, cuya correlación más probable sea con la base de la zona de *Pardailhan*ia hispida, el tramo con mayor abundancia y diversidad de agnóstidos de los niveles aquí estudiados.

Agradecimientos

Este trabajo es una contribución al proyecto Consolider CGL2006-12975/BTE ("MURERO") del Ministerio de Educación y Ciencia de España.

Referencias

- Babcock, L.E., Robison, R.A., Rees, M.N., Peng, S. & Saltzman, M.R. 2007. The Global boundary Stratotype Section and Point (GSSP) of the Drumian stage (Cambrian) in the Drum Mountains, Utah, USA. *Episodes* **30**, 84-94.
- Chirivella Martorell, J.B. 2008. *Sistemática de los Trilobites, bioestratigrafía y paleoecología del límite Leoniense-Caesaraugustiense (Cámbrico medio) en las Cadenas Ibéricas (NE de España)*. Tesis Doctoral, Universitat de València, 226 pp. (inédita).
- Dies Álvarez, M.E. 2004. *Bioestratigrafía y Paleoecología de la Formación Valdemiedes (Cámbrico Inferior-Medio) en las Cadenas Ibéricas*. Tesis doctoral. Universidad de Zaragoza. 147 pp. (inédita).
- Dies, M.E. & Gozalo, R. 2004. Agnostida (Trilobita) de la Formación Valdemiedes (Leoniense: Cámbrico Medio basal) de las Cadenas Ibéricas (NE de España). *Boletín Geológico y Minero* **115**, 683-698.
- Gozalo, R., Liñán, E., Dies, M.E., Gámez Vintaned, J.A. & Mayoral, E. 2007. The Lower-Middle Cambrian boundary in the Mediterranean subprovince. In: *The evolution of the Rheic Ocean: From Avalonian-Cadomian active margin to Alleghenian-Variscan collision* (eds. U. Linnemann, R. D. Nance, P. Kraft & G. Zulauf). *Geological Society of America Special Paper* **423**, 359-373.
- Gozalo, R., Liñán, E., Gámez Vintaned, J.A., Dies Álvarez, M.E., Chirivella Martorell, J.B., Zamora, S., Esteve, J. & Mayoral, E. 2008. The Cambrian of the Cadenas Ibéricas (NE Spain) and its trilobites. *Cuadernos del Museo Geominero* **9**, 137-151.
- Liñán Guijarro, E. 1978. Bioestratigrafía de la Sierra de Córdoba. *Tesis doctorales de la Universidad de Granada* **191**, 1-212.
- Liñán, E. 1995. Una aproximación a los ecosistemas marinos cámbricos. In: *La expansión de la vida en el Cámbrico* (Eds. J.A. Gámez-Vintaned y E. Liñán). Institución "Fernando el Católico", Zaragoza, 27-48.
- Liñán, E. & Gozalo, R. 1986. Trilobites del Cámbrico inferior y medio de Murero (Cordillera Ibérica). *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza* **2**, 1-104.
- Liñán, E., Perejón, A. & Sdzuy, K. 1993. The Lower-Middle Cambrian stages and stratotypes from the Iberian Peninsula: a revision. *Geological Magazine* **130**, 817-833.

- Liñán, E., Gozalo, R., Palacios, T., Gámez Vinaned, J.A., Ugidos, J.M. & Mayoral, E. 2002. Cambrian. In: *The Geology of Spain* (eds W. Gibbons & T. Moreno). The Geological Society, London, 17-29.
- Liñán, E., Gozalo, R., Dies Álvarez, M.E., Gámez Vintaned, J.A., Mayoral, E., Chirivella Martorell, J. B., Esteve, J., Zamora, S., Zhuravlev, A. Yu. & Andrés, J.A. 2008. *Fourth International Trilobite Conference Trilo 08 Toledo, Spain, 2008. Post-Conference Field Trip. Lower and Middle Cambrian trilobites of selected localities in Cadenas Ibéricas (NE Spain)*. Universidad de Zaragoza, 52 pp.
- Sdzuy, K. 1968. Trilobites del Cámbrico Medio de Asturias. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, **1** (1967), 77-133.
- Sdzuy, K. & Liñán, E. 1993. Rasgos Paleogeográficos del Cámbrico Inferior y Medio del Norte de España. *Cuaderno do Laboratorio Xeolóxico de Laxe* **18**, 189-215.
- Sdzuy, K., Liñán, E. & Gozalo, R. 1999. The Leonian Stage (early Middle Cambrian): a unit for Cambrian correlation in the Mediterranean subprovince. *Geological Magazine* **136**, 39-48.

Análisis morfométrico en *Soaresirhynchia* (Brachiopoda, Rhynchonellida) del Toarciense inferior (Jurásico) de la Cordillera Ibérica: implicaciones taxonómicas y paleoecológicas

Colás, J.¹

1: Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza. Pedro Cerbuna, 12. 50009 Zaragoza. España. jcolas@unizar.es

El género *Soaresirhynchia* fue definido por Alméras (1994) para agrupar a las especies del Toarciense próximas a *Soaresirhynchia bouchardi* (Davidson), la mayoría de ellas atribuidas anteriormente al género *Stolmorhynchia* Buckman. En la Cordillera Ibérica *Soaresirhynchia* aparece representado únicamente por las formas del Toarciense inferior, que han sido atribuidas a las especies o variedades *bouchardi* Davidson, *hispanica* Choffat, *penichensis* Choffat, *rustica* Dubar, *flamandi* Dubar, *calva* Dubar y *babtisrensis* Rousselle. Pese al elevado número de trabajos publicados en los últimos años en los que se estudian estas formas, el estatus taxonómico de las mismas está mínimamente resuelto. Algunos autores como Dubar (1931) o Rousselle (1974, 1978) consideran estas formas como variedades de *S. bouchardi* mientras otros como Alméras (1994) o Alméras *et al.* (2007) diferencian *S. bouchardi*, en la que incluyen los morfos *hispanica* y *penichensis*, de *S. flamandi*, en la que incluyen el morfo *calva*, y de *S. rustica* y *S. babtisrensis*. El análisis de la variabilidad morfológica existente entre las distintas formas llevado a cabo en este trabajo pretende arrojar algo más de luz sobre el estatus taxonómico de las formas de *Soaresirhynchia* del Toarciense inferior.

Se ha estudiado una muestra constituida por 518 ejemplares provenientes de la Subbiozona Strangewaysi de la sección de Calanda 4 (niveles 23 a 41), en la localidad turolense de Calanda (NE de Teruel, Maestrazgo septentrional). En la muestra están representados todos los morfos comunes entre las poblaciones registradas en las plataformas situadas en torno al Macizo Ibérico (Portugal, norte de África) en proporciones similares: morfo *babtisrensis* (1,5%); morfo *bouchardi* (57,3%); morfo *hispanica* (13,7%); morfo *penichensis* (8,3%); morfo *flamandi* (14,5%); morfo *calva* (1,4%) y morfo *rustica* (3,28%). Esta característica, junto con su tamaño, permite considerar la muestra estudiada como representativa de las poblaciones de *Soaresirhynchia* del Toarciense inferior registradas en las áreas que circundan

el Macizo Ibérico. El morfo *bouchardi* es el que presenta un registro más continuo, dominando todas las asociaciones con porcentajes superiores al 40 %. Los morfos *penichensis*, *hispanica* y *flamandi* también llegan a ser abundantes, alcanzando en ocasiones porcentajes por encima del 20%. Los morfos *rustica*, *babtisrensis* y *calva* aparecen mucho menos representados, sus porcentajes suelen situarse por debajo del 5% y su registro es esporádico a lo largo de la serie.

Para el análisis morfométrico se han considerado 17 variables numéricas, 15 de ellas biométricas y 2 referidas al número de costillas (total en la valva dorsal y sobre el bocel), así como 17 índices morfométricos, obtenidos a partir de las relaciones entre las variables numéricas.

En primer lugar se ha realizado un análisis univariante de la distribución de los valores mediante la elaboración de histogramas de frecuencias con las principales variables. Éstos muestran en general un buen ajuste a una distribución unimodal, lo que permite considerar a la variación morfológica de la muestra como propia de una población monoespecífica (Tintant, 1980). Únicamente la distribución de valores del espesor, la anchura de la deflexión de la comisura anterior, la posición relativa del origen de la costulación y de la uniplicación muestran cierta bimodalidad, aunque en todos los casos las dos modas observadas están muy próximas. La interpretación de estos resultados supone que podrían reconocerse al menos dos poblaciones en base a ciertos caracteres que no se distribuyen de manera continua y uniforme en la muestra. Sin embargo no se detecta una clara multimodalidad, por lo que no parece probable que la discontinuidad en los valores corresponda a los diferentes morfos y que estos representen especies distintas.

Para conocer el patrón de dispersión de los ejemplares de los distintos morfos en el espacio multidimensional, así como para conocer las variables que condicionan esa dispersión se han realizado dos análisis de componentes principales, uno con las variables métricas y otro con los índices morfométricos. Los gráficos de dispersión obtenidos para los tres primeros componentes principales en ambos análisis muestran un área de dispersión de los ejemplares bastante homogénea, con un área central que presenta una alta densidad de ejemplares bordeada por una periferia donde la densidad disminuye, por lo que la distribución parece ajustarse a la normalidad. En estos gráficos los distintos morfos aparecen poco diferenciados, con una gran superposición en sus áreas de dispersión y posiciones muy próximas de sus valores medios (Fig. 1).

La unimodalidad o ligera bimodalidad en la distribución de los valores de las variables en los ejemplares, así como la escasa diferenciación en los componentes principales que presentan los morfos de *Soaresirhynchia* suponen pruebas suficientes de la continuidad de la variación de la forma dentro de la muestra estudiada. Como se ha indicado anteriormente, la muestra estudiada puede considerarse representativa de las poblaciones de *Soaresirhynchia* desarrolladas en áreas cercanas durante el Toarciense inferior donde también se reconocen los distintos morfos. Por ello no es factible considerar a ninguno de los morfos como especies independientes, sino como la expresión de la gran variabilidad morfológica dentro de *S. bouchardi*.

S. bouchardi aparece en la Cuenca Ibérica tras el evento de extinción que tiene lugar en la Biozona Tenuicostatum. Su rango de distribución estratigráfica comprende la Subbiozona Strangewaysi de la Biozona Serpentinum (García Joral & Goy, 2000). En la parte inferior de esta unidad, durante la cual se detecta un descenso en el nivel del mar relativo en la cuenca, *S.*

bouchardi es el único taxón de braquiópodo registrado. En la parte superior de la subbiozona se registra la aparición de nuevos taxones de braquiópodos que caracterizan la Bioprovincia Española (*Homoeorhynchia*, *Choffatirhynchia* y *Telothyris*) coincidiendo con un cambio de tendencia en la evolución secuencial hacia un ascenso del nivel del mar relativo. En la sección de Calanda 4 se registra también este cambio de tendencia, aunque es ligeramente anterior al primer registro de los nuevos taxones (nivel 34 y nivel 39 respectivamente).

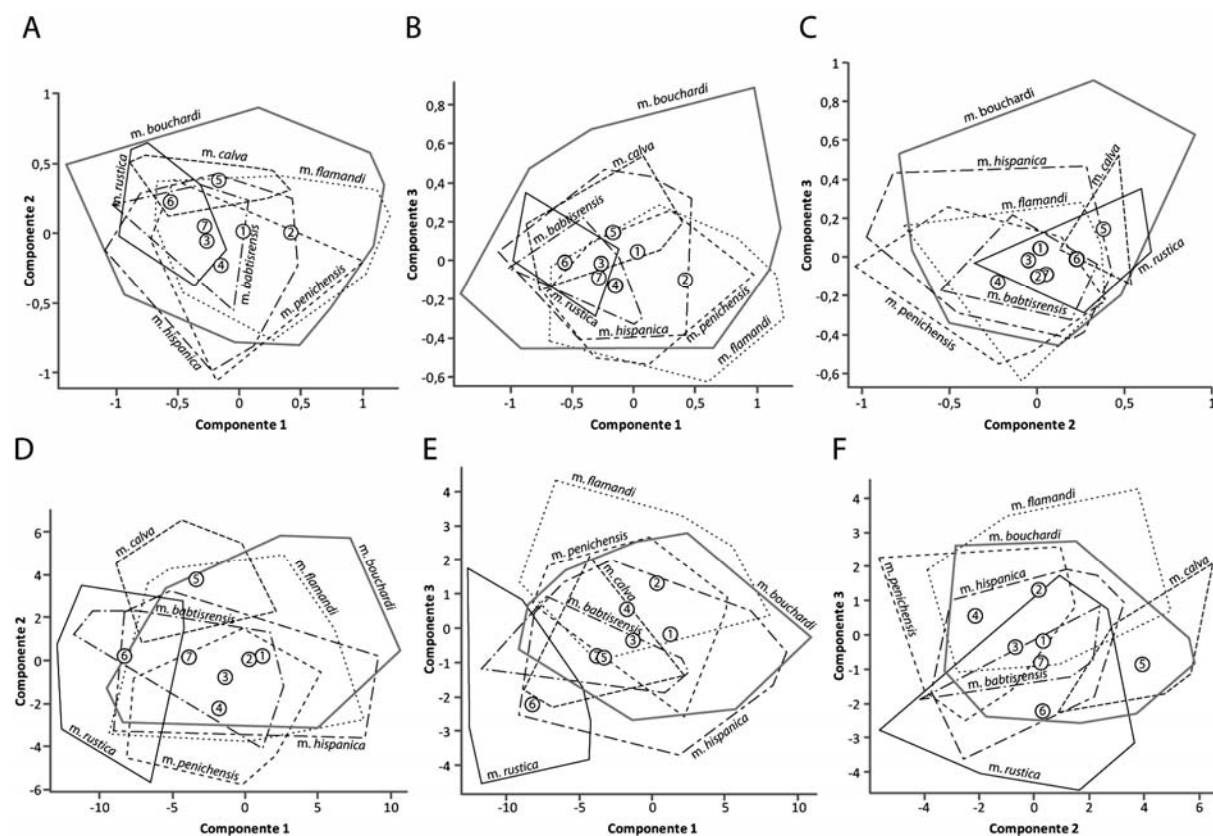


Figura 1. Áreas de dispersión de los ejemplares de los diferentes morfos de *S. bouchardi* en los espacios definidos por los componentes principales. Los números indican la posición de los valores medios de los morfos *bouchardi* (1), *flamandi* (2), *hispanica* (3), *penichensis* (4), *calva* (5), *rustica* (6) y *babtisrensis* (7). **A:** Espacio definido por los componentes 1 y 2 del análisis de variables métricas. **B:** Espacio definido por los componentes 1 y 3 del análisis de variables métricas. **C:** Espacio definido por los componentes 2 y 3 del análisis de variables métricas. **D:** Espacio definido por los componentes 1 y 2 del análisis de índices morfométricos. **E:** Espacio definido por los componentes 1 y 3 del análisis de índices morfométricos. **F:** Espacio definido por los componentes 2 y 3 del análisis de índices morfométricos.

Para contrastar la influencia de los cambios de nivel del mar relativo y de la aparición de nuevos taxones de braquiópodos en el patrón de variabilidad morfológica de *S. bouchardi* se ha analizado la variación vertical en la distribución de los valores de los componentes principales de los análisis anteriores. Los resultados de este análisis muestran una disminución progresiva en la talla general de los ejemplares a lo largo de la sección. En el tramo inferior, durante el que se registra un descenso del nivel del mar relativo, se aprecia una tendencia hacia el descenso en la densidad de costulación, mientras que en el tramo superior, depositado en la fase de ascenso del nivel del mar relativo, los valores de ésta oscilan dentro de un rango de variabilidad más restringido. Esta reducción del rango de

variabilidad en el tramo superior también se aprecia en la talla general y en otros caracteres como el origen de la costulación y la deflexión de la comisura anterior o la anchura de ésta. Este patrón se ha interpretado como una reducción de la variabilidad morfológica, que se manifiesta también por una reducción en la diversidad de los morfos y un aumento en la dominancia del morfo *bouchardi*. El cambio en la tendencia de la evolución secuencial también provoca un aumento en la amplitud de las costillas y en el espesor de la valva dorsal de los ejemplares.

Por lo tanto el patrón en la variación morfológica de las sucesivas poblaciones de *S. bouchardi* registradas en la sección presenta diversas tendencias y variaciones significativas que muestran cierta relación con cambios ambientales. La mayor variabilidad morfológica y diversidad de morfos en el tramo inferior, que puede correlacionarse con el intervalo en el que *S. bouchardi* es el único braquiópodo registrado en la Cordillera Ibérica, puede interpretarse como un reflejo del carácter pionero y la estrategia oportunista de este taxón al colonizar los nichos ecológicos vacantes tras el evento de extinción registrado en la Biozona Tenuicostatum (*cfr.* García Joral y Goy, 2000). La reducción de los rangos de variabilidad morfológica de los ejemplares en el tramo superior, en el que se registra el ascenso del nivel del mar relativo, puede interpretarse como una reducción del nicho ecológico de este taxón debido a los cambios ambientales y la competencia con los nuevos taxones que colonizan la cuenca. Estos resultados necesitan para su contrastación la realización de estudios de carácter similar en más localidades de la Cordillera Ibérica, así como en otras áreas cercanas en las que se reconoce esta gran variabilidad en *S. bouchardi*, como Argelia, Marruecos o Portugal.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el proyecto CGL2008-01273/BTE (MICINN) con la ayuda de una beca de F.P.U. AP2007-03856 (MICINN). El autor también desea agradecer a la Dra. Beatriz Azanza (UZ) y al Dr. Fernando García Joral su ayuda durante la realización de este trabajo.

Referencias

- Alméras, Y. 1994. Le genre *Soaresirhynchia* nov. (*Brachiopoda, Rhynchonellacea, Wellerellidae*) dans le Toarcien du sous-bassin nord-lusitanien (Portugal). *Docum. Lab. Géol. Lyon* **130**, 1-135.
- Alméras, Y., Elmi, S. y Fauré, P. 2007. Les braquiopodes liasiques d'Algerie occidentale. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon* **163**, 1-241.
- Dubar, G. 1931. Brachiopodes liasiques de Catalogne et des régions voisines. *Butlletí de l'Institutió Catalana d'Història Natural* **31**, 103-180.
- García Joral, F. & Goy, A. 2000. Stratigraphic Distributions of Toarcian Brachiopods from the Iberian Range (Spain) and its relation to Depositional Sequences. In: *Advances in Jurassic Research 2000* (Eds. R.L. Hall & P.L. Smith), *GeoResearch Forum* **6**, 381-386.
- Rousselle, L. 1974. Le genre *Stolmorhynchia* (*Rhynchonellacea*) dans le lias supérieur du Haut Atlas central et oriental (Maroc). *Notes du Service géologique du Maroc* **36** (264), 141-151.
- Rousselle, L. 1978. Polymorphisme phénotypique et spéciation chez *Stolmorhynchia bouchardi* (Davidson) *s.l.* (*Brachiopode, Rhynchonellacea*) du Toarcien, en Europe et au Magreb. *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France* **2**, 75-78.
- Sadler, P.M., Osleger, D.A. & Montañez, I.P. 1993. On the labeling, length and objective basis of Fischer plots. *Journal of Sedimentary Research* **63**, 360-368.
- Tintant, H. 1980. Problématique de l'espèce en paléozoologie. In: *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*, (Eds. C. Bocquet *et al.*) Société Zoologique de France, Paris, 321-372.

Cambios paleoambientales mediante foraminíferos en la sección del Garruchal (Cuenca del Bajo Segura). Relación con la Crisis de Salinidad Messiniense

Corbí, H.¹, Caracuel, J.E.¹, Soria, J.M.¹ y Yébenes, A.¹

1: Departamento de Ciencias de la Tierra y del Medio Ambiente. Universidad de Alicante. Apdo. 99, San Vicente del Raspeig. 03080 Alicante. España. hugo.corbi@ua.es, jesus.soria@ua.es, ayeb@telefonica.net

La Cuenca Neógena del Bajo Segura se localiza en el extremo oriental de la Cordillera Bética, entre el sur de la ciudad de Alicante y Murcia. Esta cuenca presenta un registro estratigráfico, marino y continental bastante continuo y gran diversidad de sistemas de depósito. El registro Messiniense y Plioceno de esta cuenca se ha examinado recientemente en relación a los eventos paleoambientales acontecidos antes, durante y tras la Crisis de Salinidad del Messiniense (Soria *et al.*, 2008; Corbí *et al.*, 2009). De acuerdo con Soria *et al.* (2008) en el relleno del sector sur de esta cuenca se pueden establecer tres unidades aloestratigráficas principales (sintemas), limitadas por discontinuidades mayores: Tortoniense-Messiniense I (T-MI), Messiniense II (MII) y Plioceno (P). El objetivo fundamental de esta comunicación es presentar los resultados preliminares sobre los cambios paleoambientales relacionados con la Crisis de Salinidad Messiniense registrados en la sección Garruchal, donde se reconocen excepcionalmente los sintemas T-MI, MII y P. Con este propósito se han analizado las distribuciones de foraminíferos, así como los parámetros paleoambientales de las diferentes unidades y sistemas de depósito, lo que ha permitido diferenciar ocho asociaciones de foraminíferos.

Se han analizado 60 muestras mediante un estudio semicuantitativo de la fracción de 125 µm (Murray, 1991). En la identificación taxonómica se han seguido los criterios propuestos por Serrano (1979) y Kennett y Srinivasan (1983) para los foraminíferos planctónicos, y los de AGIP (1982) y Loeblich & Tappan (1988) para los bentónicos. Se ha adoptado el esquema bioestratigráfico propuesto por Iaccarino & Premoli-Silva (2007), que integra las diferentes biozonas, subzonas y eventos habitualmente utilizados para el Neógeno. Los parámetros paleoecológicos empleados en la reconstrucción paleoambiental han sido: i) índices de diversidad (Shannon-Weaver, equitatividad y alfa de Fisher); ii) relación de foraminíferos planctónicos/bentónicos; iii) estimación de la paleobatimetría (Hinsbergen *et al.*, 2005); iv) relación entre foraminíferos bentónicos epifaunales e infaunales; v) distribución de marcadores de estrés sobre el fondo (Hinsbergen *et al.*, 2005); y vi) ecomorfogrupos de foraminíferos bentónicos.

El análisis bioestratigráfico ha permitido reconocer diversos bioeventos de foraminíferos planctónicos. En la parte inferior del sintema T-MI queda registrada de forma regular *Globorotalia menardii* gr., presente hasta la primera aparición regular de *Globorotalia miotumida* gr., evento que marca aproximadamente el límite Tortoniense-Messiniense. De este modo, la parte inferior del sintema se asigna a la Zona MMi12 (techo del Tortoniense), mientras que el resto se incluye en la Zona MMi13 (Messiniense). Hacia la parte media de la sección se ha reconocido la primera aparición regular de *Globorotalia nicolae*, que marca la Subzona MMi13a. En la parte media-alta del sintema T-MI se ha reconocido el cambio de sentido de enrollamiento de sinistrorso a dextrorso de *Neogloboquadrina acostaensis*, evento que permite diferenciar las Subzonas MMi13b y MMi13c dentro de la parte alta del sintema T-MI. En lo que respecta al sintema MII, éste se incluye dentro del Messiniense terminal

(C3r), según se ha justificado por criterios magnetoestratigráficos en el trabajo de Soria *et al.* (2008). Por último, en el sintema P no se han reconocido marcadores bioestratigráficos. No obstante, éste se ha incluido dentro del Plioceno inferior, ya que en otros puntos del borde sur de la cuenca (secciones de la Pedrera y El Canal) materiales equivalentes han sido datados como Plioceno inferior (Soria *et al.*, 2008)

El análisis de las distribuciones de foraminíferos, así como las variaciones en los parámetros paleoambientales, ha permitido establecer ocho asociaciones fundamentales de foraminíferos (cinco en el sintema T-MI, una en el MII y dos en el P). En el sintema Messiniense I se han diferenciado las siguientes asociaciones, que se suceden en la vertical: **MI_a**: característica de ambientes de talud (batial) y registrada en margas con intercalaciones frecuentes de areniscas turbidíticas. Está dominada por foraminíferos planctónicos y, en menor medida, por foraminíferos bentónicos, frecuentemente resedimentados y/o reelaborados. Se reconocen faunas de diferentes ambientes (batiales, circalitorales e infralitorales), además de rasgos tafonómicos no homogéneos con diferentes grados de disolución, abrasión y rotura.

MI_b: asociación típica de ambientes de plataforma externa-talud (circalitoral-batial) y representada, al igual que la anterior, en depósitos de margas con areniscas turbidíticas; sin embargo, se diferencia por el menor contenido en foraminíferos planctónicos, en los mayores índices de diversidad y por poseer rasgos tafonómicos mucho más homogéneos. Los foraminíferos bentónicos predominantes son característicos de ambientes circalitorales (*Cibicides bradyi*, *Cibicides pseudoungerianus*, *Gyroidina* spp., *Oridorsalis* spp. y *Spiroplectammina* spp.), aunque también son frecuentes los foraminíferos de ambientes batiales (*Pullenia bulloides* y *Sphaeroidina bulloides*, *Uvigerina cylíndrica* y *Uvigerina striatissima*). Además, son relativamente frecuentes los marcadores de estrés sobre el fondo, como *Bolivina* spp., *Bulimina* spp. y *Globobulimina* spp.

MI_c: característica de ambientes de talud (circalitoral-batial) con marcado estrés ambiental y registrada en depósitos de margas con frecuentes intercalaciones de diatomitas. Son frecuentes los foraminíferos de modo de vida infaunal, como *Bolivina spathulata* y *Globobulimina* spp. Los foraminíferos planctónicos son típicos de ambientes más someros que en la anterior asociación y están constituidos principalmente por *Globigerina* spp. y *Globigerinoides* spp.

MI_d: asociación característica de ambientes de plataforma (circalitoral) y representada en depósitos de margas con intercalaciones de areniscas. Presenta menor porcentaje de foraminíferos planctónicos respecto a las anteriores e índices de diversidad menores. Entre los foraminíferos planctónicos son frecuentes *Globigerina* spp., *Globigerinoides* spp. y *Globoturborotalita* spp, mientras que entre los bentónicos dominan las especies típicas de ambientes circalitorales (*Cibicides dutemplei*, *Cibicides ungerianus* y *Melonis* spp.) e infralitorales (*Ammonia beccarii*, *Biasterigerina planorbis* y *Elphidium* spp.). Además, y en menor medida que en la anterior asociación, son frecuentes los marcadores de estrés sobre el fondo, como *Bulimina echinata*, *Bolivina* spp. y *Valvulineria complanata*. **MI_e**: característica de ambientes de plataforma interna (infralitoral) y representada en depósitos de margas y areniscas. Constituida mayoritariamente por foraminíferos epibentónicos propios de ambientes próximos a la costa y con vegetación (*A. beccarii*, *Elphidium* spp. y *Textularia* spp.).

En lo que se refiere al sintema Messiniense II, la mayor parte de las muestras presentan un alto porcentaje en fracción detrítica, con un contenido muy escaso de microfósiles. No obstante, se ha podido caracterizar la asociación **MII_a**, que es típica de ambientes de laguna costera donde son frecuentes los ostrácodos (*Cyprideis* spp.) y los foraminíferos epibentónicos de ambientes restringidos e infralitorales (*A. beccarii*, *Ammonia tepida*, *Elphidium macellum*, *Elphidium granosum*, *Haynesina germanica* y *Quinqueloculina* spp.).

En el sintema Plioceno se han establecido dos asociaciones:

P1_a: asociación típica de ambientes de plataforma externa (circalitoral) y registrada en depósitos de margas. Son frecuentes los foraminíferos planctónicos, con *Globigerina* spp. y *Globigerinoides* spp. como especies más representativas, y en mayor cantidad los foraminíferos bentónicos de carácter circalitoral e infralitoral, como *C. dutemplei*, *Nonion commune* y *Textularia gramen*. Son abundantes también los marcadores de estrés sobre el fondo, como *Bulimina aculeata*, *Globobulimina* spp. y *Fursenkoina* spp.

P2_a: Asociación típica de ambientes de carácter infralitoral con vegetación, mucho menos diversa que la anterior y con los foraminíferos epibentónicos *A. beccarii*, *Elphidium crispum* y *N. commune* como especies representativas.

Las asociaciones de foraminíferos representadas en la sección del Garruchal ilustran la siguiente sucesión de eventos paleoambientales. 1) Sintema T-MI; sedimentación marina con los siguientes rasgos: a) progresiva somerización de la cuenca, deducida por la evolución en la vertical de asociaciones de carácter batial, circalitoral e infralitoral; y b) registro de condiciones de alto estrés ambiental, fundamentalmente en la parte media del sintema, en un contexto circalitoral-batial, y en menor medida en la parte superior, en un ambiente de carácter circalitoral-infralitoral. 2) Sintema MII; sedimentación lagunar de influencia marina. 3) Sintema P; sedimentación marina en un contexto de plataforma (circalitoral-infralitoral) con ligero estrés ambiental sobre el fondo. En relación con la Crisis de Salinidad del Messiniense, el Sintema T-MI muestra condiciones marinas equivalentes a las registradas en otras cuencas neógenas béticas, como Sorbas (Miembro Abad) o la clásica Formación Trípoli de Sicilia. Esta sedimentación caracteriza la etapa pre-evaporítica del Messiniense. El cambio del Sintema T-MI al MII trae como consecuencia una drástica reducción de la biodiversidad. Este último sintema es equivalente estratigráficamente a la unidad Lago Mare-Evaporitas Superiores, si bien en nuestro caso las asociaciones de foraminíferos indican ambientes lagunares con clara influencia marina. El Sintema P representa la unidad post-evaporítica, equivalente a la formación Trubi de Sicilia, y registra un aumento de la biodiversidad de foraminíferos en coincidencia con la reinundación del Mediterráneo a inicios del Plioceno.

Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado en el marco del proyecto de investigación CGL2007-65832 (MCyT), la Beca Predoctoral AP2005-1908 (MEC) y el grupo de investigación Cambios Paleoambientales de la Universidad de Alicante (VIGROB-167).

Referencias

- AGIP. 1982. *Foraminiferi Padani (Terziario e Quaternario)*. Agip Mineraria, second edition, Milan, Italy, 52 lám.
- Corbí, H., Caracuel, J.E., Dinarés-Turell, J.D., Lancis, C., Pina, J.A., Soria, J.M., Tent-Manclús, J.E. & Yébenes, A. 2009. La sección de San Miguel de Salinas (Cuenca del Bajo Segura). Significado

- paleoambiental de las asociaciones de foraminíferos en relación con la Crisis de Salinidad del Messiniense. *Geogaceta* **46** (en prensa).
- Fisher, R.A., Corbet, A.S. & Williams, C.B. 1943. *Journal of Animal Ecology* **12**, 42–58.
- Hinsbergen van, D.J.J., Kouwenhoven, T.J. y Van der Zwaan, G.J. 2005. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **221**, 245–265.
- Iaccarino, S. & Premoli-Silva. 2007. *Practical manual of Neogene planktonic foraminifera. International school on planktonic foraminifera*. 6th course, Università degli Studi di Perugia, Perugia, 140 pp., 39 lám.
- Kennett, J.P., and Srinivasan, M.S., 1983. *Neogene Planktonic Foraminifera: A Phylogenetic Atlas*: Stroudsburg, PA (Hutchinson Ross), 265 pp.
- Loeblich, A.R. & Tappan, H. 1988. *Foraminiferal genera and their classification*. Van Nostrand Reinhold Company, New York, 970 pp.
- Murray, J.W. 1991. *Ecology and paleoecology of benthic foraminifera*, Longman Scientific and Technical/Wiley, UK/New York, 397 pp.
- Shannon, C. E., & Weaver, W. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. The University of Illinois Press, Urbana, Illinois, 93 pp.
- Serrano, F. 1979. *Los foraminíferos planctónicos del Mioceno Superior de la Cuenca de Ronda y su comparación con los de otras áreas de la Cordillera Bética*. Serv. Publ. Universidad de Málaga, Tesis Doctoral, Universidad de Málaga, 272 pp., 40 lám.
- Soria, J.M., Caracul, J.E., Corbí, H., Dinarès-Turell, J., Lancis, C., Tent-Manclús, J.E., Viseras, C. & Yébenes A. 2008a. The Messinian–early Pliocene stratigraphic record in the southern Bajo Segura Basin (Betic Cordillera, Spain): Implications for the Mediterranean salinity crisis. *Sedimentary Geology* **203**, 267–288.

Estudio biosedimentario de la sección de las Ilces, Formación Cosgaya, Carbonífero (Cantabria)

Coronado, I.¹ y Rodríguez, S.¹

1: Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas e Instituto de Geología Económica. CSCIC-UCM. c/ José Antonio Novais 2, Ciudad Universitaria. E-28040 Madrid. España. ismael.coronado@geo.ucm.es, sergrodr@geo.ucm.es.

El presente trabajo tiene como objetivo principal realizar un estudio biosedimentario, con el fin de identificar las características ambientales que permitieron la sedimentación de los materiales que componen la sección de las Ilces, perteneciente al Pensylvaniense del valle de Liébana (Cantabria). El afloramiento de estudio se sitúa en el kilómetro 17,8 de la N-621 (Carretera de Potes a Fuente De), al Este del municipio de las Ilces.

Los materiales de estudio se ubican dentro de la Zona Cantábrica y, más concretamente, pertenecen a la Unidad de Pisurga Carrión. Estos materiales se incluyen en la Formación Cosgaya, la cual pertenece al Grupo Potes y fueron estudiados por Maas (1974). Posteriormente a este trabajo ningún autor ha vuelto a considerarlos, pese a su evidente interés paleontológico y sedimentológico.

La metodología empleada es la clásica en estudios biosedimentarios. Primeramente se realizó un levantamiento estratigráfico (ver Fig. 1A) en la sección de estudio y posteriormente se analizaron los componentes deposicionales, las microfacies y se comprobaron las relaciones espaciales y temporales entre las mismas.

Se han reconocido tres conjuntos estratigráficos principales. Por un lado, un conjunto basal compuesto por el tramo M, que presenta calizas negras, masivas, con un marcado carácter bioconstruido. Por otra parte se ha reconocido un segundo conjunto, formado principalmente por una sucesión de tramos tableados (numerados del 1-5) que presentan una alternancia entre tramos bioclásticos y bioconstruidos, siendo los tramos bioclásticos más abundantes a techo de la sección. Por último, se ha reconocido un tercer conjunto formado por el tramo 6, que presenta también un carácter bioconstruido; está formado por unas calizas negras masivas, que presentan una distribución de los componentes en parches.

Los componentes esqueléticos que se han reconocido son algas calcáreas, como bioconstructor principal, entre las que se han identificado *Clorophycophytas*, cuyos géneros más abundantes son *Donezella*, *Beresella* y *Anthracoporella*?; *Rodophycophtas*, entre las que destaca la presencia de *Ungdarella*, *Komia* y *Petschoria*; *Cyanophytas*, como *Ortonella* y *Girvanella*, así como abundantes organismos de afinidades inciertas.

Por otra parte, cabe destacar la abundancia de cnidarios, también bioconstructores primarios, subrayando los géneros *Caninostrotion*, *Semenophyllum* y *Kionophyllum* como corales rugosos y la presencia de frecuentes syringopóridos.

Asimismo, se han encontrado abundantes foraminíferos, destacando la presencia de *Eostaffella*, *Millerella*, *Ozawainella*, *Pseudostaffella*, *Profusulinella*, *Golbivalbulina*, *Bradyina*, *Palaetextularia* y *Tetrataxis*.

Por último, es importante remarcar la presencia de poríferos (*Chaetetes*), moluscos (bivalvos, gasterópodos y cefalópodos), fragmentos de braquiópodos, equinodermos, briozoos, ostrácodos e icnofósiles.

La caracterización de las microfacies se ha realizado atendiendo a la fábrica y la textura deposicional, a los componentes deposicionales (con especial atención a los componentes esqueléticos) y a la diagénesis de cada una de las muestras estudiadas.

Tras el estudio en lámina delgada de 68 muestras, se han reconocido un total de siete microfacies (MF-1 a MF-7), englobadas en tres grupos de microfacies principales. Un primer grupo donde dominan los elementos bioconstructores y que incluye MF-2, MF-3 y MF-5. Un segundo grupo en el cual dominan los elementos bioclásticos y que incluye MF-4 y MF-6, y un tercer grupo en el que domina la fracción micrítica frente a la esquelética, e incluye MF-1 y MF-7.

La relación de microfacies reconocidas es la siguiente:

MF-1: Wackestone bioclástico con pequeñas masas de *Donezella* estabilizantes; MF-2: Boundstone de organismos estabilizadores y soportantes; MF-3: Boundstone/Packstone de intraclastos y peloides; MF-4: Wackestone/Packstone bioclástico; MF-5: Boundstone/Packstone de *Donezella*; MF-6: Packstone peloidal bioclástico; y MF-7: Mudstone/Wackestone de calcisphaeras s.l. y ostrácodos.

La sección de estudio se ha datado dentro del Pensilvaniense como Bashkiriense a partir de la siguiente asociación: *Eostaffella*, *Millerella*, *Ozawainella*, *Pseudostaffella*, *Profusulinella*, *Globivalvulina* y ejemplares pertenecientes a *Archaeodiscidae* (Pedro Cózar, com. pers.). La presencia de *Pseudostaffella* con formas muy evolucionadas y escasos ejemplares de *Profusulinella* indica que la sección se encontraría en la parte basal de la Zona *Profusulinella* A (Ginkel, 1965), horizonte Tashatiniense (Work, 2004).

A partir del análisis porcentual, realizado con las cartas de Bacelle (en Flügel, 2004), se ha caracterizado el tipo de bioconstrucción mediante la situación de estos porcentajes en un diagrama *MSC* (Matrix, Skeleton, Cavity/Cement) propuesto por Riding (2002) para caracterizar bioconstrucciones. Se ha ubicado la bioconstrucción de Las Ilces dentro del campo de los montículos y próxima al campo de los parches arrecifales debido a su alto porcentaje en elementos bioconstructores (principalmente algas calcáreas, corales y poríferos).

Tras haber caracterizado la bioconstrucción e identificado cada microfacies, se ha procedido a analizar la distribución de las mismas, tanto temporalmente como espacialmente, con la ayuda proporcionada por los datos paleontológicos, para identificar las condiciones de formación de los montículos de Las Ilces. Dicha distribución se puede observar en la Figura 1B.

La MF-1 se desarrollaría sobre una plataforma media-somera por debajo del nivel de base del oleaje y por encima del nivel de base de tormentas. Se trata de las facies más profundas de la sección, donde se desarrollarían pequeñas masas de *Donezella* que alternarían con zonas más bioclásticas, formando lentamente el sustrato base para la generación de un primer montículo, constituyendo esta microfacies la base del montículo.

Suprayacente a esta microfacies, encontramos la MF-2, microfacies totalmente bioconstruida. Se caracteriza por ser ligeramente menos profunda, como marca la presencia de corales y chaetétidos. El crecimiento en la vertical del montículo hace que éste se vea influenciado por eventos energéticos puntuales, como muestra la MF-2, que en ocasiones presenta niveles de removilización. Posteriormente a estos episodios energéticos, el montículo se recuperaría utilizando las capas de removilización como sustrato. Esta microfacies es característica del núcleo del montículo.

A medida que el montículo crece tanto en la horizontal como en la vertical se vería fuertemente afectado por momentos de máxima energía en las partes superiores correspondientes a eventos de tormentas. Estas zonas se destruirían parcialmente generando acumulaciones bioclásticas removilizadas, sin ordenamiento interno, con un alto contenido en elementos esqueléticos procedentes del núcleo de montículo. Estos eventos formarían la MF-6, en las zonas más someras y próximas al montículo, apareciendo de forma continua a lo largo de la sección. Éstos se pueden observar en los tramos tableados superiores (tramos 3 y 5) y en la propia estructura del montículo (muestra IL/M4V) y son característicos de zonas de talud del mismo.

Por otra parte, la MF-4 aparece en zonas más distales de estos taludes, con sedimentación dispersa de restos bioclásticos variados, con ordenamiento interno, producido por decantación tranquila y cuya procedencia estaría más condicionada a los primeros crecimientos del montículo. Se observa una clasificación positiva, con un aumento del tamaño de grano hacia el techo de cada tramo en los niveles de talud.

A medida que crece la estructura en la vertical y se forman estos depósitos laterales de talud, el montículo se expande en la horizontal, generando masas de *Donezella* tabulares, paralelas a la pendiente, desarrollándose la MF-5, que sólo se encuentra en los tramos tableados y que marcan un crecimiento del montículo hacia la plataforma más somera, formando pequeños biostromos. Por encima de estos tramos aparece el tramo 4, que posee unas características de pequeños biohermos adyacentes a la estructura principal, como indica

su contenido paleontológico en corales, chaetétidos y algas. Entre la estructura principal y estos biohermos se habrían generado zonas protegidas donde se depositaría la MF-7, que presenta abundantes calcisphaeras y ostrácodos propias de ambientes protegidos. Estas facies deben haberse desarrollado en la zona de sombra del crecimiento del montículo. Por encima de éste encontramos el tramo 5, con un nuevo desarrollo de la MF-6.

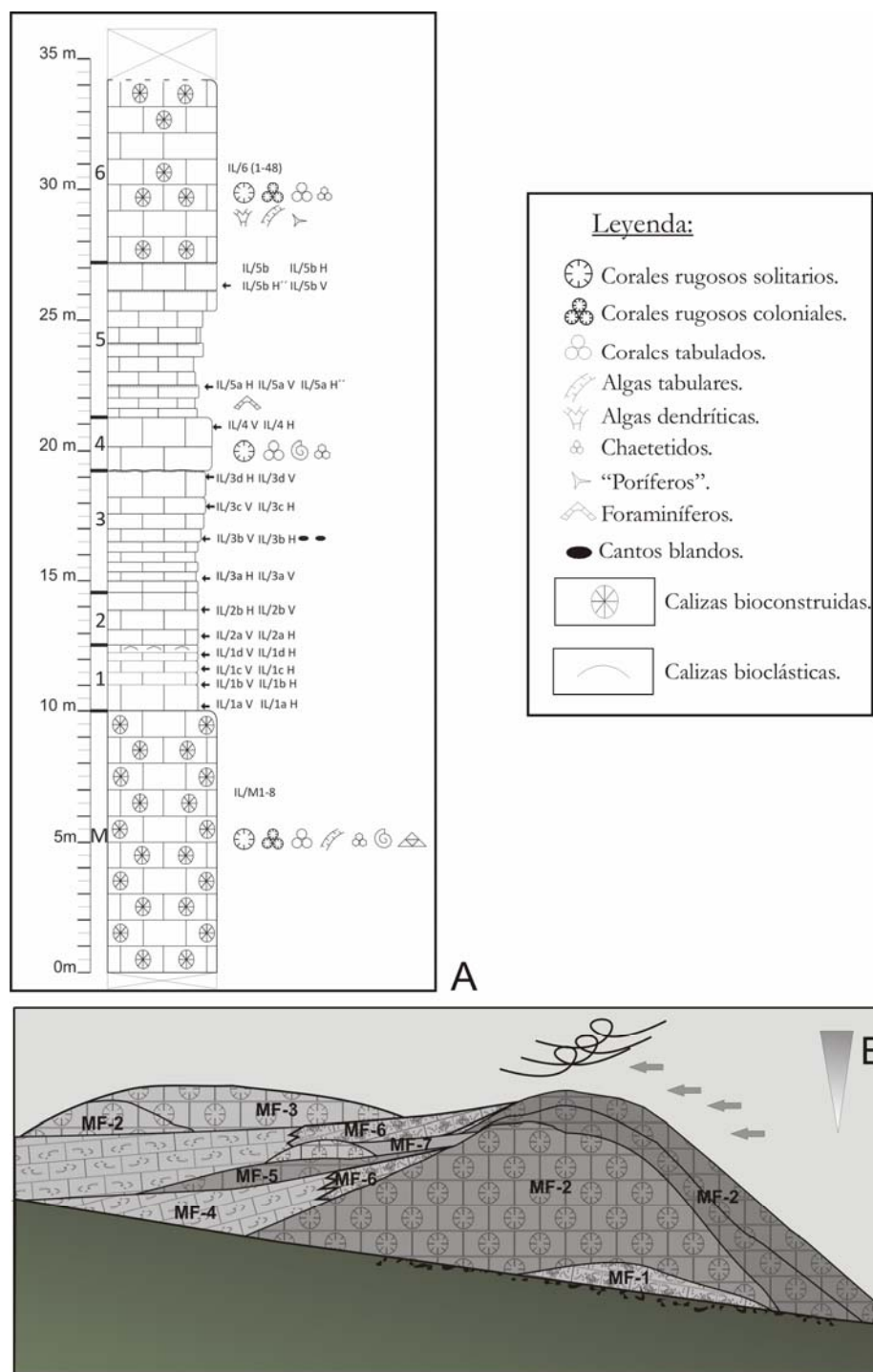


Figura 1. A: columna estratigráfica de la sección de las Ilces. B: modelo de distribución de las distintas microfacies (no a escala).

Favorecido por la subsidencia tectónica se generaría un nuevo montículo, anexo al anterior, que se correspondería con el tramo 6. Éste se caracteriza por la presencia de MF-2 y mayoritariamente de MF-3, la cual presenta un cambio en la asociación de bioconstructores principales, donde destacan la presencia de *Petschoria – Anthracoporella?*, syringopóridos, corales rugosos, chaetétidos y poríferos de tipo *Cystauletes*, con un contenido subordinado en *Donezella*.

La MF-3 parece indicar un medio más somero, ya que hay una alta producción de *Girvanella* y *Ortonella*, así como una alta generación de intraclastos, peloides y niveles de removilización (fragmentos de talos de *Petschoria* y borings retrabajados). El ambiente es también más protegido, como indica la asociación de *Petschoria-Anthracoporella?*, que como puntualizó Rácz (1964) preferiría un ambiente de poca agitación.

Agradecimientos

Se agradece la inestimable colaboración de Pedro Cózar Maldonado y Diego García Bellido, así como del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid. Esta investigación se enmarca en el proyecto CGL2006-03085/BTE.

Referencias

- Flügel, E. 2004. Microfacies of carbonate rocks: analysis, interpretation and application. *Springer*, 976 pp.
- Maas, K. 1974. The geology of Liebana, Cantabrian Mountains, Spain; deposition and deformation in a flysch area. *Leidse Geologische Mededelingen* **49**, 379-465.
- Rácz, L. 1964. Carboniferous calcareous algae and their associations in the San Emilian and Lois-Ciguera Formations (Prov. León NW Spain). *Leidse Geologische Mededelingen* **31**, 1-112.
- Riding, R. 2002. Structure and composition of organic reefs and carbonate mud mounds: concepts and categories. *Earth-Science Reviews* **58**, 163-231.
- Work, D.M. 2004. Chairman's column. *Newsletter on Carboniferous Stratigraphy. I.U.G.S. Subcommision on Carboniferous Stratigraphy* **22**, 1-3.

Estudio preliminar sobre la cartografía radiométrica como método para la prospección de yacimientos de vertebrados

Coronado, I.¹, Colmenar, J.¹, Cruz, J.A.², Díaz Berenguer, E.¹ y Martos, R.²

1: Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas. UCM. c/ José Antonio Novais 2, Ciudad Universitaria. E-28040 Madrid. España. ismael.coronado@geo.ucm.es, jorgecolmenarlallena@hotmail.com y geo_edb_85@yahoo.es

2: Departamento de Cristalografía y Mineralogía, Facultad de Ciencias Geológicas. UCM. c/ José Antonio Novais 2, Ciudad Universitaria. E-28040 Madrid. España. jcruzmartinez@gmail.com y r_marxs@hotmail.com

Son diversas las técnicas geofísicas no destructivas que se han utilizado para la prospección paleontológica y arqueológica. Entre otras se pueden destacar el empleo de georadar, sondeos eléctricos verticales, detección por infrarrojos, cartografía química, magnetometría y tomografía sísmica.

Durante las campañas de exploración de materiales uraníferos ha sido habitual la aparición casual de yacimientos paleontológicos de vertebrados en diferentes lugares del mundo. Entre los que destacan en España los yacimientos paleontológicos de Córcoles y Loranca del Campo, descubiertos a principios de los años sesenta por la Junta de Energía Nuclear. En la exploración de yacimientos radiactivos de interés económico cabe subrayar la utilización de

técnicas radiométricas, geoquímicas y de fluorescencia con el fin de cartografiar las mineralizaciones radiactivas en superficie.

Algunos autores, entre los que destacan, Crusafont & Quintero (1970) y Jones & Burge (1998), han aplicado con éxito métodos radiométricos para la localización de yacimientos paleontológicos de vertebrados. Estos investigadores afirman que las mineralizaciones de uranio encontradas en los restos óseos son las responsables de las anomalías radiométricas localizadas en los mismos yacimientos.

El presente trabajo plantea el hecho de que la radiación natural de los restos óseos fosilizados es habitual en la naturaleza sin la condición de una mineralización presente y que ésta puede ser empleada para la detección de yacimientos paleontológicos subsuperficiales de vertebrados.

La radiación natural de los restos óseos fósiles puede ser observada por las siguientes evidencias:

Primeramente, se contempla que los restos óseos de los vertebrados fósiles presentan una radiactividad natural a causa de su composición mineralógica y la afinidad del grupo fosfato (PO_4^{3-}) con el uranio y las tierras raras (REE).

Los restos óseos están formados principalmente por hidroxiapatito $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH})$. Debido a que este mineral es inestable en el medio sedimentario, es común que se produzcan algunos reemplazamientos isomórficos dentro de su estructura mineral durante la fosildiagénesis. Determinados cationes como el Sr^{2+} , Na^+ y Mg^{2+} pueden sustituir al Ca^{2+} ; el F^- y el Cl^- al OH , y el CO_3^{2-} sustituye al PO_4^{3-} , formándose fluoroapatito, cloroapatito y carbonatoapatito, respectivamente.

A partir de estudios geoquímicos en restos óseos fosilizados, se ha podido comprobar que los fósiles se han enriquecido en elementos traza como U y REE en comparación con restos óseos actuales (incrementado de 10 a 10000 ppm su concentración) (Baturin y Dubinchuck, 2003 y Kohn *et al.*, 1999). El uranio entra en la estructura del hidroxiapatito durante la fosildiagénesis de forma más efectiva en condiciones reductoras y en presencia de materia orgánica (Baturin y Dubinchuck, 2003). Esta variación excesiva no se puede explicar únicamente por la precipitación de minerales secundarios en el fósil, sino también por las sustituciones que se producen a nivel estructural de los grupos fosfatos del hidroxiapatito durante la fosildiagénesis.

Entre los minerales secundarios de U que más comúnmente se encuentran en los restos óseos destacan la Uraninita (UO_2) y la Cofinita ($\text{U}(\text{SiO}_4)_{1-x}(\text{OH})_{4x}$) (Baturin & Dubinchuck, 2003), así como vanadatos con altos contenidos en uranio, como la Tyuyamunita ($\text{Ca}(\text{UO}_2)_2\text{V}_2\text{O}_8 \cdot 5-8(\text{H}_2\text{O})$) del grupo de la Carnotita ($\text{K}_2(\text{UO}_2)_2\text{V}_2\text{O}_8 \cdot 3(\text{H}_2\text{O})$) que es común en los yacimientos paleontológicos de la Depresión Intermedia.

Otra evidencia de la radiactividad natural presente en los restos óseos es la acumulación de gas radón (^{222}Rn y ^{226}Rn) en aquellos lugares destinados al depósito de éstos (Chure, 1993), como ocurre en museos, facultades y otras instituciones encargadas de dicha labor, ya que es común que los restos fósiles expulsen ^{222}Rn y ^{226}Rn como subproducto en la serie de desintegración del ^{235}U y ^{238}U .

Como última premisa cabe destacar la aplicación de las series de desintegración del uranio en la datación de huesos fósiles, técnica geocronológica muy utilizada tanto en restos óseos

fósiles, como en restos prehistóricos, ya que las vidas medias para el ^{238}U y ^{235}U son $4,46 \cdot 10^9$ y $7,13 \cdot 10^8$ años. La ganancia en uranio durante la fosildiagénesis posibilita el estudio de las series de desintegración del uranio con distintas variantes. Cabe resaltar las relaciones $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$, $^{231}\text{Pa}/^{235}\text{U}$.

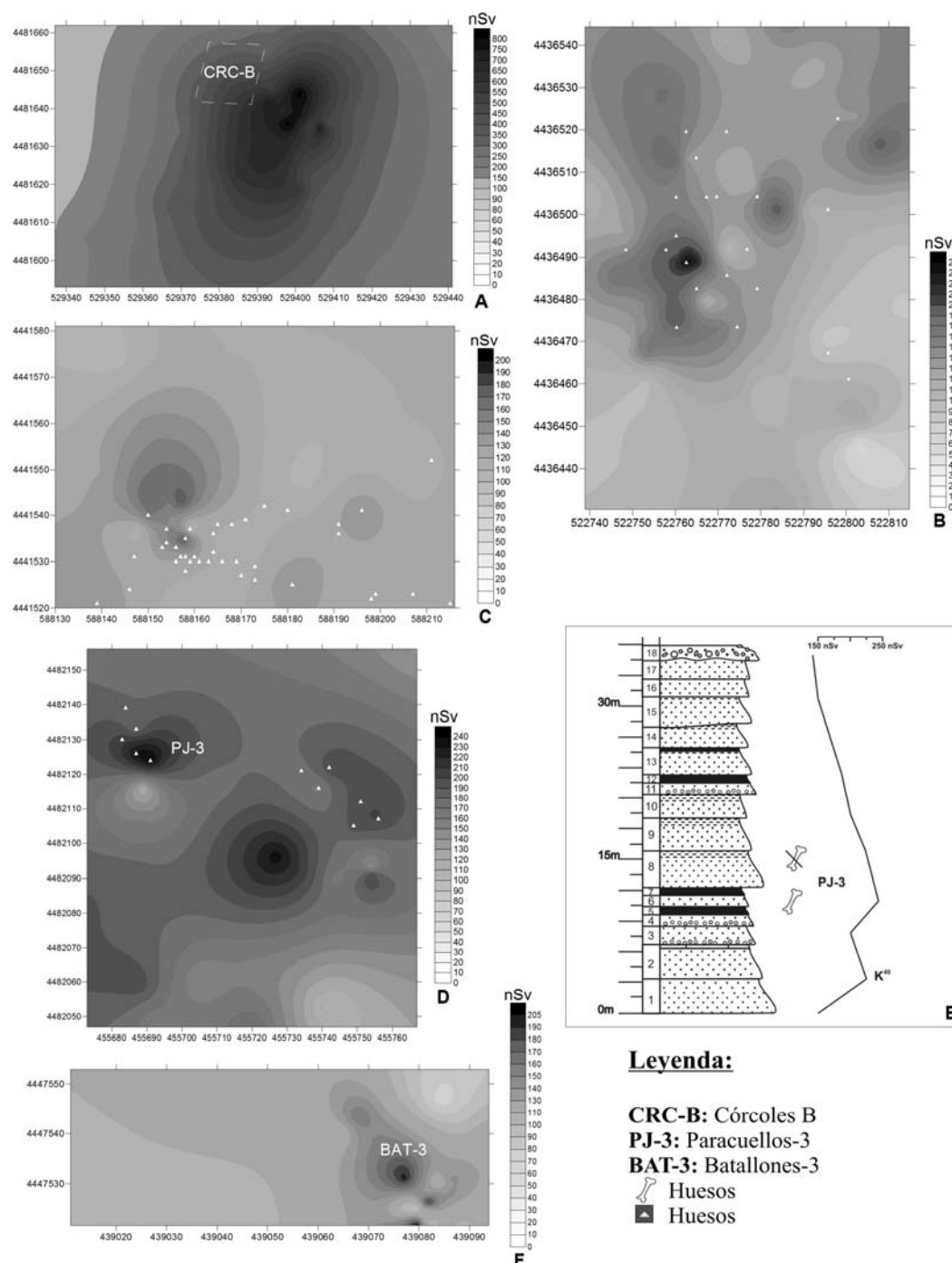


Figura 1. Mapas radiométricos realizados con esta metodología, coordenadas en UTM. **A:** mapa de Córcoles, CRC-B: yacimiento de Córcoles B. **B:** mapa de Loranca del Campo. **C:** mapa de Buenache de la Sierra. **D:** mapa de Paracuellos del Jarama, PJ-3: Yacimiento de Paracuellos-3. **E:** columna sintética de Paracuellos-3. **F:** mapa del Cerro de los Batallones. BAT: Batallones-3.

Las premisas anteriores permiten predecir que gran parte de los restos óseos presentan una radiactividad natural con unas concentraciones medias de 200 ppm de U y sin mineralización previa. Esta puede ser cuantificada por el empleo de técnicas radiométricas que estiman la energía de emisión de la radiación gamma producida por los radioelementos de origen natural, ya que la concentración media del U, Th y K en la corteza terrestre es de 2-2,5% para el K, 2-3 ppm para el U y 8-12 ppm para el Th y puede ser medida mediante el empleo de diferentes detectores (portátiles, remotos o fijos).

Para el presente estudio la metodología empleada ha sido la realización de cartografías radiométricas para la detección de yacimientos paleontológicos de vertebrados en zonas preferentemente favorables para su localización. Se ha realizado sobre materiales no consolidados y en yacimientos subsuperficiales que muestran evidencias fósiles en superficie.

El procedimiento empleado es el siguiente: se ha realizado un muestreo aleatorio en las zonas de exploración, midiendo en cada nodo a 12,5 cm del suelo la radiación gamma natural y situándolo a partir de un sistema de localización geográfica. Se ha empleado un contador proporcional (tipo Eberline ESM 100nSv/h-10Sv/h), apoyado sobre un soporte hemisférico de PVC, sin una pantalla de plomo adicional. Posteriormente se ha realizado un tratamiento estadístico de los datos teniendo en cuenta la radiación media natural emitida por la zona (radiación de fondo), el contexto geológico, las características ambientales durante la medida, y la anisotropía de la anomalía condicionada por la morfología del yacimiento. A partir de los datos tratados se ha modelizado la anomalía utilizando un programa informático de interpolación por puntos.

El presente estudio se ha realizado en los yacimientos de Córcoles (Guadalajara), Loranca del Campo (Cuenca), Paracuellos del Jarama (Madrid), Cerro de los Batallones (Madrid) y Buenache de la Sierra (Cuenca).

Primeramente se desarrolló el método en los yacimientos clásicos de Córcoles y Loranca del Campo, ambos de edad Neógena, ya que sus restos fósiles presentan mineralizaciones de tyuyamunita, para de este modo verificar la validez del método en aquellos lugares donde la radiactividad presente es inusualmente alta. Córcoles emite la radiación más alta de todas las zonas estudiadas hasta el momento, llegando a valores de 800 nSv y cartografiando una anomalía bien definida a 7 m al SW del yacimiento de Córcoles B (Figura 1A). Por otro lado en Loranca del Campo se obtuvo una anomalía bien definida a 300 m al E de los yacimientos de LO-1, LO-A, LO-M y LO-3 (Figura 1B). Las medidas se realizaron sobre una zona de labranza, presentando este yacimiento una menor mineralización y por consiguiente una menor anomalía, en torno a 200 nSv. Ésta se ha definido alrededor de un conjunto de huesos superficiales arrastrados por las máquinas de labor, delimitando un nuevo yacimiento no explotado hasta la fecha en la zona.

El siguiente estudio se realizó en el yacimiento Neógeno clásico de Paracuellos del Jarama 3 que no presenta mineralizaciones de uranio. La elección de este yacimiento vino condicionada por su geología ya que se encuentra en una región rica en arcosas de grano grueso y estas rocas contienen K^{40} (en la estructura de los feldespatos) que emite radiación y podría generar ruido en las medidas. Debido a la presencia de este elemento, la radiación gamma ambiental de la zona es mayor que en el resto de yacimientos, salvo en Córcoles, lo que condiciona que no haya una diferencia tan marcada entre las arcosas de grano grueso y los niveles fosilíferos. Aún así, se observa a lo largo de las capas fosilíferas una radiación mayor al resto de la zona, como puede verse en la Figura 1E, que ha podido ser cartografiada

con un resultado óptimo, como muestra la Figura 1D. Esta radiación comprende la suma entre la emitida por las arcosas de grano medio que conforman la capa fosilífera y la emitida por los restos óseos.

Por otra parte, se ha realizado una cartografía radiométrica en el yacimiento paleontológico de Batallones-3, Neógeno. El objetivo principal fue cuantificar la radiación emitida por un yacimiento actualmente en activo, obteniéndose una anomalía bien definida en el propio yacimiento. La anomalía registrada en éste es menor al resto de las medidas tomadas en los distintos yacimientos a causa de la composición mineralógica del mismo (Figura 1F).

Por último, se ha empleado el método en la zona de Buenache de la Sierra, en la formación La Huérguina (Cretácico Inferior), que presenta en superficie fragmentos de restos óseos de pequeño tamaño. Se ha establecido una anomalía bien definida próxima a la zona donde aparecen estos fragmentos. Actualmente este yacimiento se encuentra en estudio con el fin de verificar la relación entre esta anomalía y dichos restos (Figura 1D).

La aplicación de este método se encuentra actualmente en análisis por los autores del presente trabajo, estudiando las dificultades que se producen durante su empleo para poder minimizarlas. Estas son: saturación en agua del suelo, temperatura, velocidad del viento, partículas en suspensión, presencia de fertilizantes y contenido en elementos radiactivos en el suelo. Aun así se han obtenido unos resultados satisfactorios en la detección y delimitación de yacimientos paleontológicos de vertebrados, tanto en aquellos que presentan mineralizaciones de uranio, como en los que no, acotando el área fosilífera con un margen de detección de hasta un metro y medio de profundidad en terrenos no consolidados.

Estudios posteriores se centrarán en el uso de pantallas de plomo para minimizar las zonas de incertidumbre en la delimitación de los yacimientos, que se obtienen con el método actual. Asimismo se pretende verificar el uso de este método en yacimientos con edades comprendidas entre el Triásico y el Pleistoceno, así como caracterizar las mineralizaciones de uranio que se han generado en la Cuenca del Tajo durante el Neógeno.

Agradecimientos

Se quiere compartir la inmejorable aceptación y ayuda proporcionada en este proyecto por Eduardo Bondia (CIEMAT), José Luis Contreras (Facultad. Ciencias Físicas, UCM), Agustín Pieren, Pedro Herranz, Marian Fregenal, Alberto Jiménez, Leonardo Zevallos, Paloma Sevilla y Sergio Rodríguez (Facultad de Ciencias Geológicas, UCM), así como por Jorge Morales y Manolo Salesa (MNCN, CSIC) y Ángela Delgado (Facultad de Biología, UAM).

Referencias

- Baturin, G.N. & Dubinchuk, V.G. 2003. The Composition of Phosphatized Bones in Recent Sediments. *Lithology and Mineral Resources* **38**, 3, 265-274
- Chure 1993. Fossil Vertebrates As Radon Sources: Health Update. *Conserve O Gram. National Park Service* **2/5**, 1-3.
- Crusafont, M. & Quintero, I. 1971. Empleo del escintilómetro para el descubrimiento de restos de vertebrados. *Congreso Hispano – Luso – Americano de Geología Económica* [Trabajos] **1**, 141- 155.
- Jones, R. & Burge, D. 1998. The successful application of radiological survey instruments to map bone locations and aid excavation at a Lower Cretaceous, Cedar Mountain Formation dinosaur quarry. In: *Lower to Middle Cretaceous nonmarine Cretaceous faunas. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* **14**, 319-329.
- Kohn M.J., Schoeninger M.J. & Barker W.W. 1999. Altered states: Effects of diagenesis on fossil tooth chemistry. *GeochimicaCosmochimica Acta* **63**, 2737–2747.

Una nueva especie de *Cloudina* del Ediacárico terminal de España

Cortijo, I.¹, Martí Mus, M.¹, Jensen, S.¹ y Palacios, T.¹

1: Área de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Extremadura, Avda. De Elvas s/n, 06071 Badajoz, España. ivancortijo@unex.es, martimus@unex.es, soren@unex.es, medrano@unex.es

Los primeros animales con esqueleto mineralizado aparecen durante los últimos 10 Ma del Ediacárico. De esta época temprana nos han llegado esqueletos basales de soporte, espículas, esqueletos globulares pedunculados y tubos mineralizados. El género del Ediacárico terminal *Cloudina* es uno de estos primeros fósiles biomineralizados, fue el primero en ser descrito y probablemente sea el mejor conocido. *Cloudina* tiene una amplia distribución, ya que se ha descrito en carbonatos ediacáricos de Namibia, Omán, sur de China, sudeste de los Estados Unidos, México, la Columbia Británica y Siberia. *Cloudina* también se ha encontrado en varios yacimientos del centro de la Península Ibérica (Palacios, 1989; Vidal *et al.*, 1994). *Cloudina* es un pequeño fósil tubular formado por una sucesión de elementos con forma de embudo, encajados uno dentro de otro, y se ha interpretado como el esqueleto externo de un metazoo temprano.

Aunque se han descrito varias especies dentro de este género, sus características distintivas son dudosas y pudiera ser que todas perteneciesen a la especie tipo, *Cloudina hartmannae* Germs, 1972. En el siguiente trabajo, en base a material del Olistostroma de El Membrillar, al noroeste de la provincia de Badajoz, se describe una nueva especie de *Cloudina*, *C. carinata* n. sp., con una morfología claramente distintiva, caracterizada por la presencia de crestas longitudinales externas que confieren al tubo una sección transversal poligonal irregular. Los elementos individuales (embudos) poseen, además, un anillo terminal engrosado y un orificio basal circular. Los embudos sucesivos están imbricados de forma menos profunda que en el material previamente descrito de *Cloudina*. Las evidencias de desarticulación en el material estudiado, sobre todo la abundancia de embudos sueltos, indica que cada embudo se secretaba como un elemento independiente, no fusionado al anterior. Sin embargo, los embudos sucesivos podían llegar a fusionarse durante la vida del organismo mediante la precipitación de cementos inorgánicos entre sus paredes. Varios ejemplares de *C. carinata* n. sp. muestran evidencias de reproducción asexual. Los datos disponibles sugieren que *Cloudina* era un organismo modular, gregario y sedentario, un modo de vida que podría ser plesiomórfico para los eumetazoos.

Agradecimientos

Trabajo financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación (MICINN), a través de los proyectos CGL2004-02967 y CGL2008-04374 (cofinanciados por el Fondo Europeo de Desarrollo Regional [FEDER]). Esta investigación recibió apoyo del proyecto SYNTHESYS (SE-TAF-3389 y SE-TAF-3637), financiado por la Comunidad Europea -Research Infrastructure Action- en el marco del Programa FP6 "Structuring the European Research Area". Nuestros agradecimientos a la Sociedad Agropecuaria El Membrillar y al Servicio de Conservación de la Naturaleza y Espacios Protegidos de la Consejería de Agricultura y Medio Ambiente de la Junta de Extremadura por facilitarnos el acceso al yacimiento y por su asistencia logística.

Referencias

Germs, G.J.B. 1972. New shelly fossils from the Nama Group, South West Africa. *American Journal of Science* **272**, 752-761.

Palacios, T. 1989. Microfósiles de pared orgánica del Proterozoico superior (región central de la Península Ibérica). *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza* **3**, 1-91.
 Vidal, G., Palacios, T., Díez Balda, M.A., Gámez Vintaned, J.A., Grant, S.W.F. 1994. Neoproterozoic - early Cambrian geology and palaeontology of Iberia. *Geological Magazine* **131**, 729-765.

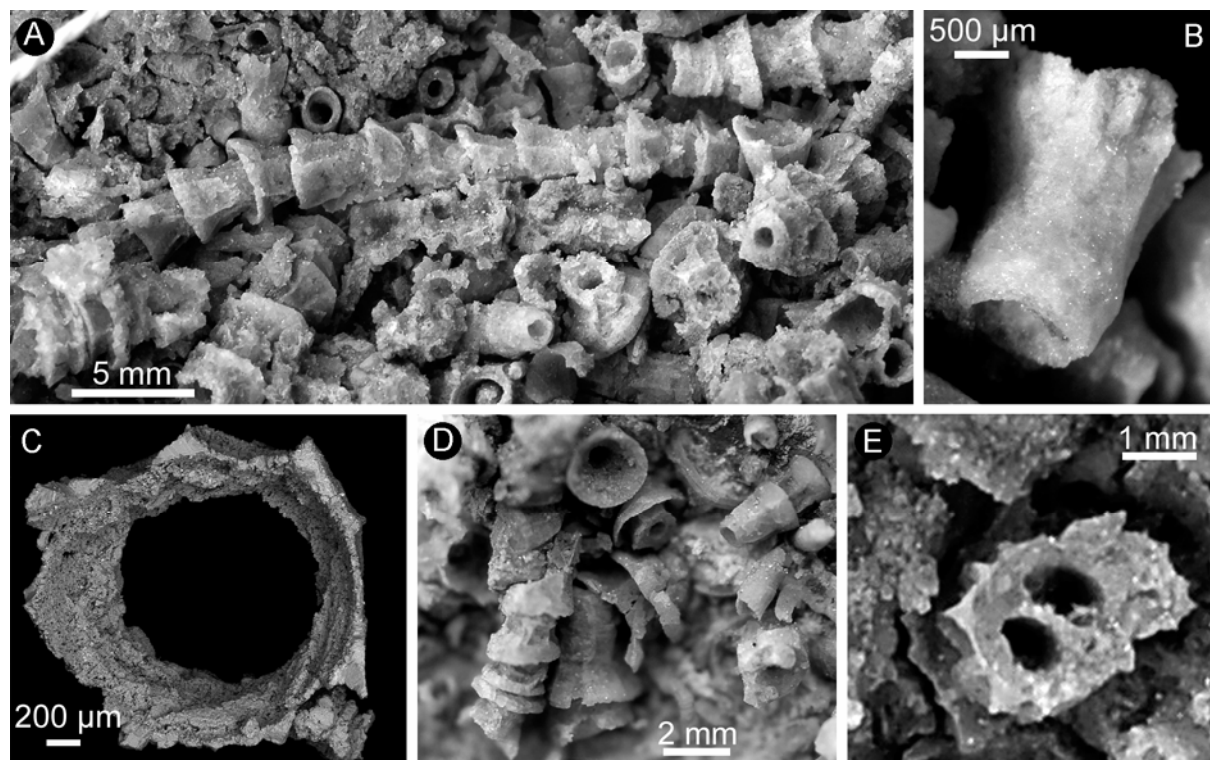


Figura 1. Ejemplares de *C. carinata* n. sp. procedentes del mismo bloque de carbonato del olistostroma de El Membrillar. **A:** Numerosos ejemplares naturalmente expuestos en la superficie del bloque. En el centro de la imagen aparece uno de los ejemplares de mayor longitud, en el que pueden apreciarse las crestas longitudinales externas y el borde engrosado de la parte terminal de los embudos. **B:** Embudo suelto de *C. carinata* en vista lateral donde se aprecian varias características propias de la nueva especie: marcadas crestas externas longitudinales en la parte acampanada del embudo y parte cilíndrica lisa con un orificio basal. **C:** Imagen de microscopio electrónico de barrido de un ejemplar de *C. carinata* en vista transversal donde se aprecia el grosor de la pared y como las crestas son engrosamientos triangulares de la misma. **D:** Numerosos ejemplares de *C. carinata* naturalmente expuestos en la superficie del bloque de carbonato; nótese la desarticulación de los tubos, la pared externa con crestas longitudinales, la pared interna lisa, el borde engrosado de la parte terminal de los embudos y la parte basal de los mismos lisa y con un orificio. **E:** Ejemplar de *C. carinata* en el que se aprecia reproducción asexual. Los dos embudos “hijos” tienen tamaños ligeramente diferentes; nótese la presencia de las crestas externas formadas como consecuencia del engrosamiento de la pared en el embudo “madre”.

Primera ruta paleontológica en el yacimiento de Murero

Díez Álvarez, M^a.E.¹, Gámez Vintaned, J.A.², Liñán, E.² y Gozalo, R.³

1: Dept. de Didáctica de las Ciencias Experimentales. Facultad de Ciencias Humanas y de la Educación. Universidad de Zaragoza. 22003-Huesca. medies@unizar.es

2: Área de Paleontología y Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza. Dept. de Ciencias de la Tierra. Universidad de Zaragoza. 50009-Zaragoza. gamez@unizar.es

3: Dept. Geología, Facultad de Biología, Universitat de València. C/ Dr. Moliner, 50. 46100-Burjassot (València). rodolfo.gozalo@uv.es

Desde que Verneuil (1862) citara por primera vez la existencia de la “fauna primordial” en la localidad zaragozana de Murero, este yacimiento ha adquirido fama mundial, convirtiéndose en una cita clásica en lo que al estudio de los trilobites del Cámbrico europeo se refiere. Se han encontrado en él géneros y especies de este grupo comunes con otros puntos de Europa (Francia, Italia, Alemania, República Checa, Escandinavia, Polonia, Rusia), África (Marruecos), Asia (Turquía, India, China), Norteamérica e incluso Australia, proporcionando interesantes herramientas de correlación internacional.

Además de su contenido en trilobites, braquiópodos, equinodermos e icnofósiles Murero se ha revelado como un yacimiento con fósiles de conservación excepcional, en el que se han encontrado organismos de cuerpo blando como paleoescolécidos, lobópodos, artrópodos, esponjas o algas, que le han conferido la categoría de *fossil Lagerstätte* con contenidos equiparables a los de la *Burgess Shale* canadiense.

Por todo esto, el Gobierno de Aragón desarrolló un Plan Director para la rambla de Valdemiedes en el que se incluyen varias rutas temáticas sobre el terreno que explican los distintos aspectos más relevantes del yacimiento. Su materialización va a permitir recorrer el yacimiento de una manera cómoda (se ha acondicionado el terreno, facilitando la visita del grupo más amplio posible de la población). Además, las rutas están orientadas para satisfacer el interés de visitantes sin conocimientos previos en la materia.

La primera de estas rutas se ha denominado “Ruta *Paradoxides*” y se ha inaugurado recientemente. En ella se han colocado ocho mesas de interpretación en las que se desarrollan conceptos generales de Geología (estrato, formación, tiempo geológico, discordancia,...) y de Paleontología en *s.s.*, con una introducción a los distintos grupos fósiles presentes (trilobites, braquiópodos, esponjas, algas, equinodermos,...), prestándose especial dedicación –por su abundancia e importancia científica– a los trilobites paradoxídidos y solenopleurópsidos.

Agradecimientos

Este trabajo es una contribución a los proyectos: Consolider CGL2006–12975/BTE (“MURERO”; Ministerio de Educación y Ciencia-FEDER–EU), Multidisciplinar PM067/2006 (Gobierno de Aragón) y Grupo Consolidado E–17 (“Patrimonio y Museo Paleontológico”; Gobierno de Aragón). Paleoymas S.L. ha llevado a cabo los trabajos de adecuación del yacimiento para las visitas así como la enmaquetación, diseño, impresión y colocación de las mesas en el campo. Isabel Pérez, Santiago Alberto y Eduardo Martín realizaron varias de las figuras utilizadas en los paneles informativos.

Atributos tafonómicos de *Strombus bubonius* del yacimiento pleistoceno de Cerro Largo (Roquetas de Mar, Almería)

Domènech, R.¹, Martinell, J.¹, Ortiz, J.E.² y Torres, T.²

1: Dept. d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona, c/ Martí i Franqués, s/n, E-08028 Barcelona. rosa.domenech@ub.edu, jmartinell@ub.edu

2: Depto. Ingeniería Geológica, E.T.S.I. Minas Universidad Politécnica de Madrid. C/Ríos Rosas 21, 28003 Madrid. josegenio.ortiz@upm.es, trinidad.torres@upm.es

Strombus bubonius Lamarck 1791 es la especie más representativa de los sedimentos marinos tirrenienses mediterráneos, depositados durante los últimos periodos cálidos del Pleistoceno (MIS 7 y 5).

Los depósitos con *S. bubonius* de Roquetas de Mar (Campo de Dalías, Almería) constituyen un cuerpo rocoso alargado, conocido como Cerro Largo, más o menos paralelo a la línea de costa y que forma un pequeño acantilado cuya parte superior plana se sitúa a unos 7 m sobre el nivel del mar. Cerro Largo forma parte de un amplio registro de depósitos marinos levantados que cubren el Plioceno y Cuaternario (Torres *et al.*, 2006).

Cerro Largo constituye una unidad sedimentaria compleja, con niveles de arenas gruesas y gravas bioclásticas con intercalaciones de arenas grises bioturbadas de grano fino y muy fino con delicadas conchas articuladas de bivalvos (*Tellina planata* Linneo 1758). En los niveles con sedimentos más groseros abundan los rodolitos de hasta 10 cm de diámetro. En algunos cortes constituyen la base de los estratos y llegan a agruparse en bolsas excavadas en el sustrato (arenas y limos del Plioceno inferior).

Ciertas obras de construcción civil en Roquetas de Mar permitieron hace algún tiempo la recogida con control estratigráfico de cientos de ejemplares de *S. bubonius* de esta unidad sedimentaria, en buen estado de preservación. Hoy en día, el afloramiento de procedencia de estos fósiles es inaccesible.

Torres *et al.* (2006) realizaron un estudio biométrico comparativo de los ejemplares de *S. bubonius* recolectados y poblaciones actuales de *Strombus latus* procedentes del Golfo de Guinea.

Estos mismos autores resaltan el diferente estado de conservación de los especímenes fósiles, así como la presencia de trazas de bioerosión. Siguiendo esta línea, en el presente trabajo se analizan diversos aspectos tafonómicos de 620 conchas de estos *S. bubonius*.

El estudio se ha centrado en los atributos biostratinómicos más relevantes del material, entre los que se distingue el grado de rodamiento de las conchas (proceso físico) y las trazas de bioerosión (procesos biológicos). Ambos procesos están íntimamente relacionados ya que, si bien obedecen a causas distintas, unos influyen en los otros y producen distintas calidades de conservación.

El grado de rodamiento se ha clasificado en 4 grados distintos, desde 0 para los ejemplares no rodados hasta 3 para los muy rodados. El grado más frecuente corresponde a los de grado 4, con un 33% de ejemplares, mientras que los intactos sólo representan el 11,45% del total.

Respecto a la bioerosión, su incidencia es muy remarcable ya que el 77,7% de los ejemplares presentan algún tipo de trazas. Se han establecido también 4 grados de afectación, de 0 (sin trazas) a 3 (muy afectados). En este caso, el 22,3% de los ejemplares aparecen

limpios de bioerosión, mientras que el grado más abundante es el 1 (ligera afectación), al cual pertenecen el 38,1% de los individuos. Las trazas más abundantes (correspondientes todas ellas a productores endoesqueletozoos) son:

Entobia: Afecta al 48% de los ejemplares y un 26% de ellos presenta una alta afectación (1 en una escala del 0 al 3)

Caulostrepsis: Presente en el 33% de ellos, pudiendo llegar a ser ocasionalmente muy abundante, con hasta 70 galerías en una sola concha, y

Gastrochaenolites: Afecta el 16,1% de las conchas, y en algún ejemplar se ha contado hasta 18 perforaciones.

Además, se ha detectado la presencia ocasional de *Pennatichnus*, *Pinaceocladichnus* y *Leptichnus*, así como esporádicos *Oichnus* y algunas raras cicatrices atribuibles a durófagos.

La incidencia, variedad y distribución generalizada en las conchas de estos atributos tafonómicos permiten afirmar que las conchas de *S. bubonius* tuvieron un periodo de residencia sobre el fondo marino considerable, suficiente para ser colonizadas por los bioerosionadores (que difícilmente habrían atacado la concha en vida del animal, atendiendo al grueso periostraco de estos gasterópodos), y sufrir grados de rodamiento distintos.

Agradecimientos

Este trabajo está parcialmente financiado por el Proyecto de Investigación CGL2007-60507/BTE del Ministerio de Educación y Ciencia y se enmarca en las actividades del grupo de investigación "Paleobiología del Neogen mediterrani" de la Universitat de Barcelona.

Referencias

Torres, T., Ortiz, J.E., Puche, O., de la Vega, R. & Arribas, I. 2006. Biometría de *Strombus bubonius* Lamark 1791 del yacimiento de Cerro Largo (Roquetas de Mar, Almería). *Geogaceta* **40**, 167-170.

Perforaciones en gasterópodos dulceacuícolas del Pleistoceno de Murcia: ¿Evidencia de depredación (o de parasitismo) en ecosistemas de agua dulce?

Domènech, R.¹, Mancheño Jiménez, M.A.², Martinell, J.¹, Kowalewski, M.³, Romero, G.²,
Carlos Calero, J.A.², Raja Baños⁴ y Piñero García, P.²

1: Dpt. d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona, c/ Martí i Franquès, s/n, E-08028 Barcelona. rosa.domenech@ub.edu, jmartinell@ub.edu

2: Dpto. de Química Agrícola, Geología y Edafología, Facultad de Química, Universidad de Murcia, 30100 Murcia, cheno@um.es, gromero@um.es, jabelcc@yahoo.es, pedro_aguilas@hotmail.com

3: Department of Geosciences, Virginia Tech, Blacksburg, VA 24061, USA, michalk@vt.edu

4: Dpto. de Matemáticas, Facultad de Matemáticas, Universidad de Murcia, 30100 Murcia, matias@um.es

En los ecosistemas marinos actuales son bien conocidos los depredadores y parásitos que perforan en conchas y otros esqueletos de sus presas/huéspedes. Estos perforantes diversos incluyen numerosos grupos de invertebrados no relacionados entre si (principalmente entre los gasterópodos). Las perforaciones están igualmente bien documentadas en el registro fósil. Sin embargo, se desconocen virtualmente registros de perforaciones en localidades de agua

dulce (actuales o fósiles). En este estudio citamos perforaciones en gasterópodos dulceacuícolas del Pleistoceno de la Región de Murcia.

El yacimiento de la Casa de Melero (Mula, Murcia) está constituido por una sucesión de arenas de grano medio, arenas limosas, areniscas y caliches correspondientes a niveles de terrazas fluviales pleistocenas (para información sobre la zona, véase Romero Díaz *et al.*, 1992).

La unidad arenosa inferior presenta concentraciones pauciespecíficas de moluscos (gasterópodos y bivalvos), de potencia y extensión lateral muy variables. Azpeitia (1929) estudió los melanópsidos actuales y fósiles de la zona, siendo el grupo mejor representado en estas unidades pleistocenas.

Las arenas limosas superiores muestran gran cantidad de bivalvos del género *Corbicula*, mayoritariamente con las valvas unidas y en posición de vida.

En la unidad arenosa se ha recolectado un total de 28 muestras de 3,5 Kg cada una. Todas las muestras presentan una asociación de baja biodiversidad dominada por los gasterópodos *Melanopsis dufori* y *Theodoxus fluviatilis*. Aunque poco abundantes, dos especies más (*Melanoides tuberculata* y el bivalvo *Corbicula* sp.) aparecen en la mayoría de muestras. En el global de todas las muestras (con 43.116 especímenes en total), *M. dufori* representa el 49% de los individuos, *T. fluviatilis* el 44%, *M. tuberculata* el 3% y *Corbicula* sp., el 4%. Plaziat & Younis (2005) describen asociaciones de composición taxonómica muy similar en medios palustres actuales y subactuales de Oriente Medio.

Un total de 1393 especímenes (3,2%) presentan perforaciones redondas, circulares, con márgenes lisos o ligeramente irregulares. En general, sólo se observa una perforación por concha. Los agujeros penetran sólo una pared de la concha y mayoritariamente se localizan en la última vuelta. La distribución de los agujeros entre los taxones es claramente no aleatoria. Casi todos los ejemplares perforados (1379 sobre 1393) pertenecen a la especie *M. dufori*. Además, se han registrado 14 ejemplares perforados de *M. tuberculata* repartidos en 2 muestras (4 y 10, respectivamente). *T. fluviatilis*, una especie de abundancia muy similar a la de *M. dufori*, así como el bivalvo *Corbicula* sp., carecen de trazas.

La morfología de las perforaciones (atribuible al icnogénero *Oichnus*), la presencia de un solo agujero por concha, su localización preferencial, y la distribución no aleatoria entre las especies sugieren de forma consistente que las perforaciones representan interacciones bióticas entre un perforante dulceacuícola desconocido y el gasterópodo presa/huésped. La presencia frecuente de estas perforaciones en los gasterópodos dulceacuícolas del Pleistoceno de Mula sugiere que los perforantes depredadores (o parásitos) podrían también existir en algunos ecosistemas acuáticos no marinos.

Agradecimientos

Este trabajo está parcialmente financiado por el Proyecto de Investigación CGL2007-60507/BTE del Ministerio de Educación y Ciencia y queda enmarcado en las actividades del grupo de investigación "Paleobiología del Neogen mediterráneo" de la Universitat de Barcelona.

Referencias

Azpeitia Moros, F. 1929. *Monografía de las Melanopsis vivientes y fósiles de España*. Memorias del Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 1-402.

- Plaziat, J.-C. & Younis, W.R. 2005. The modern environments of Molluscs in southern Mesopotamia, Iraq: A guide to paleogeographical reconstructions of Quaternary fluvial, palustrine and marine deposits. *Carnets de Géologie/Notebooks on Geology* **2005/01**, 1-18.
- Romero Díaz, M.A., López Bermúdez, F., Silva, P.G., Rodríguez Estrella, T., Navarro Hervas, F., Díaz del Olmo, F., Goy, J.L., Zazo, C., Baena Escudero, R., Somoza, L., Mather, A. & Borja Barrera, F. 1992. Geomorfología de las cuencas neogeno-cuaternarias de Mula y Guadalentín. Cordilleras Béticas, Sureste de España. *Estudios de Geomorfología de España* **2**, 749-786.

First report of Alokistocaridae Resser, 1939 (Ptychopariidae, Trilobita) in the Cambrian of Spain

Esteve, J.¹, Sundberg, F.², Zamora, S.¹ y Gozalo, R.³

1: Área y Museo de Paleontología Depto CC. de la Tierra. Universidad de Zaragoza. E-50009 Zaragoza, España. jorgeves@unizar.es; samuel@unizar.es.

2: Show Low High School, 500 W Old Linden Road, Show Low, AZ, USA. freddeb85@cableone.net

3: Depto. de Geología Universitat de València. C/ Dr. Moliner 50 E-46100 - Burjasot (Valencia) España. rodolfo.gozalo@uv.es

The family Alokistocaridae includes typical ptychopariid trilobites from Laurentia (Rasetti, 1951; Palmer and Halley, 1979; Sundberg, 1994, 1999) although they have been also found in Siberia (Egorova and Savitskiy, 1969) and Antarctica (Palmer and Gatehouse, 1972)

Alokistocarids differ from other trilobites in the following general features: the anterior branches of facial suture are moderately to strongly divergent from the palpebral lobe to anterior border furrow, moderately to strongly convergent across the anterior border. Glabella is moderate length (57 to 74 percent of cranidial length) with shallow to very shallow glabellar furrows and S1 is usually bifurcated. The anterior border furrow is moderately to well defined. The pygidium has a moderately developed posterior pleural band and the pleural and interpleural furrows are joining near the margin.

Seventy specimens of a new trilobite have been found in the outskirts of the village of Purujosa within the Moncayo Natural Park (Iberian Chains, NE Spain). Fossils were collected in a thin level at the top of the Murero Formation, which is lower Languedocian (middle Cambrian) in age. This formation consists of a siliciclastic succession of siltstones with interbedded carbonate nodules deposited under sublittoral marine conditions in the western margin of Gondwana (Liñán & Gozalo, 1986; Liñán *et al.*, 2002).

The new trilobite has been included within the family Alokistocaridae, based on the direction of the anterior branch of the facial suture and the anterior border furrow. A difference is the absence of a bifurcated S1. The new alokistocarid shows a cephalon without ornamentation, with a glabella moderately rounded and an occipital ring which is relative larger than the first thoracic ring. The librigena bears from long to very long genal spine, and the pygidium has three axial rings.

This find represents the first occurrence of the family Alokistocaridae in the Mediterranean subprovince. Thus, this work considers the new taxa in the phylogenetic context of Alokistocaridae (Sundberg, 1999), where the new trilobite falls in the alokistocarids. Moreover, the new trilobite allows us to further understand the poorly known relationship of Mediterranean faunas with Laurentian faunas.

The collection includes more than ten enrolled specimens. Enrolled middle Cambrian trilobites are not well known (Robison 1964; Öpik 1967; Stitt 1983, Esteve, in press, Esteve *et al.*, in press). The new alokistocarid shows the tail tucked beneath the ventral side of the cranidium, thus the trilobites have a spiral enrolment type (Bergström, 1973). The specimens show novelties in the ventral surface of the cephalon. Since the pleural tips are not guesting in the anterior border, which is forming a concave receptacle usually among spiral enrolment type (Stitt, 1983). However, pleural tips fit behind the anterior border in a vincular-like furrow. That differs this spiral enrolment of others Cambrian trilobites (Stitt, 1983). In addition, the species show other enrollment structures such as long genal spines, which would be very useful to keep the stability.

The enrolled specimens have been found with other enrolled trilobites (*Solenopleuropsis*, *Ecaparadoxides*, *Conocoryphe* and agnostoids). The co-existence of a high number of several enrolled taxa in the same level is interpreted as the result of an obrution event (Esteve *et al.*, in press).

Acknowledgements

This paper is a contribution to the project Consolider CGL2006-12975/BTE ("MURERO) from Ministerio de Educación y Ciencia de España. Jorge Esteve has a pre-doctoral research grant from FPI program link to Consolider CGL2006-12975 project.

References

- Bergström, J. 1973. Organization, life and systematic of trilobites. *Fossils and Strata* **2**, 1-69.
- Egorova, L. I. and Savitskiy, V. E. 1969. Stratigraphy and biofacies of the Cambrian of the Siberian Platform (Western Anabar area). *Transactions of the Siberian Scientific-Researching Institute of Geology, Geophysics and Mineral Resources* **43**, 1–408 (in Russian).
- Esteve, J. in press. Enrollamiento en *Conocoryphe heberti* Munier-Chalmas & Bergeron, 1889 (Cámbrico medio, Cadenas Ibéricas, NE España) y estructuras coaptativas en la Familia Conocoriphidae. *Estudios Geológicos*.
- Esteve, J.; Zamora, S; Gozalo, R. and Liñán, E. in press. Sphaeroidal enrollment in middle Cambrian solenopleoropsine trilobites. *Letahia*.
- Liñán, E. and Gozalo, R. 1986. Trilobites del Cámbrico inferior y medio de Murero (Cordillera Ibérica). *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza* **2**, 1-104.
- Liñán, E., Gozalo, R., Palacios, T., Gámez Vinaned, J. A., Ugidos, J. M. and Mayoral, E. 2002. Cambrian. In: *The Geology of Spain* (eds. W. Gibbons and T. Moreno). The Geological Society, London, 17-29.
- Öpik, A. A. 1967. The Midyallan fauna of noth-wetern Queensland. *Bureau of Mineral Resources Australia Bulletin* **74** (1) 1-404, (2) 1-167.
- Palmer, A. R. and Gatehouse 1972. *Early and Middle Cambrian trilobites from Antartica. Contribution to the geology of Antarctica*. United States Geological Survey Professional Paper **456-D**, 1-36.
- Palmer, A. R. and Halley, R.B. 1979. *Physical stratigraphy and trilobite biostratigraphy of the Carrara Formation (Lower and Middle Cambrian) in the southern Great Basin*. United States Geological Survey Professional Paper **1047**, 1-131.
- Rasetti, F. 1951. *Middle Cambrian stratigraphy and faunas of the Canadian Rocks Mountains*. Smithsonian Miscellaneous Collections **116**, 1-270.
- Robison, R. A. 1964. Late Middle Cambrian faunas from western Utah. *Journal of Paleontology* **38**, 510-566.
- Stitt, J. H. 1983 Enrolled Late Cambrian Trilobites from the Davis Formation, Southeast Missouri. *Journal of Paleontology* **57**, 93-105.

- Sundberg, F. 1994. *Corynexhochida and Ptychopariida (Trilobita, Arthropoda) of the Ehmaniella Biozone (Middle Cambrian), Utah and Nevada*. Contributions in Science, 446, 137 p. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles.
- Sundberg, F. 1999. Redescription of *Alokistocare subcoronatum* (Hall and Whitfield, 1877), the type species of *Alokistocare*, and the status of Alokistocaridae Resser, 1939b (Ptychopariida: Trilobita, Middle Cambrian). *Journal of Paleontology* **73**, 1126-1143.

Human skull network models

Esteve-Altava, B.¹, Marugán-Lobón, J.², Botella-Sevilla, H.^{1,3} y Rasskin-Gutman, D.¹

- 1: Grupo Biología Teórica. Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva. Universidad de Valencia1. Polígono La Coma s/n. 46980 Paterna (Valencia). España. boresal@gmail.es, diego.rasskin@uv.es.
- 2: Unidad de Paobiología. Departamento de Biología. Universidad Autónoma de Madrid. C/ Darwin, 2. 28049 Cantoblanco (Madrid). España. jesus.marugan@uam.es
- 3: Departamento de Geología. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad de Valencia1. C/ Dr. Moliner, 50. 46100 Burjassot (Valencia). España. hecbose@postal.uv.es

In recent years, we have witnessed an increasing interest in the use of network analysis in such disparate fields as biochemistry, molecular genetics, metabolism, structural biology, and ecology. The use of network analyses considers biological objects as complex systems and, hence, amenable to be studied using such methods as network analysis. In paleobiology, this trend has been restricted to few studies. A seemingly natural arena to use this mathematical and statistical tool such as comparative anatomy has not been analyzed in terms of network structure.

Historically, there is no doubt about the importance of connections between anatomical elements for the recognition of homologies. Thus, the fathers of comparative anatomy, including George Cuvier, Geoffroy St. Hilaire or Adolf Remane used connectivity concepts for recognizing structural identities between related organisms (Riedl, 1978). However, no many studies have addressed the possibility of having an adequate methodological tool to construct a comparative framework that will be able to use connectivity patterns to study morphological organization, although several ideas had been developed in this direction in the past, see for example Woodger (1945), Rashvesky (1954), Riedl (1978), and more recently Rasskin-Gutman (2003).

Mathematically, a network is a set of vertices connected by edges. Each vertex represents one element of the system and its edges are functional or structural relationships with other elements. Although several concepts in network theory have an intuitive anatomical interpretation, such as nodes as bones or links as junctions, others have mathematical expressions for which a direct anatomical interpretation is not possible. By themselves, these mathematical abstractions allow characterizing network models, but an anatomical interpretation is needed to extract key morphological information as well as to understand the structure of the real system.

Similarities in the network organization of different complex biological systems indicate that they are governed by “generic organization principles and mechanisms” (Wuchty *et al.*, 2006). Several processes has been suggested as causes of each specific kind of network structure, such as preferential attachment rules for scale-free network, or rewiring for small-

world, among other growing rules for more complex network structures, (Dorogovtsev & Mendes, 2003).

Goals and methods

We present a new way to study the structure of the human skull using network theory, a framework that can easily be extended to other vertebrate structures. The physical articulation and junctions among skeletal parts in vertebrates offer a unique anatomical database to dwell into structural relationships and ask macroevolutionary, morphological, and developmental questions about them.

Each bone corresponds to a node and the physical junctions between bones (sutures in the skull) are represented as links that connect nodes. As a result, we have a complete structural abstraction representing the connections among nodes, which represents direct physical contact among bones (Fig. 1).

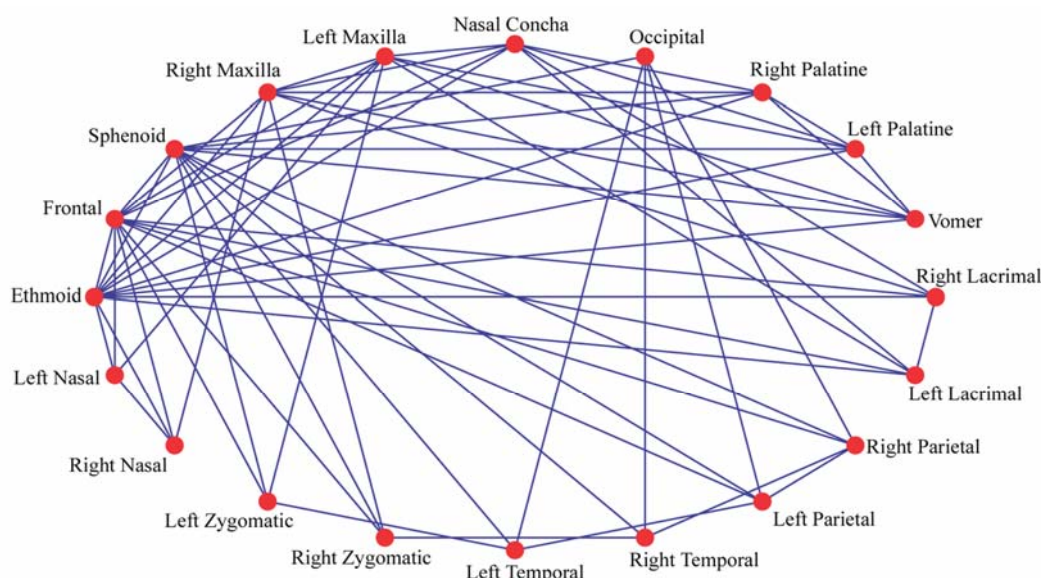


Figure 1. Circular representation of the human skull network model. Each node represents one skull bone. Edges between nodes represent physical junctions.

The human cranial network model has 20 nodes corresponding to the following bones: ethmoid, frontal, sphenoid, right maxilla, left maxilla, nasal concha, occipital, right palatine, left palatine, vomer, right lacrimal, left lacrimal, right parietal, left parietal, right temporal, left temporal, right zygomatic, left zygomatic, right nasal, and left nasal. Data were codified in an adjacency matrix, the binary matrix of presence/absence of bone junctions, where the node degree for each bone is the sum of its connections.

Our null model for comparative purposes is a random network model $G(n, p)$, Gilbert, (1959), generated with the same number of nodes (n) and average degree in links per node (p) than the human cranial network (Watts & Strogatz, 1999). For network analysis we use the free software Network Workbench Tool.

Results and discussion

The human skull is a scale-free structure characterized by a power-law degree distribution with an exponential factor $\gamma = 2.12$. System properties are mainly determined by the most

connected elements, which are called hubs. Frontal, ethmoid and sphenoid are the most connected bones. Applying a dynamic algorithm to partition the skull network we recognized the following structural units, in dorso-ventral order: (1) Palatal, (2) Ethmoidal, (3) Orbito-nasal, (4) Frontal, and (5) Cranial. The Palatal unit is formed by the palatines and the vomer. These elements are always linked, defining the choana (the opening or pathway communicating the nasal opening to the pharynx). The Ethmoidal unit is formed by the maxillae, the ethmoid, and the nasal concha. This unit forms the roof of the mouth and the floor of the sinuses. The Orbito-nasal unit is formed by the lacrimals, nasals, and zygomatic arches. This structural unit delimits most of the orbits except for the roof, delimited by the independent Frontal unit, which is formed only by the frontal bone, being the roof of the orbits and the roof of the braincase. Finally, the Cranial unit is formed by the parietals, temporals, occipital and sphenoid, forming the floor and the walls of the braincase.

Compactedness analysis between structural units points out that, although the human skull is composed of five structural units, only three of them can be considered modules: Palatal, Ethmoidal and Cranial. The remaining two, Frontal and Orbito-nasal, cannot be considered modules because they lack enough internal compactedness, even though they show similar connectivity patterns as a part of a structural unit.

Concluding remarks

Scale-free networks exhibits high robustness to random perturbation but are vulnerable to specific perturbation on their hubs (Albert *et al.*, 2000). From a biological point of view, this implies that the human skull has a structural robustness against random changes affecting its integrity. Robustness is what we expect in a structure that protects the brain and sensory organs. The topological connectivity of cranial bones is neither regular nor random, but small-world. Information inside human skull system would flow faster than in regular and random equivalent systems. So, we would expect that the skull evolves in an integrative way, where co-evolution of both cranial bones and modules are facilitated.

Network theory offers a new quantitative framework to study structural homologies and anatomical organization. We have developed a network methodology for anatomical systems, applying it to the human skull structure, expanding previous work in vertebrate skulls structure analysis by Rasskin-Gutman (2003). The quantitative characterization of the vertebrate skull by means of network theory will bring out important features of its structural organization. The main growing mechanism accounting for scale-free organization in large networks is the preferential attachment, where new nodes are attached to highly-connected previous ones (Barabási & Albert, 1999). The study of skull development in terms of network growing-rules will bring out key information about the specific mechanism leading its final scale-free structure and its evo-devo implications.

Acknowledgements

This research project is supported by grant (BFU2008-00643) from the Ministerio de Ciencia e Innovación.

References

- Albert, R., Jeong, H. & Barabási, A.L. 2000. Diameter of the World Wide Web. *Nature* **401**, 130-131.
- Barabási A.L. & Albert, R. 1999. Emergence of scaling in random networks. *Science* **286**, 509.
- Gilbert, E.N. 1959. Random Graphs. *Annals of Mathematical Statistics* **30**, 1141-1144.
- Riedl, R. 1978. Order in Living Systems: A Systems Analysis of Evolution. Wiley, New York.

- Rashevsky, N. 1954. Topology and life. *Bulletin of Mathematical Biophysics* **16**, 317-348.
- Rasskin-Gutman, D. 2003. Boundary constraints for the emergence of form. In: *Origination of Organisma Form* (Eds. G. Muller and S. Newman). MIT Press, Cambridge, 305-322.
- Watts, D.J. & Strogatz, S.H. 1998. Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature* **393**, 440-442.
- Woodger, J.H. 1945. On biological transformations. In: *Essays on Growth and Form presented to D'A. W. Thompson*, (Eds. Le Gros, W.E. and P.B. Medawar). Oxford University Press. 95-120.
- Wuchty, S. Ravasz, E. & Barabási A.L. 2006. The architecture of biological networks. In: *Complex Systems Science in Biomedicine* (Eds. T.S. Deisboeck and J.T. Kresh). Springer, Berlin, 165-181.
- Dorogovtsev, S.N & Mendes, J.F.F. 2003. Evolution of Networks: From Biological Nets to the Internet and WWW. Oxford University Press, New York.

Bioerosión debida a gasterópodos en cáscaras de huevo de dinosaurio del Cretácico Inferior de La Cantalera (Teruel, España)

Gámez-Vintaned, J.A.¹, Moreno-Azanza, M.² y Canudo, J.I.²

1: Grupo Murero-IUCA. Área y Museo de Paleontología. Universidad de Zaragoza. C/ Pedro Cerbuna, 12. E-50009 Zaragoza. España. gamez@unizar.es

2: Grupo Aragosaurus-IUCA. Área y Museo de Paleontología. Universidad de Zaragoza. C/ Pedro Cerbuna, 12. E-50009 Zaragoza. España. www.aragosaurus.com, mmazanza@unizar.es, jicanudo@unizar.es

Introducción

El yacimiento de La Cantalera es un lugar de referencia para el estudio de los vertebrados del Cretácico Inferior del Sistema Ibérico y ha sido considerado un “yacimiento resumen” para el tránsito Hauteriviense-Barremiense, debido a la gran diversidad de microfósiles de vertebrados que ha aportado (Canudo *et al.*, 2002). En él se han recuperado varios centenares de fragmentos de cáscara de huevo, uno de los cuales se estudia aquí.

Situación geológica

El yacimiento de La Cantalera se encuentra situado en un afloramiento de la Formación Margas y Calizas de Blesa, dentro de la subcuenca de Oliete, 3 km al oeste de la localidad de Josa (Teruel; Fig. 1A). Durante el Cretácico Inferior, la denominada cuenca del Maestrazgo se fragmentó en siete subcuencas controladas por una serie de fallas normales sintectónicas de dirección variable (Salas & Guimerá, 1996). La subcuenca de Oliete inicia su sedimentación con la Formación Blesa, datada como Hauteriviense terminal-Barremiense inferior. Esta formación presenta, en el sector de Josa, una evolución sedimentaria compleja. En su parte inferior dominan las facies continentales lacustres, palustres y aluviales. Este primer tramo continental puede ser dividido en dos episodios (Fig. 1B). En el primer episodio se establece un abanico aluvial cuyo depósito se restringe al sector de Josa; en sus facies más distales se formó el yacimiento de La Cantalera. Durante el segundo episodio se establece una sedimentación lacustre más homogénea, extendiéndose a otras áreas de la subcuenca de Oliete. El tramo superior de la Formación Blesa consiste en facies fundamentalmente marinas, con depósitos propios de lagunas y marismas costeras (Aurell *et al.*, 2004).

El yacimiento de La Cantalera es un afloramiento de lutitas grises y rojas palustres, con abundancia de paleosuelos y rico en restos de vertebrados. La edad del yacimiento se ha determinado por el análisis de la asociación de carofitas como Hauteriviense terminal-Barremiense basal (Martín-Closas, 1989). Entre los restos de vertebrados se han identificado

un total de 29 taxa diferentes incluyendo dinosaurios, cocodrilos, tortugas, pterosaurios mamíferos y anfibios (Ruiz-Omeñaca, 1997). Además de los restos esqueléticos, en La Cantalera abundan los restos indirectos, especialmente coprolitos y fragmentos de cáscara de huevo. Se han diferenciado al menos siete ootaxones, pertenecientes a las oofamilias Elongaloolithidae, Prismatoolithidae, Spherooolithidae?, Krokoolithidae y Testudoolithidae.

Resultados

El sustrato sobre el que se encuentran las pistas aquí descritas es un fragmento de cáscara de huevo fósil (Fig. 2A). El espesor medio de la cáscara es de 390 μm . En sección radial presenta morfotipo angustiprismático, con dos capas diferenciadas con una transición progresiva entre ellas: una capa inferior mamilar, con ultraestructura calcítica radial y una capa superior con estructura prismática (Fig. 2B). La relación entre la capa mamilar y la capa prismática es de 1,5:1. El sistema de poros es angusticanaliculado, y los canales de poro son estrechos y rectos (Fig. 2D). La superficie externa es lisa, y sólo se observa una única apertura de poro elíptica de 40 μm de diámetro (Fig. 2A). La superficie interna presenta mamilas de pequeño tamaño (80 μm ; Fig. 2B), densamente empaquetadas, con una densidad de aproximadamente 100 mamilas/ mm^2 . Este fragmento de cáscara se asigna provisionalmente a cf. *Prismatoolithus* sp. Zhao & Li, 1993.

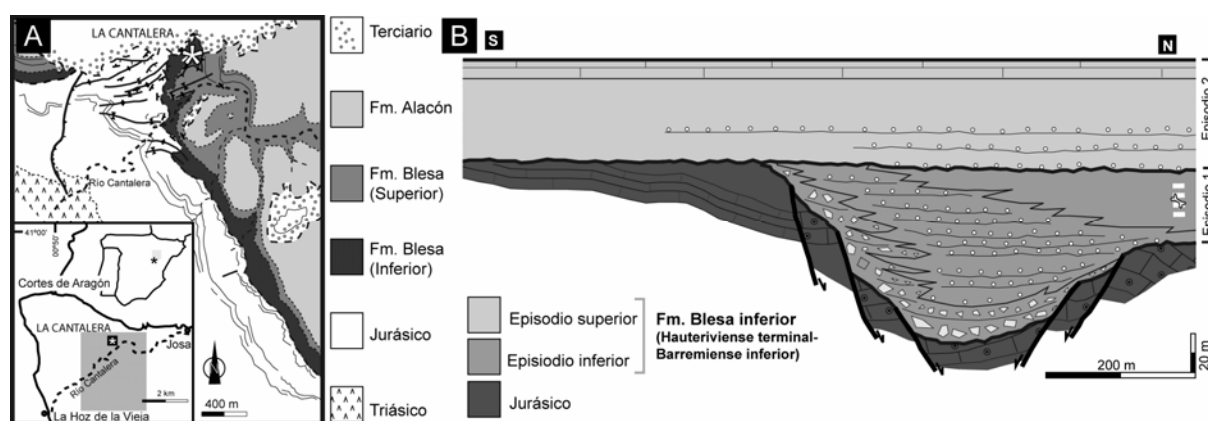


Figura 1. A. Mapa geológico del entorno del yacimiento de La Cantalera. B. Distribución de las facies del tramo inferior de la Formación Blesa (modificado de Aurell *et al.*, 2004).

El fragmento de cáscara de huevo presenta lo que parecen ser dos estructuras bioerosivas sobreimpuestas, una en la superficie exterior (Fig. 2A, D) y otra en la interior (Fig. 2I). Ambas presentan características compatibles con raspaduras (*scrapings*) hechas por pequeños invertebrados con un comportamiento de pacer (*pascichnia*) epilítico.

La pista bioerosiva de mayor tamaño puede asignarse al icnogénero *Radulichnus* Voigt, 1977 y se localiza en la superficie externa de la cáscara (Fig. 2F). Presenta una morfología general en forma de surco ancho y somero (la relación anchura:profundidad varía entre 11:1 y 16:1) con paredes escarpadas (Fig. 2J, K), con trayectoria ligeramente divagante que presenta cambios más o menos bruscos en la dirección de hasta 30° (Fig. 2A). La longitud total observada es de 4,0 mm. La anchura total varía entre las 217 y las 334 μm de ambos extremos; la profundidad máxima de la pista en su conjunto es aproximadamente de 20 μm , reduciéndose mucho en las partes más someras. De hecho, a lo largo de la pista se observa una serie de promontorios y de depresiones espaciados a intervalos que varían entre 51 y 88 μm (media de 70 μm) (Figs. 2A, E, G). Es notable la presencia de un pulido (interpretado

como pulido por raspado) en dichas depresiones (Fig. 2K), mientras que las zonas elevadas están ornamentadas con surcos rectilíneos paralelos separados a intervalos regulares por crestas. El número de surcos es de 13, observándose hasta 15 en uno de los extremos de la pista (el que termina en su borde fracturado). La anchura de los surcos varía entre 8,5 y 16 μm (media de 11,7 μm) y la de las crestas entre 6,6 y 10 μm (media de 8,5 μm). La conservación de los surcos es relativamente pobre, no observándose todos los surcos juntos (en continuidad transversal) más que en el mencionado extremo del icnofósil coincidente con el borde fracturado de la cáscara. Es precisamente aquí donde la pista presenta su anchura máxima, a la vez que la profundidad general se atenúa (Fig. 2H).

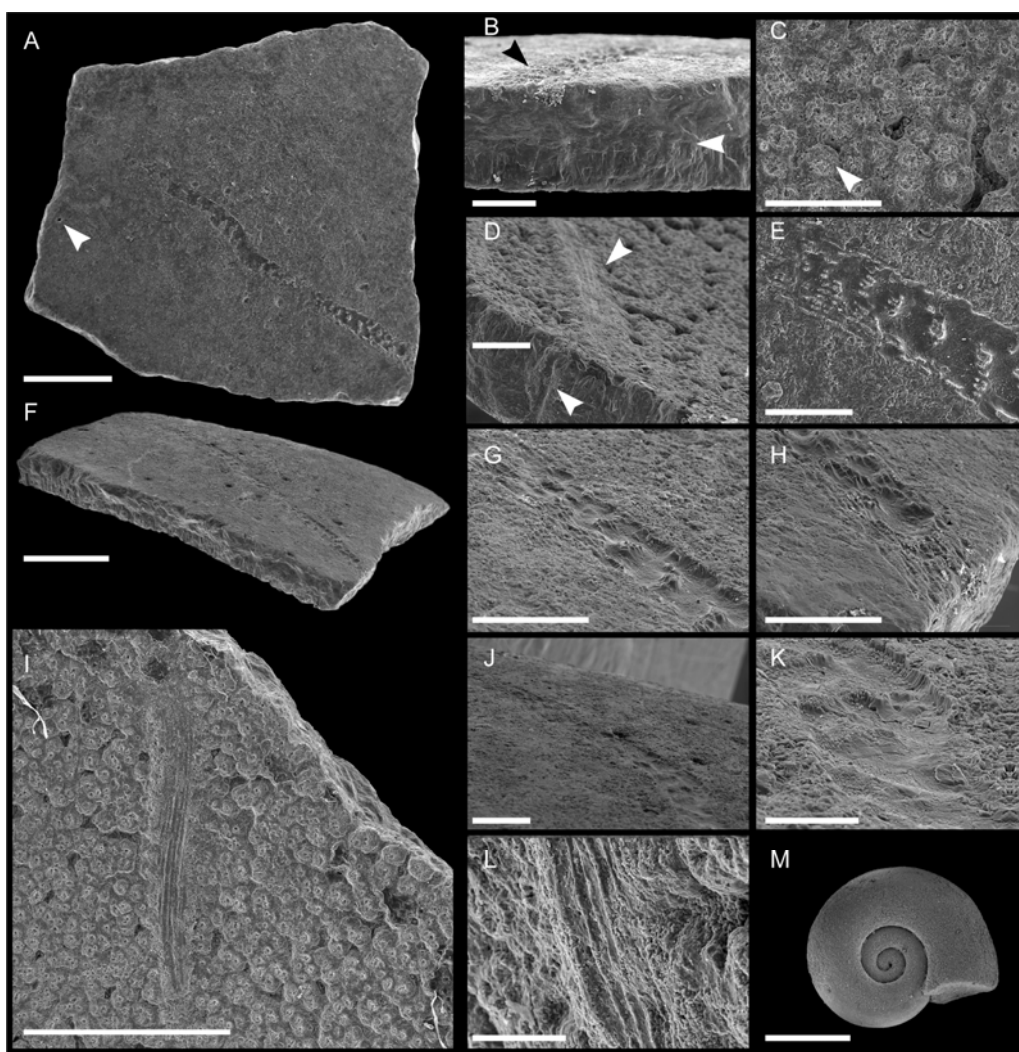


Figura 2. A-L: cf. *Prismatoolithus* sp.: ejemplar MPZ 2000/3558. A, B, E-H, J, K: *Radulichnus* ichnosp. indet.: MPZ 2000/3559 (J, K: ejemplar girado 180°). D, I, L: aff. *Radulichnus*: MPZ 2000/3560. A. Superficie externa donde se observa la pista MPZ 2000/3559. Flecha: apertura de poro. B. Sección radial; flecha superior: MPZ 2000/3559; flecha inferior: límite entre las capas mamilar y prismática. C. Superficie interna del fragmento de cáscara; flecha: bases de las mamilas. D. Sección radial y superficie interna del fragmento de cáscara. Se observa la pista MPZ 2000/3560. Flecha: canal de poro. M: Basommathophora indet.; molde interno en vista inferior. MPZ 2000/3561. Barras de escala: A-C, 1 mm. D-J, 250 μm . K, L, 100 μm . M, 500 μm . Material depositado en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza (MPZ).

La pista bioerosiva de menor tamaño se identifica aquí como aff. *Radulichnus* y está situada en la cara interna de la cáscara. Consiste en un conjunto de hasta siete surcos (se observan como máximo seis en una misma sección transversal) de trayectoria ligeramente sinuosa, separados a intervalos regulares por sus correspondientes crestas (Fig. 2I). La anchura total varía entre las 93 y las 157 μm de ambos extremos. La anchura de cada surco varía (a veces a lo largo de un mismo surco; Fig. 2L) entre 7 y 18 μm , y la de las crestas entre 6 y 12 μm . A diferencia de la pista de la cara externa de la cáscara, en ésta no se observa una superficie envolvente en surco. Tampoco aparecen áreas con pulido por raspado, ni se diferencian promontorios y depresiones.

Discusión

La morfología y dimensiones de ambas pistas de bioerosión son compatibles con haber sido producidas por un animal provisto de rádula. Las dimensiones de los surcos y crestas que se observan en ambas permiten aventurar que es probable que respondan al mismo productor, si bien ejercitando diferentes técnicas de raspado (cf. Smith, 1988), posiblemente (como se argumenta más abajo) por diferencias en la composición del sustrato.

La rádula es una estructura presente en moluscos gasterópodos y poliplacóforos. Los fósiles de gasterópodos recuperados en La Cantalera se restringen a moldes internos ferruginizados que han sido identificados como *Viviparidae* indet. y *Basommatophora* indet. (Fig. 2M). (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 1997). Los ejemplares asignados a *Viviparidae* indet. tienen conchas globosas de enrollamiento dextrógiro. Todos los ejemplares tienen un tamaño centimétrico, lo cual los descarta como posibles productores de estas pistas. Hasta el momento, en el levigado del yacimiento de La Cantalera se ha encontrado un único ejemplar de gasterópodo planiespiralado de forma discoidal, de poco más de 1 mm de diámetro, que se ha determinado como *Basommatophora* indet. (Fig. 2M) (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 1997) cuyo tamaño sí que es coherente con las dimensiones de las pistas. No se han hallado poliplacóforos.

Si bien los datos disponibles son escasos, podemos asumir como hipótesis plausible que estas pistas fósiles sobre cáscara de huevo de dinosaurio fueron producidas por un gasterópodo, probablemente un basomatóforo. Éstos son gasterópodos pulmonados de hábitat acuático y amplias estrategias alimenticias. Con la ayuda de su rádula, el productor (o productores) bien pudo aprovechar los microbios o las algas microscópicas que, a buen seguro, tapizaban este fragmento de cáscara. También es probable que explotara las sustancias proteicas existentes en la superficie externa de la cáscara, y mucho más abundantes en su cara interna. La mayor concentración de proteínas en esta última justificaría la técnica de raspado menos depurada observada en la pista allí presente (Fig. 2I), pues la abundancia relativa de alimento así lo permitiría.

Conclusiones

Pistas de pacer epilíticas debidas a gasterópodos se conocen al menos desde el Jurásico Inferior, en materiales marinos. Los ejemplares aquí descritos provienen de un medio palustre y parecen estar formadas por gasterópodos pulmonados.

Agradecimientos

Proyectos de investigación CGL200403393/BTE y CGL2007/62469/BTE (Ministerio de Educación y Ciencia), Consolider CGL2006-12975/BTE ("MURERO"; Ministerio de Educación y Ciencia-FEDER-EU) y Gobierno de Aragón (grupos consolidados H-54, "Reconstrucciones Paleoambientales" y E-17, "Patrimonio y Museo Paleontológico"). Miguel Moreno-Azanza es becario FPI del Ministerio

de Educación y Ciencia, con la ayuda BES-2008-005538. Las fotografías de MEB han sido realizadas por Cristina Gállego en el Servicio de Microscopía Electrónica de la UZ.

Referencias

- Aurell, M., Bádenas, N. Canudo, J.I. & Ruiz-Omeñaca, J.I. 2004. Evolución tectosedimentaria de la Fm. Blesa (Cretácico Inferior) en el entorno del yacimiento de vertebrados de La Cantalera (Josa, Teruel). *Geogaceta* **35**, 11-14.
- Canudo, J.I., Aurell, M., Barco, J.L., Cobos, A., Cuenca-Bescós, G., Martín-Closas, C., Murelaga, X., Pereda-Suberbiola, X., Royo-Torres, R. & Ruiz-Omeñaca, J.I. 2002. La Cantalera: Un resumen de los dinosaurios del tránsito Hauteriviense - Barremiense (Cretácico inferior) de la Cordillera Ibérica (Josa, Teruel) *Libro de Resúmenes. XVIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. II Congreso Ibérico de Paleontología*, 27-28.
- Martín-Closas, C. 1989. *Els caròfits del Cretaci inferior de les conques perifèriques del Bloc de l'Ebre*. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona, Barcelona, 581 pp. (Inédita).
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Canudo, J.I. & Cuenca-Bescós, G. 1997. Primera evidencia de un área de alimentación de dinosaurios herbívoros en el Cretácico Inferior de España (Teruel). *Monografías de la Academia de Ciencias de Zaragoza* **10**, 48 p.
- Salas, R. & Guimerà, J. 1996. Rasgos estructurales principales de la cuenca cretácica inferior del Maestrazgo (Cordillera Ibérica oriental) *Geogaceta* **20**, 1704-1706.
- Smith, D.A. 1988. Radular kinetics during grazing in *Helisoma trivolvis* (Gastropoda: Pulmonata). *Journal of experimental Biology* **136**, 89-102.

Ammonite biostratigraphy at the Madotz section (Basco-Cantabrian Basin, Spain), implications for the record of Cretaceous Oceanic Anoxic Event 1a (OAE-1a)

Gaona-Narvaez, T.¹, Maurrasse, F.J.-M.R.¹, Moreno-Bedmar, J.²,
Company, M.² y Lamolda, M.³

1: Department of Earth Sciences, Florida International University 11200 S.W. 8th Street, Miami, FL 33199 USA. tgaon001@fiu.edu, maurrasse@fiu.edu

2: Departament de Geoquímica, Petrologia i Prospecció Geològica. Facultat de Geologia. Universitat de Barcelona. Martí i Franquès s/n, 08028 Barcelona. España. j.a.moreno@ub.edu

3: Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, Ave Fuentenueva s/n, 18002 Granada. España. mcompany@ugr.es, mlamolda@ugr.es

A high-resolution study of the Madoz section, including the integration of microfacies, total inorganic carbon analyses (TIC, weight % CaCO₃), total organic carbon analyses (TOC, weight % C), stable carbon isotope measurements ($\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$) and ammonite biostratigraphy, was performed to investigate Lower Aptian neritic deposits from the Basco-Cantabrian region, Spain. Our focus is to address the issue of differentiating the Oceanic Anoxic Event 1a (OAE-1a) from other uncertain anoxic episodes within that time.

In Lower Aptian standard European planktonic foraminiferal biochronology, OAE-1a is correlative with the lower part of the planktonic foraminifera *Leupoldina cabri* Zone, as in most of the locations of the Tethyan realm and the Pacific [Moullade *et al.* (1998); Erba *et al.* (1999); and others]. In contrast, using ammonite biostratigraphy, OAE-1a has been assigned to different levels: from the upper part of the *Deshayesites ogranlensis* Zone to the *Deshayesites deshayesi* Zone, which represents a wide time span of nearly two million years,

according to Gradstein *et al.* (2004), a range of error too significant to provide precise time correlation.

Previous biostratigraphic correlations at Madoz [Duvernois *et al.* (1972); Cherchi & Schroeder (1998)] refer units 1, 2a and 2b to benthic foraminifera *Palorbitolina lenticularis* Zone. They also reported the presence of *Deshayesites* cf. *deshayesi* in clastic Unit 1, which would imply a chronologic position corresponding to the upper part of the Lower Aptian above the level of occurrence of OAE-1a. Hence superjacent Subunit 2c was assigned to the *Orbitolinopsis simplex* Zone [Cherchi & Schroeder (1998)] corresponding to the Upper Aptian (Gargasian).

New ammonite specimens were recovered in the uppermost part of Unit 1, and the middle part of subunit 2b, which include taxa such as *Deshayesites* cf. *forbesi*, *Pseudosaynella bicurvata* and *Pseudosaynella undulada*. The presence of *Deshayesites* cf. *forbesi* and the first appearance datum of *Pseudosaynella* suggest a stratigraphic position correlative with at least the upper part of the *Deshayesites weissi* Zone of the standard Mediterranean ammonite zonation. This new finding is in agreement with initial isotopic measurement on organic carbon, and with the lithologic record of at least three levels of extensive organic-rich shales and calcareous shales at unit 2b, which point to the record of the Oceanic Anoxic Event 1a at Madoz section as found elsewhere when sedimentologic conditions allow the development of organic-rich deposits. Our biochronological interpretation of OAE-1a at Madoz section is also in agreement with that reported in the Maestrat Basin by Moreno-Bedmar *et al.* (2009).

Acknowledgments

Isotopic measurements on organic carbon were conducted at the Southeast Environmental Research Center (SERC), Florida International University.

References

- Cherchi, A., Schroeder, R. 1998. Aptian and Albian large foraminifera at Madoz. *24° Coloquio Europeo de Micropaleontología. Libro Guía*, 71-73.
- Duvernois, Ch., Floquet, M., Humbel, B. 1972. La Sierra d'Aralar (Pyrénées Basques Espagnoles): stratigraphie, structure. *Thèses de Doctorat de Troisième cycle, Université de Dijon*. 240 pp.
- Erba E., Channell J.E.T., Claps M., Jones C., Larson R., Opdyke B., Premoli Silva I., Riva A., Salvini G., Torricelli S., 1999, Integrated stratigraphy of the Cismon Apticore (southern Alps, Italy): a "reference section" for the Barremian-Aptian interval at low latitudes. *Journal of Foraminiferal Research* **9**, 371-391.
- Moreno-Bedmar, J.A., Company, M., Bover-Arnal, T., Salas, R., Delanoy, G., Martínez, R., Grauges, A. 2009. Biostratigraphic characterization by means of ammonoids of the lower Aptian Oceanic Anoxic Event (OAE 1a) in the eastern Iberian Chain (Maestrat Basin, eastern Spain). *Cretaceous Research* **30**, 864-872.
- Moullade, M., Masse, J. P., Tronchetti, G., Kuhnt, W., Ropolo, P., Bergen, J. A., Masure, E., Renard, M. 1998. Le stratotype historique de l'Aptien inférieur (région de Cassis-La Bédoule, SE France): synthèse stratigraphique. *Géologie Méditerranéenne* **25**, 289-298.
- Gradstein, F. M., Ogg, J. G., Smith, G., Eds., *A Geologic Time Scale 2004*. Cambridge University Press, Cambridge, 500 pp.

Bioglifos en madrigueras fósiles: la firma del arquitecto

Gibert, J.M. de¹ y Ekdale, A.A.²

1: Departament d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Universitat de Barcelona, Martí Franquès s/n, 08028 Barcelona. jmdegibert@ub.edu

2: Department of Geology and Geophysics, University of Utah, 115 South 1460 East, Room 383 FASB, Salt Lake City, UT 84112-0102, EE.UU. a.ekdale@utah.edu

Los bioglifos son esculturas que aparecen en las paredes de excavaciones y perforaciones, ocasionadas por la actividad del animal productor de las mismas (definición ligeramente modificada de Bromley *et al.*, 1984). Éstos se pueden considerar las “huellas dactilares” o la “firma” del organismo (Seilacher, 2007) y son producidos por la acción de apéndices más o menos rígidos (por ejemplo, las pinzas de un decápodo) o por la ornamentación de un esqueleto externo (por ejemplo, las costillas de la valva de un pelecípodo).

La producción y la conservación de bioglifos en las paredes de trazas fósiles puede resultar de una variedad de comportamientos bioturbadores o perforantes. Los métodos más comunes para producir bioglifos son de tipo mecánico: a) arañar, b) barrenar, c) pellizcar, d) mordisquear o e) penetrar. Más raramente, se pueden producir bioglifos químicamente, como por ejemplo en el caso de algunas perforaciones de esponjas que combinan disolución con disgregamiento de pequeños fragmentos del substrato carbonatado que habitan.

El análisis detallado de los bioglifos es de gran utilidad para resolver cuestiones icnotaxonómicas (Muñiz y Mayoral, 2001), pero su interés es todavía mayor para abordar problemas de tipo paleobiológico. Los bioglifos son caracteres fundamentales cuando se trata de analizar la paleoetología de las trazas fósiles. Constituyen evidencias directas para entender el mecanismo de construcción de las estructuras y ayudan a descifrar la función de las madrigueras. Además, pueden ofrecer información clave sobre la identidad del organismo productor y contribuyen a caracterizar el carácter del substrato en el que la traza fósil se produjo.

La presente contribución pretende poner de manifiesto la importancia del análisis detallado de los bioglifos en trazas fósiles. Éstos son a menudo caracteres poco estudiados (y quizás algo infravalorados) en estudios icnológicos. Así, es común encontrar referencias en la literatura icnológica a madrigueras o perforaciones ornamentadas sin que se proporcionen descripciones suficientemente detalladas de los patrones de ornamentación. Los bioglifos son diversos, no sólo por lo que respecta a cuestiones morfológicas sino también por lo que atañe a su génesis, y esta variedad no sólo se da entre diferentes icnotaxones sino también a veces en una única traza fósil.

Agradecimientos

Este trabajo forma parte del Proyecto de Investigación CGL2007-60507/BTE del Ministerio de Ciencia e Innovación.

Referencias

Bromley, R.G., Pemberton, S.G. & Rahmani, R.A. 1984. A Cretaceous woodground: the *Teredolites* ichnofacies. *Journal of Paleontology* **58**, 488-498.

Muñiz, F. & Mayoral, E. 2001. El icnogénero *Spongliomorpha* en el Neógeno superior de la Cuenca del Guadalquivir (area de Lepe-Ayamonte, Huelva, España). *Revista Española de Paleontología* **16**, 115-130.

Seilacher, A. 2007. *Trace fossil analysis*. Springer, Berlin, 226 pp.

Propuesta de correlación de la base del Drumiese (Serie 3 del Cámbrico) con la base del Caesaraugustense medio (Cámbrico medio) en las Cadenas Ibéricas (NE de España)

Gozalo, R.¹, Chirivella, J. B.¹, Esteve, J.² y Liñán, E.²

1: Departamento de Geología Universitat de València. C/ Dr. Moliner 50 E-46100- Burjassot. España. rodolfo.gozalo@uv.es

2: Área y Museo de Paleontología. Departamento de Ciencias de la Tierra. Universidad de Zaragoza. E-50009 Zaragoza. España. jorgeves@unizar.es

En la última década la Subcomisión Internacional de Estratigrafía del Cámbrico (ISCS) viene proponiendo y definiendo una nueva división para el Cámbrico (Fig. 1). Como ya indicaban Shergold & Geyer (2003) y Babcock & Peng (2007), se pretende establecer una división en la que todas las nuevas series y pisos tengan nombres que previamente no se hayan utilizado en ninguna de las múltiples escalas regionales que se han establecido hasta la fecha, sobre todo debido a la importante provincialidad existente en las faunas del Cámbrico.

La propuesta con la que se está trabajando (Fig. 1, columnas de la derecha) plantea dividir el Cámbrico en cuatro series y diez pisos. Las dos primeras series, con dos pisos cada una, corresponderían *grosso modo* al Cámbrico inferior clásico, mientras que la serie 3 equivaldría al Cámbrico medio y la serie 4 al Cámbrico superior, cada una de estas dos series se subdivide en tres pisos. Hasta el momento se han definido dos series (1ª y 4ª, denominadas Terreneúvico y Furóngico) y cuatro pisos, y se está trabajando intensamente en la caracterización de los pisos 5 y 9.

Uno de los problemas que nos encontramos al intentar aplicar estas divisiones en España y en la subprovincia mediterránea (*sensu* Sdzuy *et al.*, 1999) es que la mayoría de los taxones elegidos hasta el momento como marcadores no se han encontrado en esta región, por lo que se hace necesario buscar niveles de correlación entre la zonación establecida en España (ver Liñán *et al.*, 2002; Gozalo *et al.*, 2008) y las propuestas de la ISCS. En la Figura 1 se muestra una propuesta con estas correlaciones.

Uno de los últimos pisos en definirse ha sido el Drumiese (Babcock *et al.*, 2007), cuya base se ha situado en el nivel de primera aparición (FAD) de *Ptychagnostus atavus*, especie de amplia distribución geográfica, pero que hasta el momento no se ha encontrado en la región mediterránea. De manera habitual el nivel de aparición de esta especie se correlacionaba con un nivel indeterminado en la parte alta del Caesaraugustense inferior (Sdzuy, 1971, 1972; Shergold & Geyer, 2003).

Los últimos trabajos de nuestro grupo se han encaminado, en primer lugar, a una revisión sistemática de las especies de trilobites, braquiópodos, equinodermos, icnofósiles, etc., así como a establecer una zonación lo más precisa posible, fundamentalmente con zonas de intervalo con especies y géneros relacionados filogenéticamente, como sería el caso de la zonación reconocida en el Caesaraugustense con especies de los géneros *Badulesia*,

Pardailhanian y *Solenopleuropsis* (ver Sdzuy, 1971, 1972; Liñán & Gozalo, 1986; Liñán *et al.*, 1993, 2002; Álvaro & Vizcaíno, 1998; Esteve *et al.*, 2008).

Originalmente, Sdzuy (1968) introduce como unidad el piso de *Pardailhanian*, caracterizado por la presencia de especies de este género, que divide en tres zonas informales, pero sin caracterizar. En trabajos posteriores, aunque no caracteriza las zonas ofrece una tabla (Sdzuy, 1971: tabla 1; Sdzuy, 1972: tabla 2) donde recoge la distribución vertical de distintas especies de trilobites, lo que permite analizar el concepto informal de zona utilizado en estos trabajos. Así, se observa que el nivel de *Badulesia paschi*, dentro de la zona de *Badulesia granieri*, se correspondería con la zona de extensión de *B. paschi*. El inicio de la zona de *Pardailhanian hispida* viene marcado por la desaparición de *Badulesia paschi*, aunque tal y como muestran las tablas citadas la aparición de este taxón es coincidente con el *Badulesia paschi*, coincidencia que se ha corroborado en los muestreos realizados en los últimos años.

En la revisión de la zonación que se está llevando a cabo en estos momentos, se ha optado por utilizar, siempre que sea posible, zonas de intervalo. En esta línea, se considera que la base de la zona de *Pardailhanian hispida* está marcada por el FAD de esta especie y su techo se situaría en el FAD de *P. multispinosa* (Chirivella, 2008; Esteve *et al.*, 2008).

Con esta nueva definición un hecho destacable es que el nivel de *Badulesia paschi* de Sdzuy (1968, 1971, 1972), también denominado *Badulesia granieri*+*B. paschi* por Liñán & Gozalo (1986) y en trabajos posteriores, realmente correspondería a los niveles inferiores de la zona de *Pardailhanian hispida*.

Por otro lado, como ya se ha comentado al principio de este resumen, el FAD de *Ptychagnostus atavus* (que marca la base del piso Drumiese) se viene correlacionando con la parte alta de la zona de *Badulesia granieri* sin más detalles. La propuesta de este trabajo es que para la subprovincia Mediterránea el nivel más pausable para identificar la base del Drumiese sea la base de la zona de *Pardailhanian hispida*.

Además de los datos ya publicados en este trabajo, se quieren señalar algunos datos que apoyan esta correlación por medio de trilobites miómeros (Agnostina).

En primer lugar, se ha comprobado en varias secciones de las Cadenas Ibéricas que uno de los niveles con mayor abundancia y diversidad faunística corresponde a la base de la zona de *Pardailhanian hispida*. Dentro de ellos merece la pena destacar la diversidad y abundancia relativa de los agnostidos (ver Chirivella *et al.*, en este volumen). Aquí, interesa destacar la presencia de *Diplagnostus planicauda*, especie con una gran dispersión geográfica y estratigráfica, cuyo FAD es coincidente con la base de la zona de *Ptychagnostus atavus* (Peng & Robison, 2000); su presencia avala que la base de la zona de *Pardailhanian hispida*, como muy joven, sería equivalente a la zona de *Ptychagnostus atavus*, por lo tanto ya de edad Drumiese.

Además, los agnostidos nos ofrecen un dato de ausencia, que siempre hay que tomar con precaución, y es que en estos niveles no se ha encontrado *Peronopsis ferox*, especie que aparece en la mitad superior de la zona de *Ptychagnostus atavus* (ver Robison, 1984). *Peronopsis ferox* se ha encontrado en las Cadenas Ibéricas en niveles más recientes (Caesaraugustiense superior; ver Liñán & Gozalo, 1986). La ausencia *Peronopsis ferox* también apoyaría la idea de que nos encontramos en niveles correlacionables con la parte baja de la zona de *Ptychagnostus atavus*.

Como conclusión, se propone utilizar el FAD de *Pardailhania hispida* como horizonte de correlación en la región Mediterránea con el FAD de *Ptychagnostus atavus* y, por lo tanto, como identificador del comienzo del Drumense en la subprovincia Mediterránea. Este nivel es fácilmente identificable en distintos puntos de la región Mediterránea, ya que la especie *Pardailhania hispida* se ha encontrado, además de en España, en la Montaña Negra (Francia), Cerdeña (Italia), Montañas de Amanos y Sultán (Turquía) y, probablemente, en el Antiatlas marroquí.

Agradecimientos

Este trabajo es una contribución al proyecto Consolider CGL2006-12975/BTE (“MURERO”) del Ministerio de Educación y Ciencia de España. Jorge Esteve disfruta de una beca pre-doctoral ligada al citado proyecto.

Referencias

- Álvarez, J.J. & Vizcaíno, D. 1998. Révision biostratigraphique du Cambrien moyen du versant méridional de la Montagne Noire (Languedoc, France). *Bulletin de la Société Géologique de France* **169**, 233-242.
- Babcock, L. E. & Peng, S.-C. 2007. Cambrian chronostratigraphy: Current state and future plans. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **254**, 62-66.
- Babcock, L. E., Robison, R. A., Rees, M. N., Peng, S. & Saltzman, M. R. 2007. The Global boundary Stratotype Section and Point (GSSP) of the Drumian stage (Cambrian) in the Drum Mountains, Utah, USA. *Episodes* **30**, 84-94.
- Chirivella, J. B. 2008. *Sistemática de los Trilobites, bioestratigrafía y paleoecología del límite Leoniense-Caesaraugustiense (Cámbrico medio) en las Cadenas Ibéricas (NE de España)*. Tesis Doctoral, Universitat de València, 226 pp. (inédita).
- Esteve, J., Gozalo, R., Liñán, E. & Chirivella Martorell, J. B. 2008. *Pardailhania* Thoral, 1947 (Solenopleuropsinae, Trilobita) from Caesaraugustan (Middle Cambrian) of the Cadenas Ibéricas (NE Spain). *Cuadernos del Museo Geominero* **9**, 99-103.
- Gozalo, R., Liñán, E., Gámez Vintaned, J. A., Dies Álvarez, M. E., Chirivella Martorell, J. B., Zamora, S., Esteve, J. & Mayoral, E. 2008. The Cambrian of the Cadenas Ibéricas (NE Spain) and its trilobites. *Cuadernos del Museo Geominero* **9**, 137-151.
- Liñán, E. & Gozalo, R. 1986. Trilobites del Cámbrico inferior y medio de Murero (Cordillera Ibérica). *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza* **2**, 1-104.
- Liñán, E., Perejón, A. and Szalay, K. 1993. The Lower-Middle Cambrian stages and stratotypes from the Iberian Peninsula: a revision. *Geological Magazine* **130**, 817-833.
- Liñán, E., Gozalo, R., Palacios, T., Gámez Vintaned, J. A., Ugidos, J. M. & Mayoral, E. 2002. Cambrian. In: *The Geology of Spain* (eds W. Gibbons & T. Moreno). The Geological Society, London, 17-29.
- Peng S. & Robison, R. A. 2000. Agnostid biostratigraphy across the Middle-Upper Cambrian boundary in Hunan, China. *Journal of Paleontology – The Paleontological Society Memoir* **53**, 1-104.
- Robison, R. A. 1984. Cambrian Agnostida of North America and Greenland. Part I, Ptychagnostidae. *The University of Kansas Paleontological Contributions* **109**, 1-59.
- Szalay, K. 1968. Trilobites del Cámbrico Medio de Asturias. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo* **1** (1967), 77-133.
- Szalay, K. 1971b. La subdivisión bioestratigráfica y la correlación del Cámbrico Medio de España. *I Congreso Hispano-Luso-Americano de Geología Económica, Sección I Geología*, **2**, 769-782.
- Szalay, K. 1972. Das Kambrium der acadobaltischen Faunenprovinz. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil II* **1972**, 1-91.

Eventos	Series	Pisos españoles		SSF-Trilobites FAD zonas de Trilobites	zonas de icnofósiles y arqueociatos	Propuestas de pisos y series de la ISCS		
regresión	CÁMBRICO SUPERIOR	sin definir		Sin definir		PISO 10	FURÓN- GICO	
						PISO 9		
						PAIBIENSE		
regresión						CÁMBRICO MEDIO	LANGUEDOCIENSE	
	CAESARAU- GUSTIENSE	sup.	<i>S. thoralis</i> + <i>S. marginata</i>					
		<i>S. simula</i>						
		<i>S. verdiagana</i> + <i>S. rubra</i>						
		<i>S. ribeiroi</i> + <i>S. verdiagana</i>						
		<i>S. ribeiroi</i>						
		<i>P. sdzuyi</i> + <i>S. ribeiroi</i>						
		<i>P. sdzuyi</i>						
		<i>P. multispinosa</i>						
	<i>P. hispida</i>							
	inf.	<i>Badulesia granieri</i>						
		<i>Badulesia tenera</i>						
regresión Leonense medio	LEONIENSE	sup.	<i>Eccaparadoxides asturianus</i>		PISO 5			
		med.	<i>Eccaparadoxides sdzuyi</i>					
		inf.	<i>Acadoparadoxides murenoensis</i>					
evento Valdemiedes	CÁMBRICO INFERIOR	BILBILIENSE	sup.	<i>Protolenus jilcanus</i>	X	PISO 4	SERIE 2	
regresión Daroca			inf.	<i>Protolenus dimarginatus</i>				
			<i>Realaspis</i>	sin registro				
		MARIANIENSE	sup.					<i>Serradiscus</i>
			med.					<i>Andalusiana Strenuaeva</i>
			inf.					<i>Strenuella</i>
regresión Cerro del Hierro		OVETIENSE	sup.	<i>Granolenus</i>				IX
				<i>Eoredlichia</i>				VIII
			inf.	<i>Lemdadella perejoni</i>				VII
				<i>Lemdadella linaresae</i>				VI
				<i>Bigotina bivallata</i>				V
evento Pedroche				<i>Serrania</i>				IV
			<i>Bigotinidae</i>	III				
regresión Córdoba		CORDUBIENSE	sup.	<i>Anabarella</i>				II
			inf.	<i>Sabellidites</i>				I
				<i>Cloudina</i>				<i>Astropolichius hispanicus</i>
				<i>Rusophycus avalonensis</i>	PISO 2			
				<i>Phycodes pedum- M. lineatus</i>		FORTUNIAN [?]	TERRE- NEÚVICO	
				<i>Torrowangea rosei</i>	EDIACÁRICO SUPERIOR (partim)			

196

El yacimiento de micromamíferos de Alhaurín el Grande-1 (Cuenca de Málaga, Cordillera Bética) y su correlación marino-continental

Guerra-Merchán, A.¹, Ruiz Bustos, A.², Serrano, F.¹, Garcés, M.³ e Insua-Arévalo, J.M.⁴

1: Dpto. Ecología y Geología, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga, 29071-Málaga, España. antguerra@uma.es, F.Serrano@uma.es

2: Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra CSIC-UGR, Campus Fuentenueva s/n, 18002-Granada, España. aruizb@ugr.es.

3: Dpto. Estratigrafía, Paleontología y Geociencias Marinas, Facultad de Geología, Campus de Pedralbes, Universidad de Barcelona, 08028-Barcelona, España. mgarces@ub.edu.

4: Dpto. Geodinámica, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid. C/ José Antonio Novais, 2, 28040-Madrid, España. insuarev@geo.ucm.es.

Introducción

Los estudios geológicos realizados en la cuenca de Málaga revelan la existencia de un yacimiento de micromamíferos en los sedimentos del Plioceno inferior. Este yacimiento se localiza dentro del casco urbano de la localidad de Alhaurín el Grande (Fig. 1A), por lo que se ha optado por llamarlo Alhaurín el Grande-1. El interés de su estudio se centra, por una parte, en marcar una señal bioestratigráfica basada en micromamíferos dentro del relleno sedimentario de la cuenca y, por otra parte, en establecer su correlación con la biozonación marina a partir de foraminíferos planctónicos. También este yacimiento aporta datos sobre la evolución sedimentaria y las condiciones paleoecológicas.

Estratigrafía de los depósitos pliocenos

En los depósitos del Plioceno inferior (Figs. 1A y B) se han diferenciado tres unidades separadas por discordancias (Pl-1, Pl-2 y Pl-3; Guerra-Merchán *et al.*, 2000). La unidad Pl-1 representa una secuencia transgresiva constituida por conglomerados con moluscos, que pasan hacia arriba a limos grises-verdosos y a margas blancas ricas en foraminíferos planctónicos.

La unidad Pl-2 caracteriza un ciclo transgresivo-regresivo, representado por conglomerados deltaicos y litorales, que pasan distal y verticalmente a margas ricas en foraminíferos bentónicos y planctónicos. La parte alta consiste en conglomerados litorales y arenas depositadas en una plataforma progradante.

La unidad Pl-3 se depositó tras una etapa de deformación y erosión. Esta unidad representa un nuevo ciclo transgresivo-regresivo y consiste en conglomerados aluviales y deltaicos, que pasan a arcillas y margas marinas someras. En algunos sectores se observa que, hacia el techo, las facies finas cambian verticalmente a arenas y conglomerados litorales y deltaicos.

El yacimiento de Alhaurín el Grande-1 se ubica a techo de la unidad Pl-2 (Fig. 1B). Este yacimiento supone el paso de la sedimentación marina somera a la continental, evidenciando el contexto regresivo de la parte alta de la unidad Pl-2. En la Figura 1C se muestra la columna estratigráfica del afloramiento, donde se localiza este yacimiento y su contenido fosilífero.

Paleontología del yacimiento

En el yacimiento de Alhaurín el Grande-1 se ha identificado la siguiente fauna: *Cricetus barrieri* Mein y Michaux, 1970; *Apodemus gudrunae* Van de Weerd, 1976; *Occitanomys* cf. *brailloni* Michaux, 1969; *Prolagus* sp.; *Episoriculus gibberodon* (Petenyi, 1864); *Insectivora* cf. *Sorex* sp.; *Diplocynodon* sp.

En la cordillera Bética, la presencia de *Cricetus barrieri* caracteriza una edad pliocena (Ruiz Bustos, 1990). Si, además, se tiene en cuenta la presencia de elementos primitivos, como *Apodemus gudrunae*, y evolucionados como, *Occitanomys* cf. *brailloni*, pero con talla pequeña, ello sugiere que este yacimiento es de edad Rusciniense inferior y sería correlacionable con el yacimiento de Yeguas (Soria Mingorance y Ruiz Bustos 1991) y algo más moderno que los de Aljibe-2 y Aljibe-3 (Guerra-Merchán *et al.*, 1991), los cuales caracterizan el lago rusciniense dentro del Modelo de las Etapas Lacustres Béticas establecido por Ruiz Bustos (2002 y 2007).

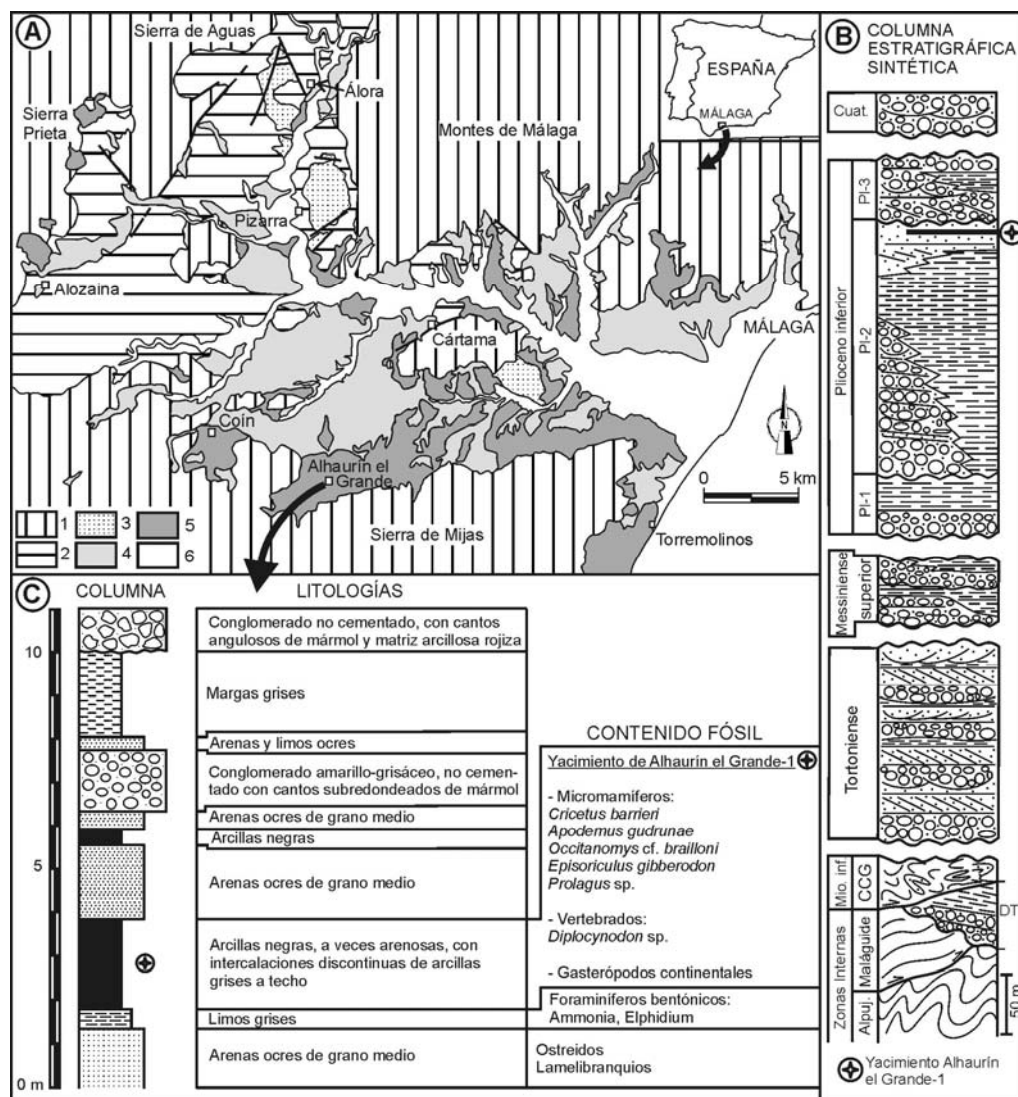


Figura 1. A: Esquema geológico de la cuenca de Málaga. 1: Zonas Internas (complejos Alpujárride y Maláguide); 2: Complejo del Campo de Gibraltar (CCG) y localmente depósitos transgresivos (Oligoceno-Mioceno inferior) sobre las Zonas Internas (DT); 3: Mioceno superior; 4: Plioceno inferior; 5: Pleistoceno; 6: Depósitos fluviales holocenos. B: Columna estratigráfica sintética. C: Columna estratigráfica del afloramiento donde se localiza el yacimiento estudiado y contenido fósil.

La paleoecología del yacimiento queda caracterizada por la presencia del cocodrilo *Diplocynodon*, lo que verifica un medio lacustre eutrófico y cálido. Esta interpretación estaría en coherencia con los datos del biocenograma establecido por Ruiz Bustos (2002), que están

en armonía con unas condiciones más cálidas para la biozona MN 14, en comparación con la biozona MN 13, relativamente más fría.

Datos bioestratigráficos y paleomagnéticos de los sedimentos marinos pliocenos

Las asociaciones de foraminíferos planctónicos de la unidad PI-1 están normalmente dominadas por *Globigerinoides* (principalmente *G. extremus*) y contienen muy escasos ejemplares de *G. margaritae* y *Neogloboquadrina* (donde son frecuentes los ejemplares con enrollamiento sinistrorso) y *Sphaeroidinellopsis* spp. en niveles altos de la unidad. Todo esto sugiere adscribir la unidad a la zona MPI-1 del Zancliense basal (Cita, 1975). Por otra parte, los sedimentos de esta unidad presentan polaridad magnética inversa (Guerra-Merchán *et al.*, 2008), lo que restringiría su edad a la parte más baja de la biozona MPI-1 (Fig. 2), antes del comienzo del subcron magnético normal C3n4n (5,23 Ma, Cande y Kent, 1995).

La unidad PI-2 presenta en su parte baja asociaciones de foraminíferos planctónicos similares a las de la unidad anterior. Hacia su parte media-alta no suelen predominar de manera tan clara los globigerinoides y la presencia de *G. margaritae* suele ser más frecuente cuando los foraminíferos planctónicos son abundantes, al tiempo que *Neogloboquadrina* muestra enrollamiento muy predominantemente dextrorso. Dentro de esta unidad no se ha detectado la aparición de *G. punctulata* (4,51 Ma, Scott *et al.*, 2007), por lo que se atribuye a la parte alta de la zona MPI-1 y a la mayor parte de la zona MPI-2 de *G. margaritae*, que caracterizan el Zancliense inferior (Fig. 2).

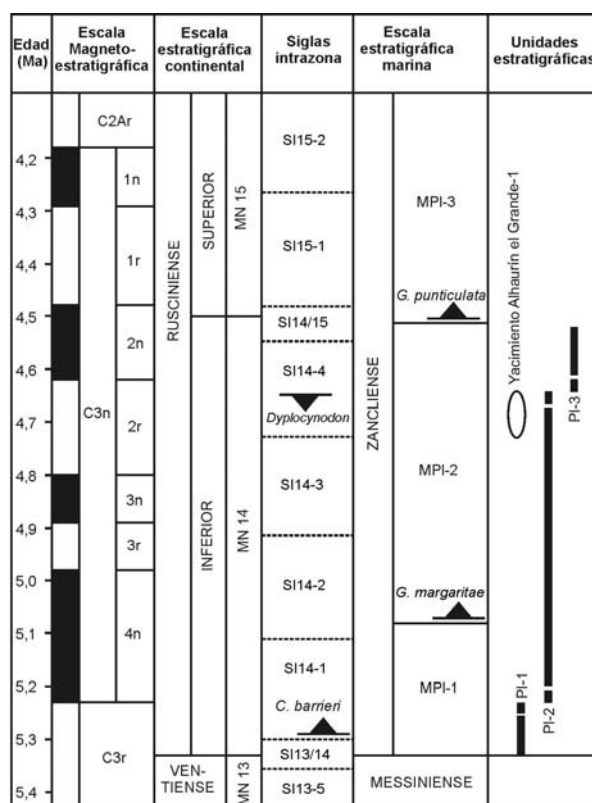


Figura 2. Cronología y correlación del yacimiento.

La unidad PI-3 contiene asociaciones de foraminíferos planctónicos similares a las de la unidad anterior. En ella tampoco se ha detectado la aparición de *G. punctulata*, por lo que se

deduce que esta unidad sigue perteneciendo a la zona MPI-2. Los datos paleomagnéticos obtenidos indican una polaridad normal, lo que, junto a los datos bioestratigráficos mencionados, situaría esta unidad en el subcron C3n2n.

Correlación y conclusiones

El yacimiento de Alhaurín el Grande-1 permite una precisa correlación de asociaciones marinas de foraminíferos planctónicos y continentales de micromamíferos. La correlación marino-continental se establece en base a las siguientes premisas: a) el yacimiento estudiado se localiza a techo de la unidad Pl-2; b) los datos bioestratigráficos sitúan al límite entre las unidades Pl-2 y Pl-3 hacia la parte alta de la biozona MPI-2, un poco antes de la aparición de *G. punctulata* (4,51 Ma); c) la unidad Pl-3 caracteriza la parte alta de la biozona MPI-2, en correlación con el subcron C3n2n.

Teniendo en cuenta estos argumentos, el yacimiento de Alhaurín el Grande-1 se correlaciona con la parte media-alta (no terminal) de la biozona MPI-2 del Plioceno inferior, situándolo aproximadamente en torno a 4,6-4,8 Ma (Fig. 2). Este yacimiento caracterizaría la Sigla Intrazona SI14-4, establecida por Ruiz Bustos (1992, 2002 y 2007) para la cordillera Bética, por lo que se designaría 14-4AG1. Los números 14-4 corresponden a su datación, las letras AG hacen referencia a las iniciales del nombre del yacimiento y el (1) hace mención al número de orden de los yacimientos publicados en la localidad.

Por otra parte, el desarrollo de facies lacustres pantanosas a techo de la unidad Pl-2 marca el paso de la sedimentación marina somera a continental, evidenciando claramente el contexto regresivo de la parte alta de esta unidad. El cocodrilo *Diplocynodon* indica unas condiciones de lago eutrófico y cálido, siendo éste el yacimiento más moderno de los conocidos hasta el momento en la Cordillera Bética en el que se constata su presencia.

Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado en el marco del proyecto de investigación P06-RNM-01521 y el Grupo de Investigación RNM-146 de la Junta de Andalucía.

Referencias

- Cande, S. & Kent, D., 1995. Revised calibration of the Geomagnetic Polarity Time Scale for the Late Cretaceous and Cenozoic. *Jour. Geophys. Res.* **100**, 6093-6095.
- Cita, M.B., 1975. Studi sul Pliocene e sugli strati di passaggio dal Miocene al Pliocene. VIII Planktonic foraminiferal biozonation of the Mediterranean Pliocene deep sea record. A revision. *Riv. Ital. Paleontol. Stratigr.* **81**, 527-544.
- Guerra-Merchán, A., Ruiz Bustos, A. & Martín Penela, A.J. (1991): Geología y fauna de los yacimientos de Colorado 1, Colorado 2, Aljibe 2 y Aljibe 3. (Cuenca de Guadix-Baza, Granada). *Geogaceta* **9**, 99-102.
- Guerra-Merchán, A., Serrano, F., Garcés, M., Gofas, S., López Garrido, A.C., El Kadiri, K. & Hlila, R. (2008). Caracterización de la sedimentación *Lago Mare* (Messiniense terminal) y de la transgresión del comienzo del Plioceno en la cuenca de Málaga (Cordillera Bética). *Geogaceta* **44**, 207-210.
- Guerra-Merchán, A., Serrano, F. & Ramallo, D., 2000. El Plioceno de la Cuenca de Málaga (Cordillera Bética). *Geotemas* **2**, 108-110.
- Ruiz Bustos, A. 1990. Biostratigraphy of the continental neogene in the Betic Cordilleras. *Abstracts IX Congress Regional Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy, Barcelona*, 301-302.

- Ruiz Bustos, A. 1992. Biostratigrafía del Neógeno en las cuencas Béticas. Significado geológico regional de las agrupaciones de Yacimientos. *III Congreso Geológico de España y VIII Congreso Latinoamericano de Geología. Salamanca*, 549-553.
- Ruiz Bustos, A. 2002. Características Climáticas y Estratigráficas de los Sedimentos Continentales de la Cordillera Bética durante el Plioceno, a partir de las faunas de Mamíferos. *Pliocénica* **2**, 44-64.
- Ruiz Bustos, A. 2007. Aportaciones de las faunas de mamíferos a la bioestratigrafía y paleoecología de la cuenca de Guadix y Baza. In: *La cuenca de Guadix-Baza. Estructura, tectónica activa, sismicidad, geomorfología y dataciones existentes* (Eds. C. Sanz de Galdeano y J.A. Peláez). Facultad de Ciencias de la Universidad de Granada, 11-27.
- Scott, G.H., Kennett, J.P., Wilson, K.J. & Hayward, B.W. (2007): *Globorotalia puncticulata*: Population divergence, dispersal and extinction related to Pliocene–Quaternary water masses. *Marine Micropaleontology* **62**, 235-253.
- Soria Mingorance, J.M. & Ruiz Bustos, A. (1991). Biostratigrafía de los sedimentos continentales situados en el sector septentrional de la Cuenca de Guadix. Cordilleras Béticas. *Geogaceta* **9**, 94-96.

Datos preliminares del registro polínico del Holoceno de Sierra Nevada

Jiménez-Moreno, G.¹ y Scott-Anderson, R.²

1: Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Universidad de Granada, Fuente Nueva s/n, 18002 Granada (Spain). gonzaloj@ugr.es

2: School of Earth Sciences and Environmental Sustainability, Box 5694, Northern Arizona University, Flagstaff, AZ 86011, USA.

Los estudios de la historia de la vegetación en el sur de España se han concentrado en el suroeste (vg., Stevenson, 1985; Stevenson & Moore, 1988; Stevenson & Harrison, 1992) y sudeste (Carrión y Van Geel, 1999; Carrión *et al.*, 1999a; Carrión *et al.*, 2001a; Carrión *et al.*, 2001b; Carrión, 2002; Carrión *et al.*, 2003; Pantaléon-Cano *et al.*, 2003). La mayoría de estos estudios han sido llevados a cabo en zonas húmedas a media-baja altitud, aunque otros han sido realizados en depósitos de cuevas a mediana altitud (Carrión *et al.*, 1999b). Los estudios más cercanos a Sierra Nevada se han llevado a cabo en la turbera del Padul por Florschütz *et al.* (1971), Pons & Reille (1988), y en la Cueva de la Carihuela (Carrión *et al.*, 1992, 1998; Fernández *et al.*, 2006). Hasta la fecha sólo se ha realizado un estudio de estas características en el interior del parque de Sierra Nevada, en donde Esteban (1996) estudió el registro polínico de tres borreguiles. Uno de éstos estudios (Río Seco a 2.880 m de altitud) se localiza en el umbral de una cuenca de circo glacial. Esteban (1996) estimó que los 98-cm de turba que estudió comprendían los últimos 1,200 años.

En este estudio nos proponemos investigar el registro del cambio de la vegetación y de los incendios de las lagunas y borreguiles a distintas altitudes en Sierra Nevada. Los objetivos principales de este estudio son:

- Determinar la historia de la vegetación y del clima. La historia de la vegetación y del clima en Sierra Nevada es en gran parte desconocida. Estudios recientes sugieren que hubo un desarrollo periódico de glaciares a cierta altitud durante el periodo interglacial actual (el Holoceno). Schulte *et al.* (2002) sugieren la formación y extensión de glaciares durante la Pequeña Edad de Hielo (LIA; anterior al final del siglo XIX), durante el Holoceno superior (quizás hace 1.000 y 3.000 años), y hace 7.000 - 8.000 años, así como durante el último periodo glacial. Sin embargo, el Holoceno antiguo no está bien datado por la técnica del ¹⁴C,

y en su lugar, las edades se basan en las de depósitos fluviales a baja altitud que se presumen formados durante las glaciaciones. Nuestros análisis podrán ayudar a determinar edades más exactas para estas glaciaciones a través de modificaciones en el registro polínico que indican cambios climáticos en los sedimentos. Además, este estudio realizado a gran altitud se podrá correlacionar con los estudios previos llevados a cabo a baja altitud, por ejemplo, con el registro del Padul (Florschütz *et al.*, 1971; Pons & Reille, 1988).

- Investigar el impacto humano en la vegetación local. En segundo lugar, las modificaciones producidas por el hombre en la vegetación “natural” del área mediterránea, durante el Holoceno son bien conocidas. Sin embargo, la mayoría de los estudios proceden de lugares a baja altitud que se localizan al suroeste (por ejemplo, de Huelva [Stevenson & Harrison, 1992]), este o noreste (Villaverde, Albacete [Carrión *et al.*, 2001b]; Sierra de Segura [Carrión *et al.*, 2001; Carrión, 2002]) de Sierra Nevada. Esteban (1996), a través de su estudio polínico, documentó una escasa influencia humana en Sierra Nevada. Estudiando los cambios del polen en el registro sedimentario en zonas a diferentes altitudes esperamos observar las distintas actividades de impacto del hombre sobre la vegetación. En teoría, la evidencia de actividad agrícola (como el cultivo del Olivo) será más prominente a baja altitud, mientras que el pastoreo se hará más evidente a altitud elevada.

- Determinar la historia de incendios en Sierra Nevada. Mientras que en la historia de incendios de lugares recónditos éstos están probablemente producidos por procesos naturales, otros están claramente producidos por la actividad humana. El estudio de las lagunas y borreguiles de Sierra Nevada nos ofrece una gran oportunidad para comparar y contrastar estos datos, con otros a baja altitud (vg., Carrión & Van Geel, 1999; Carrión, 2002).

Durante el verano del 2006 y del 2009, se determinaron varias zonas de muestreo (lagunas y borreguiles) a diferente altitud a través de mapas, información previa y estudio de campo. Se muestreó en lugares en donde se están realizando o se han realizado estudios previos para obtener el máximo número de datos y poder colaborar con las distintas disciplinas. Un claro ejemplo es la Laguna de Río Seco, en donde Esteban (1996) estudió unas pocas muestras procedentes de los borreguiles. Estos se encuentran muy cerca del lago (0.4 ha, 3 m de profundidad) en el cual la Dra. Carmen Pérez Martínez (Departamento de Ecología, Universidad de Granada) y su equipo están realizando un estudio paleoecológico. Además de este lago, se muestrearon numerosos borreguiles como los Borreguiles de la Virgen, Borreguiles de San Juan y los Borreguiles de los Lavaderos de la Reina.

En este estudio se muestran los resultados preliminares del análisis polínico de dos de estas localidades: Laguna de Río Seco y Borreguiles de la Virgen.

Referencias

- Carrión, J.S., 1992. Late Quaternary pollen sequence from Carihuela Cave, southeastern Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology* **71**, 37–77.
- Carrión, J.S. 2002. Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a montane region of southwestern Europe. *Quaternary Science Reviews* **21**, 2047–2066.
- Carrión, J.S. and van Geel, B. 1999. Fine-resolution Upper Weichselian and Holocene palynological record from Navarrés (Valencia, Spain) and a discussion about factors of Mediterranean forest succession. *Review of Palaeobotany and Palynology* **106**, 209–236.
- Carrión, J.S., Munuera, M., Navarro, C., 1998. Palaeoenvironmental reconstruction of cave sediments on the basis of palynology: an example from Carihuela Cave (Granada, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology* **99**, 317–340.

- Carrión, J.S., van Geel, B., Munuera, M. and Navarro, C. 1999a. Palaeoecological evidence of pollen sequence in eastern Spain challenges existing concepts of vegetation change. *South African Journal of Science* **95**, 44-46.
- Carrión, J.S., Munuera, M., Navarro, C., Burjachs, F., Dupré, M., and Walter, M.J.. 1999b. The palaeoecological potencial of pollen records in caves: the case of Mediterranean Spain. *Quaternary Science Reviews* **18**, 1061-1073.
- Carrión, J.S., Parra, I, Navarro, C. and Munuera, M. 2000. Past distribution and ecology of the cork oak (*Quercus suber*) in the Iberian Peninsula: a pollen -analytical approach. *Diversity and Distributions* **6**, 29-44.
- Carrión, J.S., Munuera, M., Dupré, M., and Andrade, A. 2001a. Abrupt vegetation changes in the Segura Mountains of southern Spain during the Holocene. *Journal of Ecology* **89**, 783-797.
- Carrión, J.S., Andrade, A., Bennett, K.D., Navarro, C. and Munuera, M. 2001b. Crossing forest thresholds: inertia and collapse in a Holocene sequence from south-central Spain. *The Holocene* **11**, 635-653.
- Carrión, J.S., Yll, E.I., Walker, M.J., Legaz, A.J., Chaín, C. and López, A. 2003. Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-North African flora in south-eastern Spain: new evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites. *Global Ecology & Biogeography* **12**, 119-129.
- Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty, S., Neilson, R.P., Ayres, M.P., Flannigan, M.D., Hanson, P.J., Irland, L.C., Lugo, A.E., Peterson, C.J., Simberloff, D., Swanson, F.J., Stocks, B.J. and Wotton, B.M. 2001. Climatic change and forest disturbances. *Bioscience* **51**, 723-734.
- Esteban, A. 1996. Evolucion del Paisaje Nevadense durante los ultimos 1.500 años a partir del analisis polinico de borreguiles. 1st Conferencia Internacional Sierra Nevada, pp. 251-273.
- Fernández, S., Fuentes, N., Carrión, J.S., González-Sampériz, P., Montoya, E., Gil, G., Vega-Toscano, G., Riquelme, J.A., The Holocene and Upper Pleistocene pollen sequence of Carihuela Cave, southern Spain. *Geobios* **40**, 75-90.
- Florschütz, F., Menéndez Amor, J. and Wijmstra, T.A. 1971. Palynology of a thick Quaternary succession in southern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **10**, 233-264.
- Pantaléon-Cano, J., Yll, E.-I., Pérez-Obiol, R. and Roure, J.M. 2003. Palynological evidence for vegetational history in semi-arid areas of western Mediterranean (Almería, Spain). *The Holocene* **13**, 109-119.
- Pons, A. and Reille, M. 1988. The Holocene- and Upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): a new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **66**, 243-263.
- Schulte, L. 2002. Climatic and human influence on river systems and glacier fluctuations in southeast Spain since the Last Glacial Maximum. *Quaternary International* **93-94**, 85-100.
- Stevenson, A.C. and Harrison, R.J. 1992. Ancient forests in Spain: a model for land-use and dry forest management in South-west Spain from 4000 BC to 1900 AD. *Proceedings of the Prehistoric Society* **58**, 227-247.
- Stevenson, A.C. 1985. Studies in the vegetational history of S.W. Spain. II. Palynological investigations at Laguna de las Madres, S.W. Spain. *Journal of Biogeography* **12**, 293-314.
- Stevenson, A.C. and Moore, P.D. 1988. Studies in the vegetational history of S.W. Spain. IV. Palynological investigations of a valley mire at El acebron, Huelva. *Journal of Biogeography* **15**, 339-361.

Análisis filogenético del género *Ptilodictyina* (Bryozoa, Cryptostomata)

Jiménez-Sánchez, A.¹, Anstey, R.L.² y Azanza, B.¹

1: Facultad de Ciencias, Dpto. de Ciencias de la Tierra, Área de Paleontología. C/ Pedro Cerbuna, Nº 12, 5009, Zaragoza, España. andrea.j@unizar.es, azanza@unizar.es

2: Department of Geological Sciences, Michigan State University, East Lansing, Michigan 48824, EEUU. anstey@msu.edu

La Formación Calizas de Cistideos, nombre que reciben los primeros y únicos sedimentos carbonatados del Ordovícico en las Cadenas Ibéricas y que tienen una edad Katiense superior, contiene una fauna de briozoos con una alta diversidad. En esta unidad se han reconocido 29 especies, asignadas a 25 géneros, y en ella están representados los cinco órdenes de briozoos presentes ya desde el Ordovícico Medio: Cryptostomata, Cyclostomata, Cystoporata, Fenestrata y Trepotomata.

En la fauna de briozoos de la Formación Calizas de Cistideos se ha encontrado un grupo de zoarios bilaminados, caracterizados por la presencia de numerosos mesozoecios densamente tabulados por diafragmas y tejido vesicular, con un grueso esqueleto extrazoecial (estereoma) que cierra los mesozoecios en la superficie zoarial y un gran número de acantoestilos desarrollados principalmente en el estereoma. Los caracteres mencionados no se han encontrado juntos hasta ahora y, por tanto, no ha sido posible asignar estos taxones a ningún género conocido. Sin embargo, estos zoarios bilaminados muestran los caracteres diagnósticos del suborden Ptilodictyina (orden Cryptostomata), especialmente una estructura que es considerada por nosotros como su principal carácter distintivo: una mesoteca trilaminada con una capa central de textura granular flanqueada a ambos lados por una capa de textura laminada.

El estudio cladístico de estos zoarios bilaminados, para los que proponemos un nuevo género, lo sitúan dentro de la familia Rhinodictyidae. El género *Stellatodictya*, incluido tradicionalmente en la familia Ptilodictyidae, y el género *Euspidopora*, que no estaba asignado a ninguna familia, han quedado también incluidos en el clado formado por los rhinodictyidos. Al mismo tiempo, el análisis cuestiona la validez de la familia Intraporidae y la asignación de los géneros *Goniotrypa*, *Jungganotrypa* y *Prophyllodictya* a la familia Rhinodictyidae, así como la de los géneros *Amurodictya* y *Astrovidictya* a la familia Stictoporellidae.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Ciencias e Innovación, proyecto 221 265, y es una contribución al IGCP 503 Paleoclimatología y Paleogeografía del Ordovícico.

La Bullana 2B: faunas de micromamíferos del Plioceno en el área de Venta del Moro (Valencia, España)

Mansino, S.¹, Montoya, P.¹, Luque, L.², Ruiz Sánchez, F.J.¹ y Benavent, J.V.¹

1: Departament de Geologia, Facultat de Ciències Biològiques, Universitat de València, C/ Dr. Moliner 50, 46100 Burjassot (València). E-mail: samuelmp83@hotmail.com, Plinio.Montoya@uv.es, francisco.ruiz@uv.es, bejovi@uv.es.

2: Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis. Avda. de Sagunto s/n, 44002 Teruel. luque@fundapolis.org

Hasta fechas recientes, en el área de Venta del Moro, situada en la cuenca Neógena del Cabriel (Valencia), sólo se conocía el yacimiento de grandes vertebrados de Venta del Moro (Aguirre *et al.*, 1973; Morales, 1984; Montoya *et al.*, 2006). Esta localidad se incluye dentro del Turoliense superior (Mioceno terminal, MN 13), con una edad estimada de unos 5,8 Ma (Opdyke *et al.*, 1990, 1997). En la última década se han llevado a cabo trabajos de prospección en la zona, lo que ha permitido la localización de nuevos afloramientos con microvertebrados. En uno de ellos, denominado Los Mingos 1C, se han recuperado restos de

roedores contemporáneos a los del yacimiento clásico (Benavent *et al.*, 2008). Por otro lado, recientemente se han encontrado niveles con restos de microvertebrados y gasterópodos en la zona conocida como La Bullana, situada en una posición estratigráfica claramente superior. Aquí se presenta el estudio preliminar de uno de estos yacimientos, denominado La Bullana 2B (LB-2B), situado a unos 3 km al SSO de la población de Venta del Moro.

La sección donde se ubica La Bullana 2 se compone de arcillas rojas, sobre las que se sitúan varios niveles lignitosos y abundantes arenas fluviales, y culmina con una capa decimétrica de calizas. El yacimiento excavado se localiza en uno de los contactos entre arenas fluviales y lignitos.

Se ha levantado una serie estratigráfica entre los yacimientos de Venta el Moro y La Bullana 2. Siguiendo la trinchera abandonada de la antigua línea férrea Baeza-Utiel, en dirección Oeste, se observa que las capas lignitosas y carbonatadas de baja energía (Litofacies MCL de Matishen y Morales, 1981), donde se encuentran los niveles con macrovertebrados, buzcan en el mismo sentido y llegan a perderse, siendo cubiertas de forma discordante por las facies más detríticas y gruesas de origen fluvial (Litofacies CS-CM de Matishen y Morales, 1981), que significan el inicio de otro ciclo estratigráfico. Estas facies detríticas de color rojo se han correlacionado con la base de la sección de La Bullana 2, por lo que los niveles con microvertebrados de La Bullana 2 equivalen a la parte alta del siguiente ciclo sedimentario. Así pues, los afloramientos de La Bullana son posteriores a Venta del Moro y están separados de éste por un hiato erosivo, que termina con el inicio de la siguiente secuencia sedimentaria y el depósito detrítico rojo de la base de la misma.

En la localidad LB-2B se han identificado, hasta el momento, los siguientes taxa: *Paraethomys meini*, *Apodemus* cf. *gorafensis*, *Castillomys* cf. *gracilis*, *Stephanomys dubari*, *Micromys* sp., *Eliomys intermedius*, *Apocricetus* cf. *barrierei* y *Debruijnmys* cf. *julii*. La composición faunística es similar a la descrita en otros yacimientos de la Península Ibérica, como es el caso de PUR 13, de la cuenca de Granada (García-Alix, 2006). En dicha localidad se han citado *Paraethomys meini*, *Apodemus gorafensis*, *Stephanomys dubari*, *Castillomys gracilis* y *Eliomys intermedius*. La ausencia de *Micromys* y *Apocricetus barrierei* en PUR 13 es la diferencia más significativa entre ambas localidades. En yacimientos de la cuenca de Guadix-Baza, caso de la localidad de Yeguas (Minwer-Barakat, 2005), se registra la presencia de *Paraethomys meini* y *Apocricetus barrierei*. En la cuenca de Teruel, Adrover *et al.* (1993) citan la presencia conjunta de *Paraethomys meini* y *Apodemus gorafensis* en Celadas 9, y de *P. meini* y *Apodemus* aff. *gorafensis* en La Gloria 4. Estos mismos autores describen *Micromys paricioi* en Peralejos E. Los yacimientos anteriormente mencionados, de las cuencas de Granada, Guadix-Baza y Teruel, han sido incluidos en la zona MN14.

Es un dato de sumo interés la cita en LB-2B del gerbílido *Debruijnmys* cf. *julii*. Este taxón indicaría que nos encontramos cronológicamente por encima del *gerbil event* de Agustí *et al.* (2006), registrado en las localidades del Mioceno final (MN13) de Almenara M (Agustí *et al.*, 2006) y Zorreras (Martín Suárez *et al.*, 2000), y que se caracteriza por la presencia de *Debruijnmys almenarensis*. En la Península Ibérica se ha constatado la presencia de otra especie del género, *Debruijnmys julii*, en los yacimientos de la MN14 de Asta Regia (Castillo & Agustí, 1996), Bacochoas 1 (Sesé, 1989) y Alcoy 4B (Agustí, 1991). Todos estos datos apuntan a que la edad más probable para el yacimiento de La Bullana 2B es la base del Plioceno inferior (zona MN14).

Agradecimientos

Las campañas de prospección y excavación en el área de Venta del Moro han sido autorizadas y subvencionadas, desde el año 1995, por la Conselleria de Cultura y Esports de la Generalitat Valenciana. Este trabajo se enmarca en el proyecto de investigación GV06/304 de la Conselleria d'Empresa, Universitat i Ciència "Estudio paleoambiental del tránsito Mioceno-Plioceno en facies continentales en la Comunidad Valenciana (Cuencas del Cabriel y de Alcoy)".

Referencias

- Adrover, R. 1969. Los micromamíferos del Plioceno inferior de los lignitos de Alcoy. I. *Ruscinomys*. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)* **67**, 245-272.
- Adrover, R., Mein, P. y Moissenet, E. 1988. Contribución al conocimiento de la fauna de roedores del Plioceno de la región de Teruel. *Teruel* **79**, 91-151.
- Adrover, R., Mein, P. y Moissenet, E. 1993. Roedores de la transición Mio-Plioceno de la región de Teruel. *Paleontología y Evolución* **26-27**, 47-84.
- Aguirre, E., Robles F., Thaler, L., López, N., Alberdi, M.T., Fuentes, C. 1973. Venta de Moro, nueva fauna finimiocena de Moluscos y Vertebrados. *Estudios Geológicos* **29**, 569-578.
- Agustí, J. 1991. Gerbilidés fossiles d'Europe Occidentale. In: *Le Berre & Guelte: Le Rongeur et L'Espace*. Ed. R. Chabaud, 177-182.
- Benavent, J. V., Gascó, F., Ruiz Sánchez, F.J., Montoya, P. 2008. Un nuevo yacimiento con Micromamíferos en el Mioceno Superior del área de Venta del Moro (cuenca del Cabriel, Valencia). *Studia Geológica Salamanticense* **8**, 95-105.
- Castillo, C., Agustí, J. 1996. Early Pliocene Rodents(Mammalia) from Asta Regia (Jerez basin, Southwestern Spain). *Proceeding Koninkl Nederlandse Akademie Van Wetenschappen* **99**, 25-43.
- García-Alix, A. 2006. Bioestratigrafía de los depósitos continentales de la transición Mio-Plioceno de la cuenca de Granada. *Tesis doctoral, Universidad de Granada*, 429 p.
- Martín Suárez, E., Freudenthal, M., Krijgsman, W., Ruger Fortuin, A. 2000. On the Age of the continental deposits of the Zorreras member (Sorbas basin, SE, Spain). *Geobios* **33**, 505-512.
- Mathisen, M. y Morales, J. 1981. Stratigraphy, facies and depositional environments of the Venta del Moro vertebrate locality, Valencia, Spain. *Estudios Geológicos* **37**, 199-207.
- Minwer-Barakat, R. 2005. Roedores e insectívoros del Turoliense superior y el Plioceno del sector central de la cuenca de Guadix. *Tesis doctoral, Universidad de Granada*, 606 p.
- Montoya, P., Morales, J., Robles, F., Abella, J., Benavent, J. V., Marín, M. D. y Ruiz Sánchez, F. J. 2006. Las nuevas excavaciones (1995-2006) en el yacimiento del Mioceno final de Venta del Moro, Valencia. *Estudios Geológicos* **62**, 313-325.
- Morales, J. 1984. Venta del Moro: su macrofauna de mamíferos y bioestratigrafía continental del Mioceno terminal mediterráneo. Editorial Universidad Complutense, Madrid, 340 pp.
- Opdyke, N., Mein, P., Moissenet, E., Pérez-González, A., Lindsay, E. & Petko M. 1990. The magnetic stratigraphy of the late Miocene sediments of the Cabriel basin, Spain. In: *Lindsay et al.* (eds), *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, New York: 507-514.
- Opdyke, N., Mein, P., Lindsay, E., Pérez-González, A., Moissenet, E. & Norton, V.L. 1997. Continental deposits, magnetostratigraphy and vertebrate paleontology, late Neogene of Eastern Spain. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **133**, 129-148.
- Sesé, C. 1989. Micromamíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la cuenca de Guadix-Baza (Granada). *Trabajos Neógeno-Cuaternario* **11**, 185-213.

Roedores del Plioceno de Alcoi 2D (Alicante, España)

Mansino, S.¹, Ruiz Sánchez, F.J.¹, Fierro, J.I.² y Montoya, P.¹

1: Departament de Geologia (Àrea de Paleontologia), Facultat de Ciències Biològiques, Universitat de València, C/ Dr. Moliner 50, 46100 Burjassot (València). E-mail: samuelmp83@hotmail.com, francisco.ruiz@uv.es, Plinio.Montoya@uv.es.

2: Museo Paleontológico de Elche (MUPE), Plaça de Sant Joan 3, 03203 Elche (Alicante). E-mail: i.fierro@cidarismpe.org

Las capas con vertebrados del Neógeno continental de Alcoi (Alicante) afloran en el margen Oeste de la gran cuenca lacustre de Alcoi-Almudaina, que forma parte del Prebético interno de la cadena Bética. Esta cuenca se encuentra limitada por las sierras del Menejador, Mariola y Benicadell. Entre los escasos estudios geológicos de esta zona podemos citar los trabajos de Durand Delga *et al.* (1964), Montenat (1973: 1009-1014, Fig. 153) y Aguirre *et al.* (1975). En época más reciente, la cuenca de Alcoi-Almudaina ha sido estudiada en mayor profundidad por Pierson d'Autrey (1987).

En el área del barranco de El Gormaget afloran depósitos aluviales en una serie estratigráfica compuesta por conglomerados rojizos, con intercalaciones de margas grises que contienen depósitos lenticulares de lignitos (Santisteban *et al.*, 1997). Una revisión reciente de esta información permite diferenciar un conjunto superior de conglomerados rojizos de uno inferior, en el que sucesivos depósitos conglomeráticos de color claro dan paso a materiales de menor energía, representados por potentes series de margas que contienen abundantes detríticos y niveles orgánicos. Se conoce un conjunto de yacimientos de vertebrados situados en este sector, de los cuales sólo la histórica localidad de la mina de lignitos (Alcoi-Mina), conocida desde mediados del siglo XIX, ha cedido restos de grandes mamíferos (Montoya *et al.*, 2006).

Por otro lado, hasta el presente se han citado los siguientes yacimientos con micromamíferos: Alcoy-Barranco (Thaler *et al.*, 1965; Adrover, 1969), Alcoy-N (López Martínez, 1989), Alcoy-4B (Freudenthal *et al.*, 1998), Alcoy-2 (Esteban Aenlle & Lacomba, 1988) y Alcoi Cotes Altes-2 (Mansino *et al.*, 2009). Estas localidades abarcan un rango de edad entre la MN13 y la MN16, es decir, del Mioceno terminal al Plioceno superior.

Las campañas emprendidas recientemente en esta área, por parte del Departament de Geologia de la Universitat de València, han propiciado el hallazgo de nuevas localidades con micromamíferos que se encuentran en proceso de estudio. En las inmediaciones de una de las bocas de entrada a la antigua mina de lignito, en la zona donde Esteban Aenlle & Lacomba (1988) citan el yacimiento de Alcoi 2, se ha localizado una sección en la que aparecen varios niveles fosilíferos. El de mayor riqueza, al que hemos denominado Alcoi 2D (AL2D), consiste en una capa de lignitos de más de 60 cm, en la que se aprecian restos de macrovertebrados y moluscos continentales. En los últimos años se han extraído y procesado cerca de 500 kg de este nivel para la recuperación de restos de microvertebrados.

Dada la situación del yacimiento, es muy probable que estos sedimentos estén relacionados con los niveles lignitosos explotados durante el funcionamiento de la antigua mina de lignito. Si este extremo se confirma, el estudio de AL2D resultará clave para poder precisar la discutida edad del yacimiento clásico de Alcoi-Mina, cuya fauna de grandes mamíferos se encontraba, hasta ahora, fuera de contexto estratigráfico (Montoya *et al.*, 2006).

La lista faunística preliminar de AL-2D se compone de los siguientes taxa: *Paraethomys meini*, *Paraethomys abaigari*, *Stephanomys cordii*, *Castillomys* sp., *Apodemus atavus*, *Apodemus gorafensis*, *Blancomys* aff. *sanzi*, *Trilophomys* cf. *castroi*, *Eliomys* cf. *intermedius*, *Atlantoxerus* sp. y *Apocricetus* aff. *barrierei*. Esta lista es muy semejante a la que dan Esteban Aenlle & Lacomba (1988) para Alcoy-2, por lo que debe tratarse de otro afloramiento de las mismas capas muestreadas por estos autores.

La presencia conjunta de *Paraethomys meini* y *Paraethomys abaigari* ha sido registrada en la parte superior de la MN 14 de la cuenca de Granada (García-Alix, 2006). *Stephanomys cordii*, o su sinónimo *S. medius*, ha sido citado en varios yacimientos de la MN 14 de las cuencas de Guadix-Baza (Minwer-Barakat, 2005) y Teruel (Adrover *et al.*, 1988, Adrover *et al.*, 1993, Mein *et al.*, 1989,1990). En la cuenca de Teruel, la primera aparición de *Trilophomys* se produce en la parte superior de la MN14 (Mein *et al.*, 1989-1990). *Apocricetus barrierei* aparece en la MN 14 de las cuencas de Guadix-Baza (García-Alix, 2006) y Granada (Minwer-Barakat, 2005), así como en el yacimiento de Alcoy 4B (Freudenthal *et al.*, 1998).

Por los motivos expuestos anteriormente, y a falta de la obtención de nuevos materiales, esta asociación faunística indica una edad Plioceno inferior, y se situaría en la parte alta de la MN14. Esto concuerda con la edad establecida por Montoya *et al.* (2006) para la macrofauna de Alcoi-Mina.

Agradecimientos

A los miembros de la Asociación Paleontológica “Isurus” de Alcoi y, en especial, a Ángel Carbonell y familia, así como al grupo de estudiantes de la Universitat de València, por su inestimable ayuda durante los trabajos de extracción y lavado de sedimento. Las actuaciones, de 2005 a 2008 han sido autorizadas y financiadas por la Conselleria de Cultura i Esports de la Generalitat Valenciana. Este trabajo se encuadra en el proyecto de investigación GV06/304 de la Conselleria d’Empresa, Universitat i Ciència “Estudio paleoambiental del tránsito Mioceno-Plioceno en facies continentales en la Comunidad Valenciana (Cuenas del Cabriel y de Alcoi)”.

Referencias

- Adrover, R. 1969. Los micromamíferos del Plioceno inferior de los lignitos de Alcoy. I. *Ruscinomys*. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)* **67**, 245-272.
- Adrover, R., Mein, P. y Moissenet, E. 1988. Contribución al conocimiento de la fauna de roedores del Plioceno de la región de Teruel. *Teruel* **79**, 91-151.
- Adrover, R., Mein, P. y Moissenet, E. 1993. Roedores de la transición Mio-Plioceno de la región de Teruel. *Paleontología y Evolución* **26-27**, 47-84.
- Aguirre, E., Hoyos, M. & Morales, J. 1975. Alcoy: observaciones preliminares sobre la secuencia Neógeno- Cuaternaria del Serpis. *Acta Geológica Hispánica* **10**, 75-77.
- Durand Delga, M., García Rodrigo, B., Magne, J. & Polveche, J. 1964. À propos du Miocène de la région d’Alcoy (province d’Alicante, Espagne). *Cursillos y Conferencias* **9**, 213-217.
- Esteban Aenlle, J. & Lacomba, J.I. 1988. El yacimiento de Alcoy-2. Nuevo nivel con micromamíferos del Plioceno inferior (MN15) en el área de Alcoy. *Com. Col·loqui Homenatge a R. Adrover “Bioeventos y sucesiones faunísticas en el Terciario continental ibérico”*. Sabadell 17.
- Freudenthal, M., Mein, P. & Martín Suárez, E. 1998. Revision of Late Miocene and Pliocene Cricetinae (Rodentia, Mammalia) from Spain and France. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* **7**, 11-93.
- García-Alix, A. (2006). Bioestratigrafía de los depósitos continentales de la transición Mio-Plioceno de la cuenca de Granada. *Tesis doctoral, Universidad de Granada*, 429 p.

- Mansino, S., Ruiz Sánchez, F.J., Montoya, P. 2009. Estudio preliminar de las faunas pliocenas de roedores del yacimiento Alcoi Cotes Altes 2 (ACA-2, Alicante, España). *Paleolusitana* **1**, 251-256.
- Mein, P., Moissenet, E. & Adrover, R. 1989-1990. Biostratigraphie du Néogène Supérieur du bassin de Teruel. *Paleontologia i Evolució* **23**, 121-139.
- Minwer-Barakat, R. (2005). Roedores e insectívoros del Turoliense superior y el Plioceno del sector central de la cuenca de Guadix. *Tesis doctoral, Universidad de Granada*, 606 p.
- Montenat, C. 1973. Les Formations Néogènes et Quaternaires du Levant Espagnol (provinces d'Alicante et de Murcia). *Thèse Sciences Université Orsay-Paris-Sud*, 1167 p.
- Montoya, P., Ginsburg, L., Alberdi, M.T., Made, J. van der, Morales, J. & Soria, M. D. 2006. Fossil large mammals from the early Pliocene locality of Alcoy (Spain) and their importance in biostratigraphy. *Geodiversitas* **28**, 137-173.
- López Martínez, N. 1989. Revisión sistemática y biostratigráfica de los Lagomorpha (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España. *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza* **3**, 1-350.
- Pierson D'Autrey, L. 1987. Sédimentation et structuration synsédimentaire dans le bassin néogène d'Alcoy (Cordillères Bétiques externes Orientales Espagne). *Thèse, Université de Paris, France*, 315 p.
- Santisteban, C. de, Montoya, P., Usera, J. & Robles, F. 1997. El Terciario marino y continental de Alicante. In: *Alcalá L. & Alonso A. M. (eds). Itinerarios Geológicos en el Terciario de Centro y Este de la Península Ibérica. Universidad Complutense de Madrid, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid*, 73-107.
- Thaler, L., Crusafont, M. & Adrover, R. 1965. Les premiers micromammifères du Pliocène d'Espagne; précisions chronologiques et biogéographiques sur la faune d'Alcoy. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* **260**, 4024-4027.

Bioerosión en moluscos pleistocenos de la plataforma marina catalana

Martinell, J.¹ y Domènech, R.¹

1: Departament d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències marines, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona. C/ Martí i Franquès s/n, 08028 Barcelona. España. jmartinell@ub.edu, rosa.domenech@ub.edu

La glaciación wurmiense tuvo lugar entre 110.000 y 9.600 años AP y representa el último episodio frío que afectó el Hemisferio Norte europeo.

Sedimentos pleistocenos contemporáneos con el final de este episodio glacial descansan hoy en día cerca del talud de la plataforma marina catalana, entre el Cabo de Creus al N y el delta del Ebro al S, a profundidades entre 80 y 150 brazas. Estas capas contienen concentraciones de conchas de moluscos pertenecientes a especies de aguas frías que actualmente habitan sólo en mares más septentrionales. Tales especies colonizaron los fondos marinos pleistocenos del Mediterráneo durante el período frío, desapareciendo cuando la temperatura del agua ascendió de nuevo.

Los pescadores utilizan habitualmente el método del arrastre para la captura de la gamba roja gigante mediterránea (*Aristaeomorpha foliacea*). Las redes alteran el fondo marino y retrabajan los pobremente consolidados sedimentos pleistocenos junto con los fósiles que contienen. De esta manera, en las redes de los pescadores aparecen numerosos fósiles de moluscos wurmienses junto con la fauna actual. Gracias a este sistema de pesca se han obtenido diversas muestras correspondientes a 4 localidades a lo largo de la costa catalana: Cap de Creus, Palamós, Blanes y Delta del Ebro.

Arctica islandica, *Chlamys islandica*, *Pseudamussium septemradiatum*, *Modiolus modiolus*, *Glossus humanus* y *Panopaea norvergica* son las especies más abundantes entre los bivalvos, mientras que *Neptunea contraria sinistrorsa*, *Buccinum undatum*, *B. humphrysianum* y *Sipho islandicus* constituyen los gasterópodos más comunes (Domènech & Martinell, 1982).

En las conchas recolectadas, resalta la presencia de trazas de bioerosión e incrustación (Martinell & Domènech, 1981). Las trazas de tipo Domichnia (*Entobia*, *Umbichnus*, *Maeandropolydora* y *Caulostrepsis*), producidas por endoesqueletozoos, y las de tipo Fixichnia (*Pinaceocladichnus*, *Leptichnus* y *Centrichnus*), causadas por epiesqueletozoos, son las icnoespecies mejor representadas en y sobre estas conchas pleistocenas. Cabe asimismo señalar la ausencia de trazas de tipo Praedichnia.

Centrichnus es uno de los icnotaxones más recurrentes en las conchas recolectadas por lo que el presente estudio se ha centrado básicamente en él. *Centrichnus* fue definido por Bromley & Martinell (1991) en base a diversos especímenes recolectados ya entonces en las localidades pleistocenas de Cap de Creus y Palamós. Estos autores nominaron dos distintas icnoespecies: *C. concentricus*, atribuida a las marcas de fijación de cirrípedos verrúcidos, y *C. eccentricus*, una traza debida a la acción del biso de bivalvos anómidos.

El nuevo material recolectado posteriormente ha permitido profundizar en el estudio de estas trazas. Aunque los presumibles productores pertenecen a 2 grupos taxonómicos distintos, ambas icnoespecies reflejan en nuestro caso el comportamiento de fijación de invertebrados suspensívoros sobre un mismo tipo de substrato esquelético y en el mismo ambiente, lo cual permite su comparación.

Ambas icnoespecies aparecen en las 4 localidades consideradas, excepto en Cap de Creus, donde sólo se ha detectado *C. concentricus*.

C. concentricus se encuentra tanto en conchas de gasterópodos como de bivalvos, aunque difiere en su distribución. Así, casi todas las especies de moluscos de Palamós la muestran, pero su presencia queda limitada a dos especies de bivalvos en Blanes y a dos de gasterópodos en Delta del Ebro. *A. islandica* es la especie más abundante en todas las localidades de manera que los contajes se han centrado especialmente en ella. Entre los gasterópodos, *B. undatum* es la especie que presenta un mayor número de *Centrichnus*.

En el caso de los bivalvos, *C. concentricus* se sitúa principalmente en el margen ventral de las conchas. Cabe señalar que las valvas derechas e izquierdas de *A. islandica* no se ven afectadas igualmente por el incrustante y las diferencias en porcentaje de afectación entre las 4 localidades son significativas. Palamós y Blanes concentran el mayor número de valvas con *C. concentricus*, siendo 55 el número máximo de trazas individuales presentes en una sola valva (cara externa de una valva izquierda de Palamós). En general, las caras internas aparecen menos afectadas que las externas, oscilando las relaciones de 1:1 en Palamós y 1:8 en Blanes, con un promedio global de 1,4:1.

C. eccentricus aparece sólo esporádicamente sobre conchas de bivalvos (*Modiolus*, *Arctica*, *Panopaea*, *Glossus*). *C. eccentricus* (10 trazas en total) está lejos de ser tan abundante como *C. concentricus* (cerca de 300 trazas sólo en 21 valvas de *A. islandica*), quizás como un reflejo de las diferencias entre el comportamiento más solitario de los anómidos frente al más gregario de los verrúcidos.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Francesc Benaigues, Patrón Mayor de la Cofradía de Pescadores de Palamós, a Josep Rabassa, Gerente de la Cofradía de Pescadores de Blanes, y a los patrones de embarcación de Blanes, su entusiasta colaboración en la obtención de las muestras. Una especial mención al Dr. Miquel Canals (GRC Geociències Marines, UB) por la información proporcionada y por permitir el uso de las fotografías submarinas. Esta es una contribución al Proyecto de Investigación CGL2007-60507/BTE del Ministerio de Educación y Ciencia y se enmarca en las actividades del grupo de investigación "Paleobiología del Neogen mediterrani" de la Universitat de Barcelona.

Referencias

- Bromley, R.G. & Martinell, J. 1991. *Centrichnus*, new ichnogenus for centrically patterned attachment scars on skeletal substrates. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* **38**, 243-252.
- Martinell, J. & Domènech, R. 1981. Boring activity of epibionts in an early Holocene molluscan fauna of Spanish Catalunya. *Acta Geològica Hispànica* **XVI**, 145-149.
- Domènech, R. & Martinell, J. 1982. Fauna malacològica submergida del Würm del litoral gironí. Descriptiva y sistemàtica. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural* **46** (Geologia 3), 31-60.

Evidencias de explotación en *Ditrupa* (Polychaeta, Serpulida) del Plioceno medio de Cabo Cope, Murcia

Martinell, J.¹, Kowalewski, M.² y Domènech, R.¹

1: Dpt. d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona, c/ Martí i Franqués, s/n, 08028 Barcelona, Spain. jmartinell@ub.edu, rosa.domenech@ub.edu

2: Department of Geosciences, Virginia Tech, Blacksburg, VA 24061, USA, michalk@vt.edu

La explotación ecológica (depredación o parasitismo) puede quedar registrada en el esqueleto de la presa/huésped, a menudo en forma de perforaciones. Así, en el registro fósil las perforaciones son una de las principales fuentes de datos sobre interacciones bióticas. Hasta el presente, las perforaciones por depredación o por parasitismo han sido documentadas a lo largo de todo el Fanerozoico para diversos grupos principales de fósiles presa/huésped, incluyendo moluscos, braquiópodos y equinodermos (véase por ejemplo Huntley & Kowalewski, 2007). Al contrario, los registros de depredación en grupos menores como los briozoos (Taylor *et al.*, 2003, por ej.) o los anélidos (Savazzi, 1995; Sanfilippo, 1999) son más limitados.

En el presente trabajo damos a conocer el registro de perforaciones en los tubos calcínicos de *Ditrupa* spp. (Annelida, Polychaeta, Serpulida) recolectados en el Plioceno medio (3,5-4 Ma) del SE español. Se ha obtenido un total de 11 muestras en 6 niveles de muestreo en arenas finas del yacimiento de Cabo Cope II, cercano a la localidad de Águilas (Murcia). Nueve de las 11 muestras han proporcionado un número notable de ejemplares de *Ditrupa* (n>50) y en ellas se ha separado los especímenes con perforaciones (271 especímenes afectados). Las perforaciones presentan una serie de características comunes, incluyendo (1) un perfil circular regular, (2) penetración desde el exterior, (3) penetración en sólo una pared del tubo, (4) presencia de un solo agujero por tubo y (5) una franja estrecha de tamaños de perforación. Con casi seguridad, estos agujeros fueron realizados en vida de los individuos (o en los tubos de *Ditrupa* habitados secundariamente por sipuncúlidos) por un depredador o un

parásito. La identidad exacta del perforante no puede establecerse en base a los datos existentes.

Debido a que los especímenes están dominados por fragmentos de tubos y no por ejemplares completos, resulta difícil proporcionar estimaciones realistas de la frecuencia de perforación. En consecuencia, hemos utilizado una nueva metodología, en la cual el número total de individuos reales en la muestra se ha estimado mediante la masa total de tubos enteros y fragmentos de ellos dividida por la masa de un ejemplar completo. Incluso la variante más conservadora de este método, basada en estimaciones maximizadas de números de individuos asumiendo que todos ellos pesaban tan poco como el menor tubo completo hallado (2,6 mg), sugiere que la frecuencia de perforación era superior al 1% en todas las muestras. Las estimaciones más realistas, calculadas usando masa por individuo basada en un espécimen de talla mediana (16,4 mg), sugieren que la frecuencia de perforación normalmente excedía el 10% por muestra, pudiendo alcanzar valores de hasta el 40% en algunas muestras.

La amplia presencia de especímenes perforados a lo largo de todos los niveles muestreados y las notables frecuencias de especímenes perforados por muestra sugieren que la perforación por depredación o por parasitismo observada en este caso fue un fenómeno común en la secuencia estudiada y debería haber persistido de forma continua durante un periodo de tiempo geológico considerable (la serie estudiada debe representar por lo menos entre decenas y centenares de años, y probablemente mucho más). Cabe resaltar que las perforaciones en *Ditrupa* fósiles se han señalado anteriormente en el Eoceno de la Cuenca de París (Savazzi, 1995) y en el Plioceno de sur de Italia (Sanfilippo, 1999). Por tanto, existe una creciente evidencia de que las perforaciones en anélidos fósiles podrían representar una importante aunque infrautilizada fuente de información sobre el registro fósil de las interacciones depredador/parásito-presa/huésped.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Asociación Colaboradora de Propietarios de la Actuación de Interés Regional Marina de Cope (Murcia) las facilidades prestadas para el acceso y estudio del yacimiento. Asimismo, dan las gracias por su inestimable asistencia en los trabajos y discusiones de campo a Gregorio Romero (Dirección General de Cultura de la Región de Murcia) y a Diego A. García Ramos (Asociación Cultural Paleontológica Murcia), y a Alejandro Gallardo (Universidad de Barcelona) por su ayuda e interés en la preparación de las muestras. Este trabajo está parcialmente financiado por el Proyecto de Investigación CGL2007-60507/BTE del Ministerio de Educación y Ciencia y se enmarca en las actividades del grupo de investigación "Paleobiología del Neogen mediterrani" de la Universitat de Barcelona.

Referencias

- Huntley, J. W., and Kowalewski, M., 2007. Strong coupling of predation intensity and diversity in the Phanerozoic fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* **104**, 15006-15010.
- McKinney, F. K., Taylor, P. D., and Lidgard, S., 2003. Predation on bryozoans and its reflection in the fossil record. In: *Predator-prey interactions in the fossil record* (Eds. P. H. Kelley, M. Kowalewski, and T. Hansen), Kluwer Academic/Plenum, New York, 239-261.
- Sanfilippo, R., 1999. *Ditrupa brevis* n. sp., a new serpulid from the Mediterranean Neogene with comments on the ecology of the genus. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* **105**, 455-464.
- Savazzi, E. 1995. Morphology and mode of life of the polychaete *Rotularia*. *Paläontologische Zeitschrift* **69**, 73-85.

Evidencia microfaunística (Foraminíferos) de cambios ambientales Postglaciales (24 Ka) en la plataforma marina vasca

Martínez García, B.¹, Pascual, A.¹, Rodríguez Lazaro, J.¹,
Martín, M.¹, Jouanneau, J.M.² y Weber, O.²

1: Universidad del País Vasco UPV/EHU. Facultad de Ciencia y Tecnología. Departamento de Estratigrafía y Paleontología. Apdo. 644. 48080 Bilbao. España. blancamaria.martinez@ehu.es, ana.pascual@ehu.es, julio.rodriguez@ehu.es, maite.martin@ehu.es

2: Université Bordeaux I. UMR 5805 EPOC, CNRS. avenue des Facultés, 33405 Talence cedex. France. jm.jouanneau@epoc.u-bordeaux1.fr, o.weber@epoc.u-bordeaux1.fr

Los análisis faunísticos efectuados con foraminíferos son una herramienta básica para la realización de estudios paleoceanográficos puesto que estos microorganismos caracterizan masas de agua así como condiciones particulares de los medios bentónicos y planctónicos donde viven, proporcionando claves de interpretación paleoambiental con un detalle preciso. Para poder efectuar reconstrucciones de las condiciones ambientales del pasado, es necesario conocer la distribución y ecología actuales de las especies principales, pudiendo entonces emplear la técnica de los análogos modernos y deducir los cambios paleoclimáticos acaecidos.

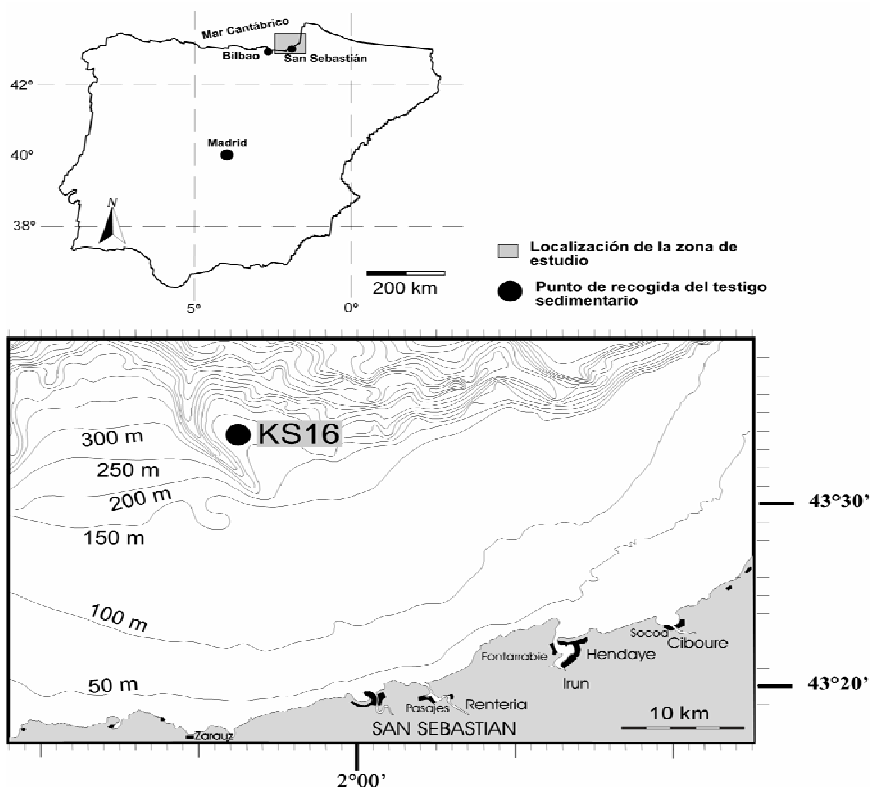


Figura 1. Localización geográfica y detalle del punto de muestreo.

En este trabajo se presentan las asociaciones de foraminíferos bentónicos obtenidas de un testigo sedimentario (KS-16, de 124 cm de longitud) extraído en la plataforma externa vasca (294 m de profundidad), al sur del Golfo de Vizcaya, en el interfluvio este del Cañón de San Sebastián (43°32.66N–2°05.72W) (Fig. 1). Se han analizado un total de 22 muestras, extrayéndose 6809 individuos pertenecientes a 84 especies, siendo las más abundantes

Cassidulina laevigata d'Orbigny, *Hyalinea balthica* (Schröter) y *Uvigerina peregrina* Cushman, acompañadas de *Brizalina spathulata* (Williamson) y *Melonis barleeianum* (Williamson). La variación en los porcentajes de estas especies, junto con los análisis sedimentológicos (Fig. 2), los índices de riqueza y diversidad, la relación entre los foraminíferos planctónicos y bentónicos (índice de oceanidad) y las dataciones absolutas efectuadas (^{14}C), permiten conocer los cambios paleoambientales acontecidos en esta parte de la plataforma durante los últimos 24.000 años.

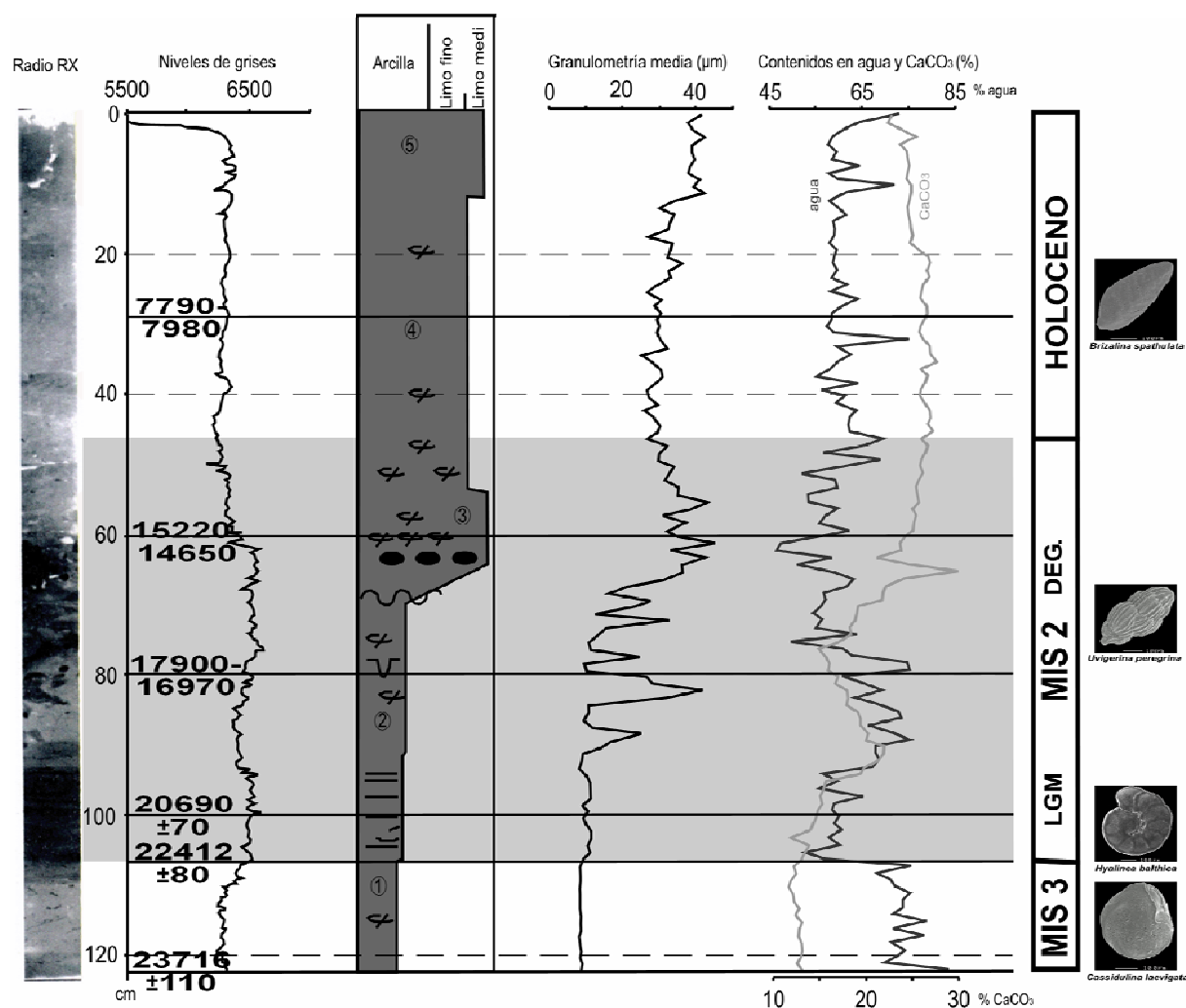


Figura 2. Análisis sedimentológico del testigo KS-16, con las dataciones absolutas efectuadas (en edades calibradas BP) y fotografías de MEB de las especies más representativas de cada intervalo de edad.

Entre los niveles 110 cm (22412 ± 80 cal BP) y 101 cm (20690 ± 70 cal BP) se produce una importante variación con respecto a las condiciones anteriores, marcada por un descenso brusco en la abundancia de foraminíferos planctónicos (índice de oceanidad $< 19\%$), junto con la disminución de los porcentajes de *C. laevigata* (22-35%) y *Globocassidulina subglobosa* (1-4%) y el aumento de la abundancia de *H. balthica* (36-45%), que pasa a ser mayoritaria, y *M. barleeianum* (1-10%). *H. balthica* habita en aguas con salinidad marina normal en la plataforma externa, siendo una especie característica de aguas frías (Murray, 1991). *H. balthica* es dominante durante los periodos glaciares (Alves-Martins & Ruivo Dragão Gomes,

2004), presentando una elevada abundancia relativa durante los MIS 3 y MIS 2, disminuyendo en el Holoceno (Ross, 1984) y es muy abundante en masas de aguas frías del Atlántico Norte (Murray, 1971 y 1973). Estos niveles representan el tránsito entre el MIS 3 y el LGM (Último Máximo Glacial), situado al comienzo del MIS 2. Actualmente, en el sur del Golfo de Vizcaya esta especie es más abundante en la plataforma externa (Pascual *et al.*, 2008).

El resto del MIS 2 (Deglaciación), comprendido entre los niveles 101 cm y 69 cm, se caracteriza por una disminución del porcentaje de *H. balthica* (12-19%) y una aumento de la abundancia de *U. peregrina* (3-29%). Esta última especie se define como típica de plataforma externa-borde de talud (Murray, 1970; Pujos, 1976), en aguas templadas (5-15°C) de salinidad marina normal (Murray, 1991). Presenta una correlación positiva con la concentración de materia orgánica en el sedimento (Fontanier *et al.*, 2002), siendo la especie dominante cuando el flujo de carbono orgánico excede de 2 a 3 g/m²año (Altenbach, 1988). Muy abundante en zonas de upwelling (Debenay & Konate, 1987), está influenciada por la rama superior del Agua Profunda del Atlántico Norte o del Agua Profunda Circumpolar (Schnitker, 1979). En el sedimento actual de esta plataforma, se localiza en la franja más externa de la misma (Pascual *et al.*, 2008).

Por último, el final del MIS 2 y el Holoceno (desde el nivel 69 cm hasta la superficie del testigo), se caracterizan por un descenso en el número de individuos de *H. balthica* y un aumento en el porcentaje de *Br. spathulata* (5-14%), especie heterobatial típica de aguas cálidas (Murray, 2006), predominante en medios pobres en oxígeno y ricos en materia orgánica (Alavi, 1988). Descrita como estratega-r, su población aumenta rápidamente en relación con el bloom del fitoplancton producido por corrientes de upwelling (Diz *et al.*, 2006). Este cambio en las asociaciones faunísticas, junto con los valores de los índices de riqueza y diversidad y el elevado porcentaje de carbonatos, indican que, a partir del nivel de 69 cm, se establecieron unas condiciones ambientales similares a las presentes en la actualidad.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado con los proyectos CGL2007-64428/BTE del MEC, GIC07/124-IT-369-07 del Gobierno Vasco y UNESCO 07/06 de la UPV/EHU. B. Martínez García disfruta de una beca predoctoral FPU del MEC.

Referencias

- Alavi, S.N. 1988. Late Holocene deep-sea benthic foraminifera from Sea of Mármara. *Marine Micropalaeontology* **13**, 213-237.
- Altenbach, A.V. 1988. Deep sea benthic foraminifera and flux rate of organic carbon. *Revue de Paléobiologie* vol. spec. **2**, 719-720.
- Alves Martins, M.V. & Ruivo Dragão Gomes, V. d. C. 2004. *Foraminíferos da margem continental NW ibérica: sistemática, ecología e distribuição*. Comunicação Ida. Universidade de Aveiro, Portugal, 377.
- Debenay, J.-P. & Konate, S. 1987. Les Foraminifères actuels des îles de Los (Guinée). Premier inventaire, comparaison avec les microfaunes voisines. *Revue de Paléobiologie* **6**, 213-227.
- Diz, P., Francés, G. & Rosón, G. 2006. Effects of contrasting upwelling-downwelling on benthic foraminiferal distribution in the Ría de Vigo (NW Spain). *Journal of Marine Systems* **60**, 1-18.

- Fontanier, C., Jörissen, F. J., Licari, L., Alexandre, A., Anschutz, P. & Carbonel, P. 2002. Live benthic foraminiferal faunas from the Bay of Biscay: faunal density, composition, and microhabitats. *Deep-Sea Research I* **49**, 751-785.
- Levy, A., Mathieu, R., Poignant, A., Rosset-Moulinier, M., Ubaldo, M.L. & Lebreiro, S. 1995. *Foraminifères actuels de la marge continentale portugaise-inventaire et distribution*. Memórias do Instituto Geológico e Mineiro, nº 32, Lisboa, Portugal, 1-116.
- Murray, J.W. 1970. Living foraminifers of the Western Approaches to the English Channel. *Micropalaeontology* **16**, 471-485.
- Murray, J.W. 1971. *An Atlas of British Recent Foraminiferids*. Heinemann Educational Books, Londres, Reino Unido, 244.
- Murray, J.W. 1973. *Distribution and Ecology of Living Benthic Foraminiferids*. Heinemann Educational Books, Londres, Reino Unido, 274.
- Murray, J.W. 1991. *Ecology and Palaeoecology of Benthic Foraminifera*. Longman Scientific & Technical, Londres, Reino Unido, 397 pp.
- Murray, J.W. 2006. *Ecology and applications of benthic foraminifera*. Cambridge University Press, Nueva York, Estados Unidos, 426 pp.
- Pascual, A., Rodríguez-Lázaro, J., Martín-Rubio, M., Jouanneau, J.-M. & Weber, O. 2008. A survey of the benthic microfauna (foraminifera, Ostracoda) on the Basque shelf, southern Bay of Biscay. *Journal of Marine Systems* **72**, 35-63.
- Pujos, M. 1976. *Ecologie des foraminifères benthiques et des thecamoebiens de la Gironde et du plateau continental sud-Gascogne. Application a la connaissance du Quaternaire terminal de la région ouest-Gironde*. Thèse Doctorat d'État ès Sciences, Univ. Bordeaux I, Memoires de L'Institut de Geologie du Bassin d'Aquitaine **8**, 274 pp.
- Ross, C.R. 1984. Hyaline balthica and its late Quaternary paleoclimatic implications: Strait of Sicily. *Journal of Foraminiferal Research* **14**, 134-139.
- Schnitker, D. 1979. The deep waters of the western North Atlantic during the past 24 000 years, and the re-initiation of the Western Boundary Undercurrent. *Marine Micropaleontology* **4**, 265-280.

Bioerosión de equinoideos regulares en el Mioceno de la isla de Santa María (Azores, Portugal)

Mayoral, E.¹, Santos, A.¹, Marques da Silva, C.² y Ávila, S.³

1: Departamento de Geodinámica y Paleontología, Facultad de Ciencias Experimentales, Universidad de Huelva, Campus del Carmen, Avda. de Las Fuerzas Armadas s/n, 21071 Huelva, Spain; mayoral@uhu.es; asantos@dgyp.uhu.es.

2: Centro de Geologia e Departamento de Geologia, Faculdade de Ciências, Universidade de Lisboa, Campo Grande, 1749-016 Lisboa, Portugal; paleo.carlos@fc.ul.pt.

3: MPB-Marine Palaeobiogeography working group, Departamento de Biologia, Universidade dos Açores, 9501-801 Ponta Delgada, Azores, Portugal; avila@notes.uac.pt

Las estructuras producidas por la actividad bioerosiva de los erizos regulares es ampliamente conocida en el registro fósil y ha sido objeto de un estudio muy completo desde el punto de vista icnotaxonómico (Bromley, 2004; Wilson, 2009). Hasta la fecha sólo se han descrito dos icnotaxa, que son *Gnathichnus* Bromley, 1975 y *Circolites* Mikuláš 1992. El primero de ellos consiste en una serie de grupos estrellados, formados por cinco surcos o estrías producidos por la Linterna de Aristóteles cuando el organismo busca la capa orgánica (algas) en la superficie del sustrato. El segundo se refiere a depresiones hemiesféricas, de contorno más o menos redondeado, perforadas en el sustrato a cierta profundidad, que está directamente relacionado con una estructura de reposo y/o habitación.

Ambos tipos de registros son frecuentes. *Gnathichnus* suele aparecer en restos esqueléticos, básicamente en conchas de moluscos, desde el Jurásico superior hasta la actualidad (Bromley, 1975).

Circolites, definido inicialmente en materiales del Cretácico inferior (Mikuláš 1992), presenta un registro que llega también hasta la actualidad, si bien ha sido citado ampliamente en el Neógeno (vg., Santos *et al.*, 2006; Martinell *et al.*, 2008) y, más concretamente, en sustratos volcánicos asociados a niveles pleistocenos de Prainha (isla de Santa María; Ávila *et al.*, 2009).

La estructura que aquí se presenta corresponde a algo que se conoce muy bien en los contextos marinos actuales (Bromley, 1978; Prager & Ginsburg, 1989; Asgaard & Bromley, 2008), pero que nunca se han encontrado en el registro fósil (Asgaard & Bromley, 2006).

El afloramiento donde aparece dicha estructura, se denomina Malbusca 02, y se localiza en la costa sur de la Isla volcánica de Santa María (N36 56 02.12 W25 04 25.30), que forma parte del archipiélago de las Azores (Portugal). Las facies representadas son volcano-sedimentarias, muy fosilíferas, estando asociadas, de acuerdo con la Carta Vulcanológica de las Azores, a coladas basálticas submarinas pertenecientes al denominado Complejo do Touril ($\approx 5,5$ Ma) (Serralheiro *et al.*, 1987; Serralheiro & Madeira, 1993).

Dicha estructura se encuentra en el techo de unas areniscas bioclásticas de grano medio-grueso, intensamente bioturbadas, estando representados *Bichordites* isp., *Palaeophycus* isp. y *Dactyloidites otto* (Geinitz, 1849). Esta capa está fosilizada por otra de unos 30 cm de espesor, de cenizas volcánicas rojo ladrillo. Consiste en una serie de surcos relativamente profundos, de 1,5-2 cm de media, con una anchura que varía entre 1,8 cm y 5,3 cm (media: 3,7 cm) de trayectoria sinuosa y aparentemente irregular, que se entrecruzan cuando la densidad es elevada, presentando con frecuencia puntos en los que la trayectoria se bifurca (Figs. 1 B-C). En estos puntos la anchura del surco puede alcanzar hasta los 10 cm. En el interior de los surcos pueden apreciarse una serie de líneas más o menos prominentes, convexas, que indican la posición sucesiva del erizo y, en consecuencia, la dirección de avance del mismo. A lo largo de estos surcos y dispuestos de una forma aleatoria, es frecuente también que aparezcan en sus laterales depresiones hemiesféricas, de contorno redondeado, que se corresponden con *Circolites* (Fig. 1 B).

La extensión ocupada por estos surcos abarca áreas que oscilan entre 3 y 4 m². El análisis detallado de su entramado revela que siguen, al menos, dos patrones definidos. El primero está compuesto por una red de surcos que pueden alcanzar hasta los 3 m de recorrido y que presentan pequeños “módulos” de aproximadamente 60 cm de longitud, donde la trayectoria dibuja un patrón subrectangular que se repite de forma más o menos regular (Figs. 1 D, 1F). El otro modelo es más irregular, la longitud total puede alcanzar hasta 1,5 m y los módulos son más cortos (~ 30 cm). Están definidos por trayectorias subtriangulares, a modo de bucles más o menos cerrados y, con frecuencia, aislados unos de otros (Fig. 1 E-F).

Actualmente, los equinoideos regulares de la familia Echinometridae son los únicos que llegan a producir verdaderas depresiones o surcos cuando buscan alimento. Así, *Echinometra mathaei* (De Blainville, 1825) produce numerosas depresiones hemiesféricas que se identifican con *Circolites*, mientras que *Echinometra lucunter* (Linnaeus, 1758) produce surcos profundos que ocasionan entramados espectaculares, casi siempre intersectados cuando la densidad de ocupación es elevada (Asgaard & Bromley, 2006). Su caparazón es oval y se

encaja fuertemente en el surco, al objeto de arrancar trozos de algas del fondo y de las paredes. Esto hace que el surco sufra una profundización continua, produciendo estructuras puente y conexiones con otras acanaladuras, las cuales, de este modo, se ramifican (Bromley, 1978). Estos surcos se corresponden con los encontrados en el yacimiento de Santa María y hasta la fecha no han recibido un tratamiento icnotaxonómico, pues no se han encontrado fósiles, lo que implica que serán objeto de su consideración formal en una próxima publicación.

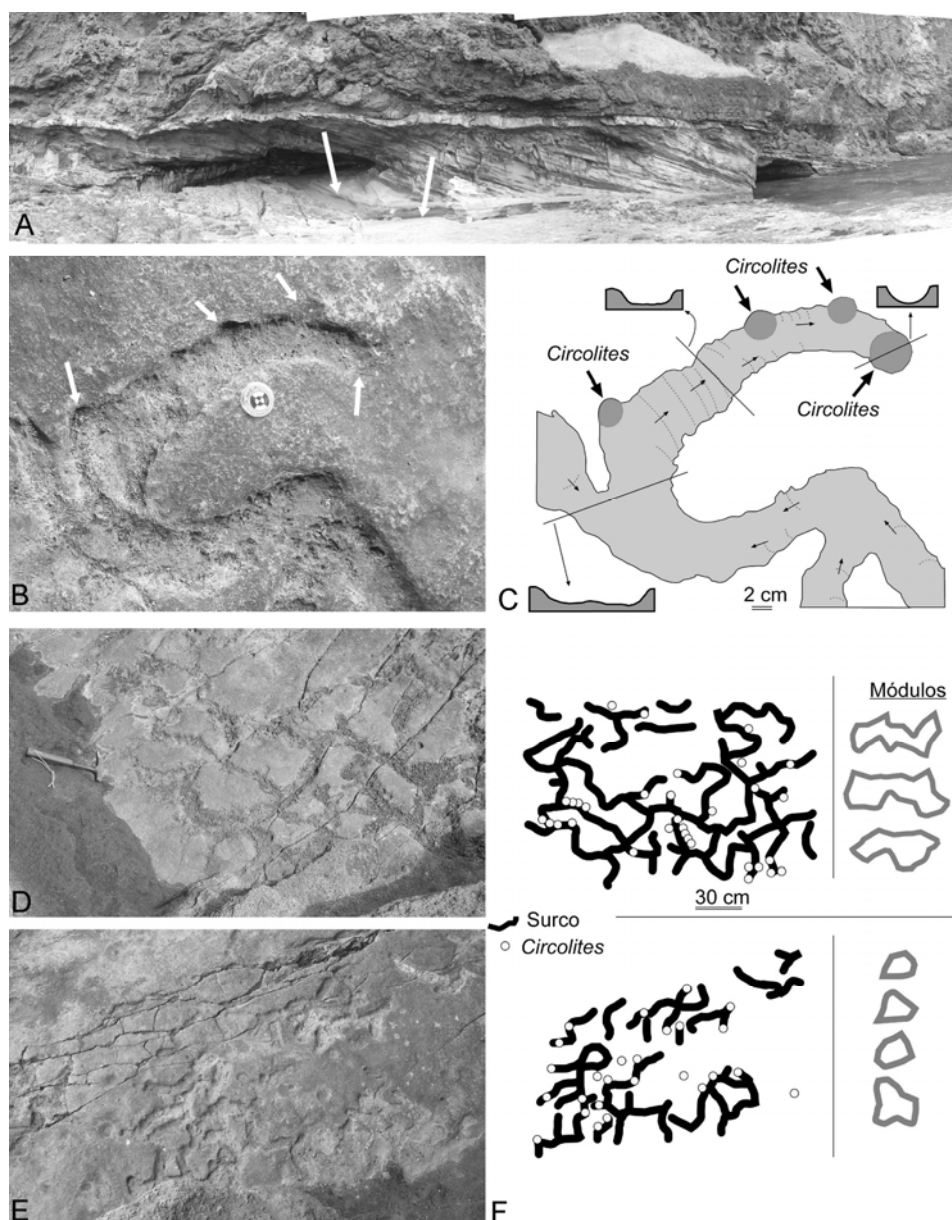


Figura 1. Nueva pista fósil, representada por surcos producidos por erizos regulares. **A:** vista general del afloramiento. Las flechas indican la posición de los surcos. **B:** detalle de la trayectoria de varios surcos. Las flechas señalan la situación de *Circolites*. **C:** esquema interpretativo de la foto anterior. **D-E:** vista general, en planta, de dos tipos de entramados con una alta densidad de surcos. **F:** esquema interpretativo de los entramados anteriores. Se indican los dos tipos de módulos de trayectoria que caracterizan el patrón de cada modelo.

Aparte de este interés, otro aspecto muy importante de esta nueva pista fósil es su significado paleoambiental, en términos de profundidad y energía. Los Echinometridae actuales son una familia tropical de erizos que perforan activamente en aguas someras (justo por debajo de la línea de marea baja, entre 0 y 2 m de profundidad), especialmente en arrecifes coralinos y playas rocosas, generalmente de alta energía (Bromley, 1975, 1978; Asgaard & Bromley, 2006).

Desde el punto de vista etológico y trófico, la presencia de *Circolites* y de los nuevos surcos indicaría una doble función, domichnion y/o agrichnion, en la que los erizos recolectarían las algas, pudiendo ser temporalmente suspensívoros, atrapando las partículas vegetales arrastradas por las corrientes, tal y como se observa hoy en día para los erizos anteriormente comentados.

Agradecimientos

Este trabajo se ha efectuado durante la 5ª expedición científica “*Palaeontology in Atlantic Islands*” (22-29 Junio 2008), financiado por la ayuda al Grupo de Investigación RNM 316 de la Junta de Andalucía y por la ayuda al MPB-Marine PalaeoBiogeography working group de la Universidade dos Açores por la Direcção Regional da Ciência e Tecnologia (Açores), Direcção Regional do Ambiente (Açores), Clube Naval de Santa Maria y Câmara Municipal de Vila do Porto. También ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología de España, Contrato Juan de la Cierva a A. Santos (Ref: JCI-2008-2431), y S.P. Ávila por una Beca SFRH/BPD/22913/2005 (FCT, Gobierno portugués).

Referencias

- Asgaard, U. & Bromley, R. 2006. *Echinometra lucunter*, *Echinometra mathaei* and *Echinostrephus molaris*: three closely related bioeroding echinometrid echinoid and their markedly different bioerosion traces. Wisshak, M., Löffler, S-B., Schulbert, Ch. & Freiwald, A. (Eds.) In: 5th International Bioerosion Workshop. Programme & Abstracts, 18. Erlangen, Germany.
- Asgaard, U. & Bromley, R. 2008. Echinometrid sea urchins, their trophic styles and corresponding bioerosion. In: Wisshak, M., Tapanila, L. (eds.). Current Developments in Bioerosion. Erlangen Earth Conference Series. Springer Verlag, Berlin, 279-303.
- Ávila, S., Madeira, P., Zazo, C., Kroh, A., Kirby, M., Marques da Silva, C., Cachão, M. & de Frias Martins, A.M. 2009. Palaeoecology of the Pleistocene (MIS 5.5) outcrops of Santa Maria Island (Azores) in a complex oceanic tectonic setting. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **274**, 18–31
- Bromley, R. 1975. Comparative análisis of fósil and recent echinoid bioerosion. *Palaeontology* **18**, 725-733.
- Bromley, R. 1978. Bioerosion of Bermuda reefs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **23**, 169-197.
- Bromley, R.G. 2004. A stratigraphy of marine bioerosion. In: McIlroy, D. (ed.). The application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis. *Geological Society of London, Special Publication* **228**, 455-481.
- Bromley, R.G. & Asgaard, U. 1993. Endolithic community replacement on a Pliocene rocky coast. *Ichnos* **2**, 93-116.
- Martinell, J., Domènech, R., Mayoral, E. & Santos, A. 2008. Geodynamic and paleogeographic implications of a Pliocene bioerosive episode in El Canuto de la Utrera (Casares, Betic Cordillera, S Spain). 6th International Bioerosion Workshop, Salt Lake City, Utah (USA). Program and Abstracts, 28.
- Mikuláš, R. 1992. Early Cretaceous borings from Stramberk (Czechoclovakia). *Casopis pro mineralogii a geologii*, **37**, 297–323.

- Prager, E.J. & Ginsburg, R.N. 1989. Carbonate nodule growth on Florida's outer shelf and its implications for fossil interpretations. *Palaios*, 4, 310-317.
- Santos, A., Mayoral, E., Marques da Silva, C. y Cacháo, M. 2006. Paleoicnología de litorales rocosos neógenos del sur de la Península Ibérica. Datos preliminares. XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, León, España, Universidad de León, Secretariado de Publicaciones. Libro de resúmenes, 178-180.
- Serralheiro, A., Alves, C.A.M., Forjaz, V.H. & Rodrigues, B. 1987. Carta vulcanológica dos Açores: ilha de Santa Maria. Edição do Serv. Reg. Protecção Civil (Região Autónoma dos Açores), Ponta Delgada, 1ª ed., 2 folhas.
- Serralheiro, A. y Madeira, J. 1993. Stratigraphy and geochronology of Santa Maria Island (Azores). *Açoreana* 7(4), 575-592.
- Wilson, M.A. 2009. *Marine Bioerosion Bibliography*.
Accesible en: <http://www.wooster.edu/geology/Bioerosion/BioerosionBiblio.doc>

Palaeontological Geotopes as a key heritage educational instrument in Palaeontology

Meléndez, G.¹, Dermitzakis, M.², Escorihuela, J.³ y Fermeli, G.²

1: Dpto. Geología (Paleontología) Universidad de Zaragoza, c./ Pedro Cerbuna 12 E-50009 Zaragoza (Spain). gmelende@unizar.es

2: Dpt. Historical Geology and Paleontology. National Kapodistrian University of Athens, Greece. gfermeli@geol.uoa.gr

3: Parque Geológico de Aliaga. C./ San Antonio s/n, E-44150 Aliaga, Teruel (Spain). jumidosiv@gmail.com

Introduction

Geotopes are local, usually small places, characterized by their special geological features, which make them particularly relevant for their use as educational instruments at different levels (Stürm, 1994). As points with special educational value, their definition and systematization have become crucial activities within the field of Geodidactics (Wiedenbien, 1994). As clear, relevant geological sites focused mainly on their educational potential, geotopes should display some features to clearly evidence a particular geological problem, be it stratigraphical, palaeontological, petrological, mineralogical or geomorphological. On the other hand, as relevant geological points, geotopes may be a part of, or partly coincide with, a higher geological feature, e.g. an exomuseum, a geopark (or a cultural park), or a geosite, but a geotope is a separate geological heritage feature, holding a different category and status (Fermeli & Meléndez, 2009).

Palaeontological geotopes

Palaeontological geotopes are usually small sites or outcrops containing particularly relevant palaeontological information, which make them adequate as educational tools, since they contain a great potential to exemplify the life of the past. For this reason, explanatory panels on palaeontological geotopes focus preferentially on life and environmental reconstructions of fossils rather than on any other geological or palaeontological feature (Figs. 1a-d). As particularly relevant fossil sites or points, palaeontological geotopes are especially valuable as field cases in Geodidactics, one of their typical, prominent features being their fossil wealth, diversity and accessibility. For these reasons they require specific and especial protection from destruction, human actions and/or uncontrolled collecting by amateur collectors and fossil traders.

Different types of palaeontological geotopes

Due to their special educational value, a first typical group of paleo-geotopes is formed by outcrops or fossil sites located near the city, where teachers take groups of students every year as a part of the field work of Paleontology. In this sense some classical sections holding rich invertebrate fossil sites in the Iberian and Pyrenean ranges are good examples of palaeo-geotopes with high educational value. The series of Jurassic sections and points recently proposed as *Areas of Geological Interest* (LIGs) in the Iberian Range by Meléndez *et al.* (2009) include some very good palaeo-geotopes where palaeontological problems and interpretations can be clearly seen, explained and discussed. Similar cases are the palaeozoic (Devonian) section of Santa Cruz de Nogueras (Teruel) where highly fossiliferous levels are crucial to reconstruct the palaeozoic evolution of the northern margin of Gondwana and the reef formations of upper Eocene near the reservoir of La Peña (Huesca). However, geotopes are not the areas or the sections, which are usually categorized as a separate, bigger legal feature, but the precise outcrop or fossil site (sometimes a precise level) where the fossil record is well exposed, setting particular palaeobiological problems and questions, and allowing the reconstruction of a part of the history of life (Fig. 1).



Figure 1. Sponge bioherm in the middle Oxfordian limestones of the Yátova Fm, a typical paleo-geotope from the Jurassic of Ricla.

In the Attica region (Greece, Athens province, Attiki) the classical Upper Miocene (Turolian-Pikermian) vertebrate site of Megalo Rema-Pikermi, in a continental fluvial conglomerate unit with sandstone intercalations and red clays (paleosol) sediments, is a classical fossil site

of high heritage value and an excellent palaeo-geotope by its wealth in fossil remains of reptiles, birds and mammals. Besides the obvious taxonomic and biostratigraphic relevance of the site, the highest educational values of this geotopes are taphonomic and palaeoecological, by the way the skeletal remains are preserved and concentrated, allowing a precise reconstruction of the fossilization processes, the environmental conditions and the palaeobiological communities. Also in the region of Attica, the Lower Pliocene (Zanclean) Balanid (cirripeds) fossil site of Rafina, including mass concentrations of giant balanid fossils, constitutes a further excellent palaeo-geotope, holding a high heritage and educational value: in addition to the heritage interest, due to the unusual concentration of such balanid fossils, main educational values are, besides taxonomic, taphonomic and palaeoecological, as they set the interesting problem of disclosing the taphonomic processes leading to the formation of such concentrations of these fossil cirriped remains (mass concentration, instant burial) and the particular life and environmental conditions.

Palaeontological geotopes located far from cities or universities are not so often a subject for fieldwork or practices. Instead of it they can be a part of summer courses, special visits or meeting fieldtrips. These are the cases of the spectacular reef pinnacle formations of Jabaloyas (Teruel) the Middle Jurassic sponge bioherm formations of Moscardón (Albarracín, Teruel) or the giant trace fossils *Megaplanolites* at Bueña (Teruel). They can also be inside a wide protected area, such as a Natural Park, a marked Geological Route, like the numerous, prepared outcrops of dinosaur tracks of Galve (Teruel), Soria, or Rioja; a Cultural Park (in the case of Aragón) or a Geopark. In such cases, they can be the subject of scheduled visits and an important educational instrument to show relevant palaeontological problems. In the Geopark of Aliaga, the Aptian fossiliferous levels with high concentrations of the fossil bivalve *Toucasia* have reached a particular interest due to their abundance, their functional morphology interpretations and their relevance for taphonomic and palaeoecological reconstructions. For these reasons this fossil has been elected as the “presenter” pet of the geopark, under the name of “Uli-Toucasia” thus making an easy and accessible approach to geological and palaeontological problems of the park for visitors, not only children (Fig. 2a-c).

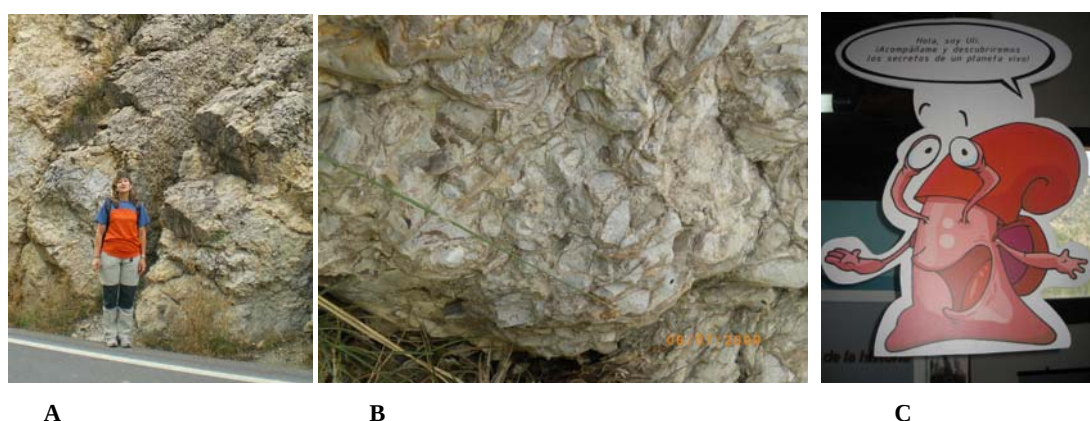


Fig. 2: The *Toucasia* palaeo-Geotope at the Geopark of Aliaga. **A:** View of the outcrop, early Aptian shallow marine carbonate deposits. **B:** Detail of the fossiliferous levels with high concentrations of the diceratid bivalve *Toucasia*. **C:** The presenter pet of *Toucasia* (“Uli”) introducing the Park to the visitors.

In Greece, some relevant fossil sites located in more distant areas from universities are also excellent palaeo-geotopes to be the subject of programmed geo-touristic visits, scientific meetings, or longer, specific scholar fieldtrips. Such are the cases of the Middle Triassic (Anisian-Ladinian) limestones of Theokasta-Epidaurus, at Argolis, showing a high content in alpine Triassic ammonoids (which can also be found in the limestones that form the building stone of the Theatre of Epidaurus). Beyond the enormous scientific importance of the fossil site, including taxonomic, taphonomic and biostratigraphic values, its high Geoheritage and educational values are related to the fossil wealth and accessibility of the outcrop, offering high concentrations of fossil ammonoids, which are generally unusual and rare in the fossil record.

Similarly, in the islands of Aegina, Zakynthos and Crete, marine Neogene deposits offer many superb outcrops characterized by the high micro and macrofossil content. Although microfossils (benthic and planktic foraminifera, ostracods, otoliths and other fish remains, sponge spicules, sporomorphs...) are the subject of specialized scientific studies rather than a matter of open field teaching, some fossil sites showing concentrations of molluscs, corals, brachiopods and other marine invertebrate fossil groups constitute excellent palaeo-geotopes holding a high Geoheritage and educational potential. As in the case of so many marine Pliocene outcrops located along the southern margin of Iberia, along the coast of Málaga province, these important fossil sites and sediments foster some crucial problems and reflections on recent marine environments uplifted and exhumed by recent tectonic movements.

Conclusions

As particular locations displaying special geological features, geotopes hold high scientific, heritage, and educational values. Their recognition, definition and description (even being the subject of small educational and/or geotouristic guides) should be a priority for teachers, researchers and all geologists dealing with Geoheritage studies Geoconservation or involved in geotourism projects. As purely scientific-educational features, geotopes are not, so far, the subject of specific legal definition or feature, although they can be located in, or be a part of, legally defined Geoheritage areas or points, such as geoparks, natural (or national) parks, LIGs, Cultural parks, Palaeontological zone... etc. It should be good, however to work in the sense of proposing the term Geotope as a legal, formally defined feature. Palaeontological geotopes (palaeo-geotopes) hold a special, particular educational value, due to the special interest the history of life, the evolution and the record of some fossil groups usually raises in the population, not only children or scholars. For this reason, palaeontologists have a golden educational instrument that should be the subject of special attention, description and publication in small popularization guides.

Acknowledgments

This paper is a part of the research projects: CGL2008-01273/BTE (MICIIN) from the Universidad Complutense Foundation, Madrid, and the Consolidated teams project: "*Patrimonio y Museo Paleontológico*" (DGA, Aragón) Spain.

References

Fermeli, G. & Meléndez, G. 2009. Using Geotopes as a powerful educational tool for Earth sciences: Some relevant cases in Greece and Spain. 8^a Reunión Nacional, Comisión de Patrimonio

- Geológico. Sociedad Geológica de España. Vol. Abstracts, 1 p.
- Meléndez, G., Ramajo, J. & Pérez-Urresti, I. 2009. Elaboración del inventario de lugares de interés geológico (LIGs) para el Jurásico Medio-Superior de la Cordillera Ibérica. 8ª Reunión Nacional, Comisión de Patrimonio Geológico. Sociedad Geológica de España. Vol. Abstracts, 1 p.
- Stürm, B. 1994. The geotope concept: geological nature conservation by town and country planning. In: O'Halloran, D., Green, C., Harley, M., Stanley, M., Knill, J. (eds.) *Geological and Landscape Conservation*. Geological Society, London, 27-31.
- Wiedenbien, F.W. 1994. Origin and use of the term 'Geotope' in German-speaking countries. In: O'Halloran, D., Green, C., Harley, M., Stanley, M., Knill, J. (eds.) *Geological and Landscape Conservation*. Geological Society, London, 117-120.

Datos preliminares de las asociaciones de foraminíferos planctónicos en la Cuenca Interior de Galicia (NW de la Península Ibérica)

Mena, A.¹ y Francés, G.¹

1: Dpt. Xeociencias Mariñas e O. T. Facultade de Ciencias do Mar. Universidade de Vigo. Rúa das Abelleiras s/n. C.P.: 36310 CUVI. As Lagoas-Marcosende. Vigo (Pontevedra). anxomena@uvigo.es, gfrances@uvigo.es

Introducción

El Margen Continental Atlántico de Galicia (Fig. 1) es un margen continental pasivo, caracterizado por un promontorio denominado Banco de Galicia que llega a tener cotas menores a 1000 m de profundidad. Este promontorio tiene sus vertientes principales hacia la Planicie Abisal de Iberia (al oeste), con un talud muy escarpado surcado por multitud de cañones y sujeto a multitud de procesos gravitacionales y de resedimentación (Llave *et al.*, 2008). Hacia el este, entre el Banco de Galicia y la costa se encuentra la Cuenca Interior de Galicia, de unos 100 km de ancho y profundidades máximas en torno a 3000 m. En esta cuenca los procesos sedimentarios son muy similares a los que se encuentran en las planicies abisales, con predominancia de la sedimentación hemipelágica, aunque también pueden llegar materiales de los procesos gravitacionales que dominan los taludes que la limitan. En esta cuenca se han obtenido varios sondeos, de uno de los cuales se presentan los primeros datos micropaleontológicos en este trabajo. La circulación superficial en todo el margen ibérico occidental está influenciada por la Corriente de Portugal (PC), un ancho y lento brazo de la Corriente Noratlántica que fluye hacia el sur y que forma parte de un sistema más amplio de corrientes, que conforman el giro subtropical del Atlántico Norte y que tiene una rama con la misma dirección hacia costa, denominada Corriente Costera de Portugal (PCC). Entre la PC y la costa existen una serie de corrientes, cuya dirección y magnitud presentan un marcado carácter estacional, como la *Iberian Poleward Current* (IPC) (Relvas *et al.*, 2007), que fluye en sentido contrario entre la costa y la PC, sobre todo en los meses de invierno, época durante la cual la IPC está intensificada. Bajo los primeros metros de la columna de agua y hasta aproximadamente 500 m de profundidad se encuentra el Agua Central Noratlántica Occidental (ENACW), constituida por dos miembros extremos, uno de origen subtropical (ENACW_{st}) y otro con origen subpolar (ENACW_{sp}). Estos dos componentes se desplazan a la zona desde su lugar de formación, convergiendo en un frente subsuperficial denominado Frente de Finisterre, cuya posición es muy variable estacionalmente y depende de las condiciones climáticas a diferentes escalas temporales (Varela *et al.*, 2005). Por debajo aparece el Agua Mediterránea (MW), que presenta dos brazos que fluyen en torno a 800 m y

1100 m de profundidad, sobre el talud continental. Los fondos más profundos aparecen bañados por masas de agua originadas en el Atlántico Norte, como son el Agua del Mar de Labrador (LSW) y, por debajo de 3000 m, el Agua Nortatlántica Profunda (NADW).

Los objetivos de este trabajo se enmarcan dentro de un estudio más amplio en el que se intenta reconstruir de una manera detallada la evolución paleoceanográfica y paleoclimática del Margen Continental Gallego a lo largo de los últimos 60000 años. En este trabajo se presentan los datos preliminares de las asociaciones de foraminíferos planctónicos para el testigo FSG09-10 (Fig. 2) y una interpretación preliminar de los mismos, apoyada en los datos obtenidos en otro testigo (GeoB-11035, Fig. 2), en el que ya se ha realizado un estudio más exhaustivo (Mena *et al.*, 2008).

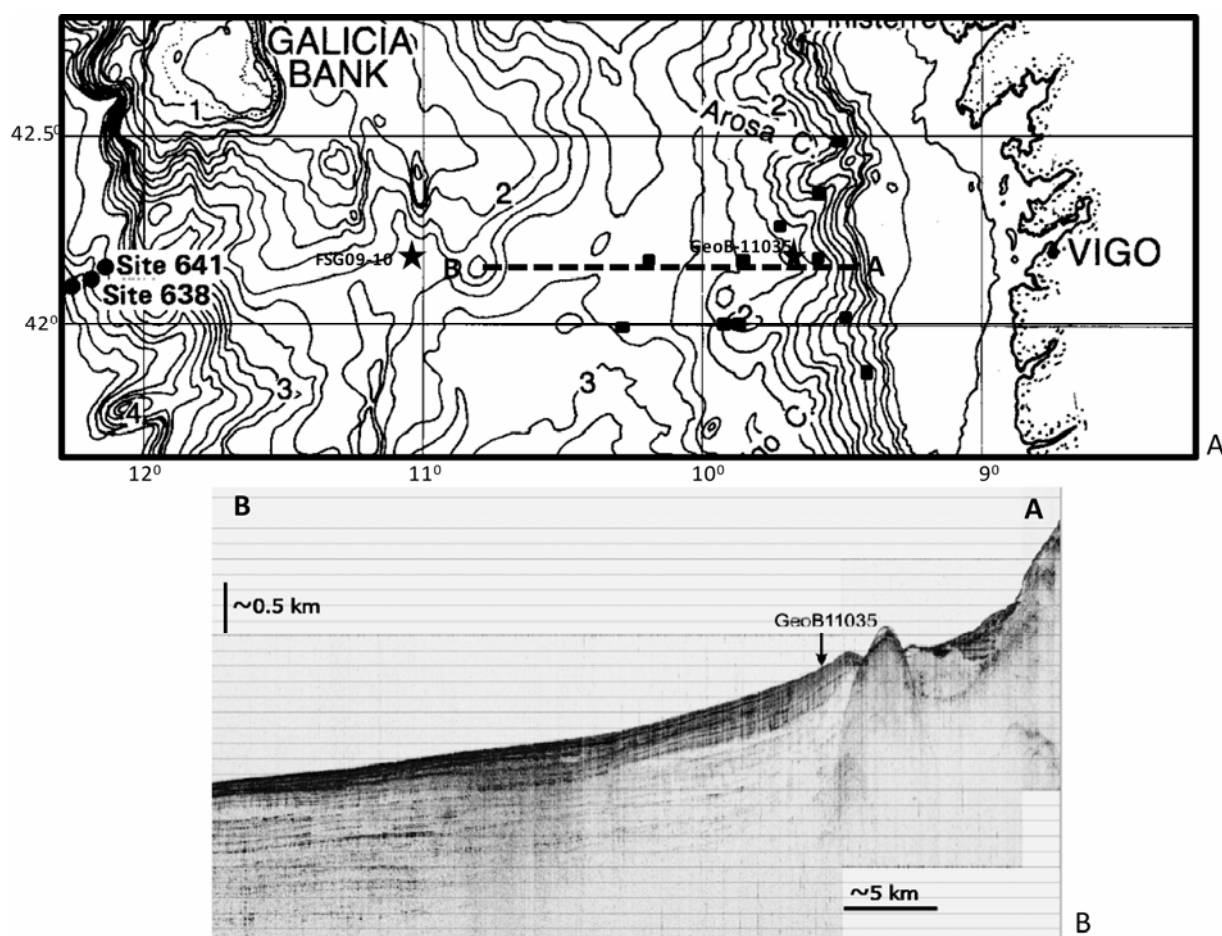


Figura 1. Mapa batimétrico de la zona de estudio dentro del Margen Continental Atlántico de Galicia. **A:** situación de los testigos extraídos durante las campaña ForSaGal09 (cuadrados negros). Los testigos GeoB-11035 y FSG09-10 aparecen marcados con una estrella. **B:** línea sísmica obtenida durante la campaña GALIOMAR, que pasa por la posición del testigo GeoB-11035 y en la que se puede observar la arquitectura estratigráfica de la zona de extracción de los testigos GeoB-11035 y FSG09-10.

Material y Técnicas

Los testigos que se muestran en la Figura 1A se obtuvieron en dos campañas oceanográficas. La campaña GALIOMAR se llevó a cabo en el B/O *Poseidon* (Septiembre de 2006) y en ella se extrajo el testigo de gravedad GeoB-11035 (42°10'18"N, 9°39'28"W;

2045 m de profundidad y 505 cm de longitud), además de realizar perfiles sísmicos y estudios del fondo mediante sonda paramétrica y Multihaz. La segunda campaña, ForSaGal09, tuvo lugar a bordo del BIO *Sarmiento de Gamboa* entre el 10 y el 25 de Febrero de 2009 y en ella se extrajeron 12 testigos de gravedad, entre los que se encuentra el estudiado en este trabajo, FSG09-10 (42°10'47''N, 11°02'49''W; 2779 m de profundidad y 230 cm de longitud). Aunque la región es propicia para los procesos de resedimentación, las prospecciones sísmicas realizadas durante las campañas permiten afirmar que su influencia es muy baja en las áreas sondeadas, como se aprecia, por ejemplo en la Figura 1B.

Los primeros 150 cm del testigo FSG09-10 están constituidos, fundamentalmente, por fangos carbonatados en los que se aprecian ligeras variaciones de color, muy evidentes en los primeros 30 cm. La fracción arena está constituida en su mayor parte por partículas carbonatadas de tamaño arena fina y media, la mayoría de las cuales son foraminíferos planctónicos.

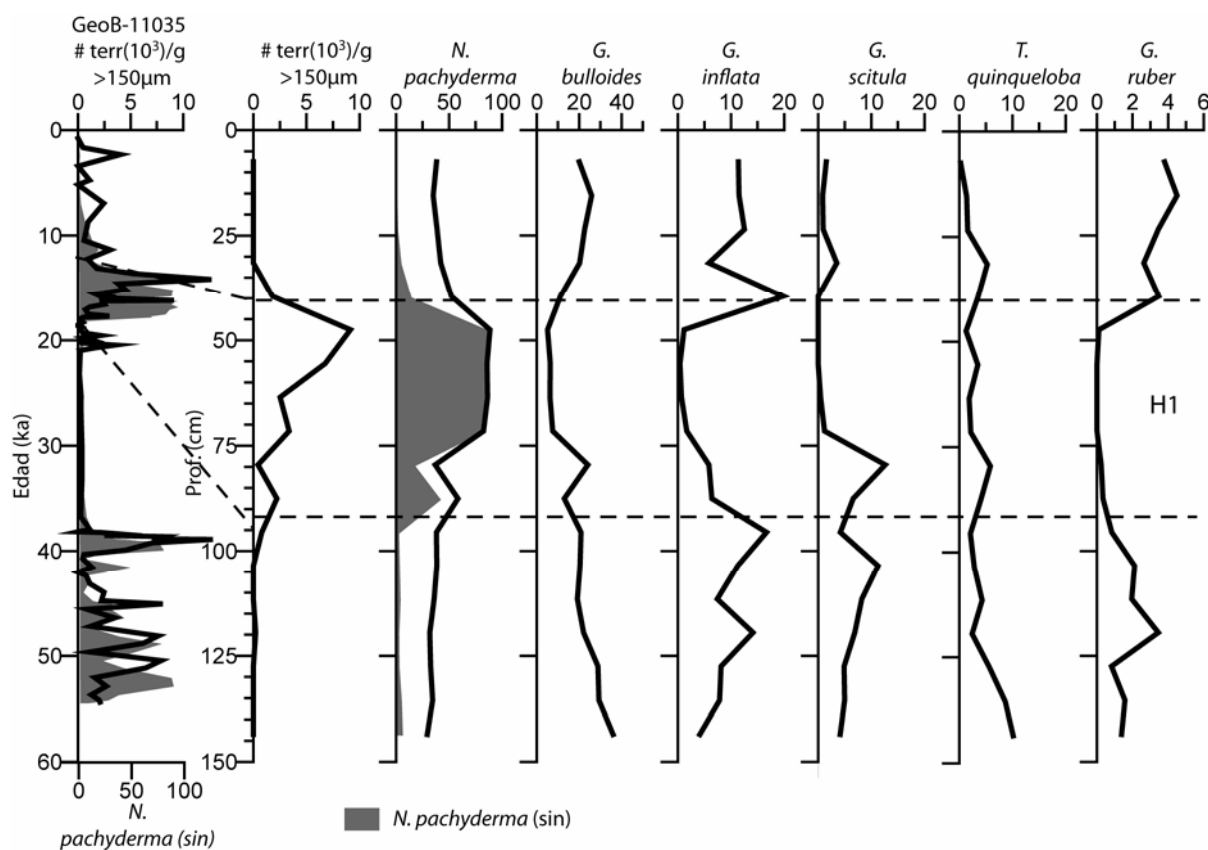


Figura 2. Abundancia (en porcentaje) de las especies más abundantes de foraminíferos planctónicos en el testigo FSG09-10 y abundancias de IRD tanto para el testigo FSG09-10 como para el GeoB-11035, del que también se aportan los datos de *N. pachyderma* (sin). Con línea punteada se marca la zona que se corresponde con el Evento de Heinrich H1 para ambos testigos.

Para una primera aproximación al estudio de las asociaciones de foraminíferos planctónicos se han seleccionado un total de 18 muestras, separadas entre sí 8 cm. Las muestras se secaron a 60° C para luego proceder al tamizado vía húmeda de aproximadamente 5 gramos de muestra seca por muestra, utilizando tamices de 150 µm y 63 µm de luz de malla. La fracción de 150 µm se cuarteó tantas veces como fue necesario hasta obtener una submuestra que contuviera del orden de al menos 300 individuos para proceder a su determinación siguiendo

la clasificación de Kennett & Srinivasan (1983). De forma paralela, se hizo el recuento de la abundancia de otros componentes micropaleontológicos (foraminíferos bentónicos, ostrácodos, espículas de esponjas y equinodermos), así como de los fragmentos líticos, diferenciando los que corresponden a *ice rafted debris* (IRD).

Resultados e interpretación preliminar

Se han identificado un total de 18 especies, todas ellas típicas de esta zona bioclimática (Duprat, 1983), aunque muchas de ellas se encuentran en proporciones mínimas. El 65% de las asociaciones está constituido por tres especies: *Globigerina bulloides* D'Orbigny, *Neogloquadrina pachyderma* (Ehrenberg) y *Globorotalia inflata* (d'Orbigny). La forma sinistrorsa de *N. pachyderma* llega a alcanzar porcentajes incluso mayores al 90% en el tramo 45-75 cm (Fig. 2). El resto de las asociaciones está constituido, fundamentalmente, por *Globorotalia scitula* (Brady), *Turborotalita quinqueloba* (Natland) y *Globigerina glutinata* (Egger), con abundancias comprendidas entre 0 y 20%. El resto de las especies se encuentran en porcentajes muy reducidos.

Atendiendo a los resultados que se muestran en la Fig. 2, el testigo se puede dividir en tres partes bien diferenciadas, definidas por cambios en las abundancias de las especies principales. En los primeros 40 cm *N. pachyderma*, *G. bulloides* y *G. inflata* se mantienen con porcentajes relativamente constantes, llegando a sumar entre las tres más del 70%. En este tramo es en el que *Globigerinoides ruber* (d'Orbigny) alcanza los mayores porcentajes. Entre 40 y 95 cm se produce un marcado cambio, que se manifiesta por el dominio de la variedad sinistrorsa de *N. pachyderma*, que llega a alcanzar el 97% de abundancia.

La última sección va desde el cm 95 hasta 150 cm. En ella se registra un descenso de la abundancia relativa de *G. bulloides* desde la base hasta 95 cm y un aumento en la abundancia de *G. inflata* y *N. pachyderma* en su variedad dextrorsa. Es en esta sección donde los porcentajes de *Globorotalia scitula* (Brady) tienen una mayor importancia, siendo mínimos en el resto del testigo.

De acuerdo con los datos presentados, los 40 cm más superficiales del testigo FSG09-10 corresponden al Holoceno, con condiciones relativamente constantes, y donde la abundancia de *G. ruber* nos indica unas condiciones relativamente cálidas (Fig. 2). El segundo tramo, entre 40 y 95 cm, correspondería al primer Evento de Heinrich (H1) que, al igual que en el testigo GeoB-11035, se caracteriza por la preponderancia de *N. pachyderma* (sin.) y por un número elevado de granos de IRD. Los datos preliminares sugieren que este evento muy frío consta de dos pulsaciones (H1a y H1b), tal y como ocurre en otros testigos de la zona (Fig. 2) (Lebreiro *et al.*, 1996; Mena *et al.*, 2008).

El tramo basal se correspondería con la parte inicial del *Marine Isotopic Stage 2* (MIS2), cuando las condiciones serían muy variables, inicialmente más frías y posteriormente más templadas, como sugiere el incremento de *G. inflata*, *G. scitula* y *G. ruber*.

En definitiva, y por correlación con el testigo GeoB-11035, el testigo FSG09-10 registra las condiciones de la Cuenca Interior de Galicia de los últimos 20.000 años, pudiéndose diferenciar el Último Máximo Glacial (MIS2) y el Holoceno, y claramente el H1, evento durante el que se produjo una elevada tasa de sedimentación, como ocurre en otros lugares de la cuenca (Mena *et al.*, 2008).

Agradecimientos

El presente trabajo ha sido posible gracias a los proyectos GRACCIE (Consolider-Ingenio, CDS 2007-00067); CONTOURIBER (CTM 2008-06399-C04-01/MAR) y al proyecto de la Xunta de Galicia 08MDS036000PR.

Referencias

- Duprat, J. 1983. Les Foraminifères Planctoniques du Quaternaire Terminal d'un Domaine Pericontinental (Golfe de Gascogne, Cotes Ouest-Iberiques, Mer d'Alboran): Ecologie-Biostratigraphie. *Bull. Inst-Géol. Bassin d'Aquitaine* **33**, 71-150.
- Kennett, J. P. & Srinivasan, M. S. 1983. Neogene Planktonic Foraminifera: A Phylogenetic Atlas. Hutchinson & Ross, (Pennsylvania).
- Lebreiro, S.M., Moreno, J.C., McCave, I.N., Weaver, P.P.E. 1996. Evidence for Heinrich layers off Portugal (Tore Seamount: 39°N, 12°W). *Marine Geology* **131**, 47-56.
- Llave, E., García, M., Pérez, C., Sayago, M., Farrán, M., Ercilla, G., Somoza, L., León, R., Maestro, A., Medialdea, T., Hernández-Molina, F.J., Álvarez, R., Durán, R. & Mohamed, K. 2008. Morphological feature analyses of the Prestige half-graben on the SW Galicia Bank. *Marine Geology* **249**, 7-20.
- Mena, A., Francés, G. & Hanebuth, T. 2008. Registro Paleoclimático de los últimos 50000 años en el talud continental de Galicia. *Geo-temas* **10**, 544-548.
- Relvas, P., Barton, E.D., Dubert, J., Oliveira, P.B., Peliz, Á., da Silva, J.C.B., Miguel, A., Santon, P. 2007. Physical oceanography of the western Iberia ecosystem: Latest views and challenges. *Progress In Oceanography*, **74**, 149-173.
- Varela, R.A., Rosón, G., Herrera, J.L., Torres-López, S., Fernández-Romero, A. 2005. A general view of the hydrographic and dynamical patterns of the Rías Baixas adjacent sea area. *Journal of Marine Systems* **54**, 97-113.

Precisiones sobre la biozonación de ammonites del Aptiense inferior (Cretácico Inferior) en el dominio mediterráneo

Moreno-Bedmar, J.A.¹ y Company, M.²

1: Departament de Geoquímica, Petrologia i Prospecció Geològica, Universitat de Barcelona. Martí i Franquès, s/n. 08028 Barcelona. España. j.a.moreno@ub.edu

2: Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada. Avenida Fuentenueva, s/n. 18002 Granada, España. mcompany@ugr.es

Durante los últimos veinte años, el llamado Grupo Kilian, que reúne a los especialistas en ammonites del Cretácico inferior, ha elaborado varias versiones de zonación estándar para esa época en el dominio mediterráneo. A lo largo de este tiempo, mientras que los esquemas zonales para algunos intervalos estratigráficos han experimentado notables modificaciones en las sucesivas versiones, los de otros han permanecido prácticamente estables. Este último es el caso del Aptiense inferior, en el que sólo se han introducido pequeños cambios de detalle.

La presente comunicación se enmarca dentro del trabajo de tesis doctoral de uno de los autores (J.A.M.-B.) y se basa en el análisis de la distribución estratigráfica de los ammonites del Aptiense inferior, procedentes en su mayor parte de muestreos sistemáticos efectuados en numerosas secciones de diversas áreas de la Península Ibérica (Cordillera Ibérica, Dominio Prebético, Cuenca Vasco-Cantábrica y Catalánides). También se tienen datos de la Plataforma del Ardèche y de la Cuenca Vocontiana (SE de Francia). El estudio de las asociaciones procedentes de áreas paleogeográficas tan diversas, con espectros faunísticos diferentes para

una misma edad, nos permite aportar algunas mejoras al esquema zonal vigente y construir un marco estratigráfico preciso en el que situar con exactitud los importantes eventos paleoclimáticos, paleoceanográficos y paleobiológicos que tuvieron lugar a lo largo del Aptiense inferior.

En las versiones más recientes de la zonación estándar (Reboullet *et al.*, 2006, 2009), el Aptiense inferior se divide en cuatro biozonas que, de más antigua a más moderna, son: *Deshayesites oglanlensis*, *Deshayesites weissi*, *Deshayesites deshayesi* (con la Subbiozona *Deshayesites grandis* en su parte superior) y *Dufrenoyia furcata* (ver Fig. 1).

Dentro de la Biozona *Deshayesites oglanlensis* hemos podido individualizar una Subbiozona *Deshayesites luppovi* en su parte superior. La posición bioestratigráfica exacta de la *D. luppovi* resultaba incierta, ya que algunos autores señalaban su presencia también en la parte baja de la biozona *Deshayesites weissi*. Nosotros hemos podido precisar el rango vertical de esta especie, que caracteriza un corto intervalo situado por debajo de las asociaciones típicas de la biozona suprayacente tanto en el Dominio Prebético como en la Cuenca del Maestrat (Moreno-Bedmar *et al.*, en revisión), confirmando así las observaciones previas de Aguado *et al.* (1997) en el Dominio Subbético.

La Biozona *Deshayesites weissi* es, sin lugar a dudas, la que presenta mayores problemas en su definición y caracterización. Según han puesto de manifiesto diversos autores (ver Reboullet *et al.*, 2006, 2009), la especie índice de esta zona debería considerarse como un *nomem dubium*, ya que los tipos están perdidos y las figuras originales no coinciden plenamente con ningún otro ejemplar figurado posteriormente. Entre los cientos de especímenes estudiados por nosotros de este género, sólo un individuo fragmentario podría ser comparable a esas figuras. Este problema ya fue señalado por Moreno-Bedmar *et al.* (en revisión), que propusieron el uso alternativo de la especie *Deshayesites forbesi* para identificar esta unidad bioestratigráfica). Esta especie es frecuente en todas las áreas que hemos estudiado, junto con otros representantes del mismo género como *D. euglyphus-spathi*, *D. planus* Casey o *D. kiliani* Spath. Además, *Deshayesites forbesi* ya fue usada por Casey (1961) como especie índice de la segunda zona de su esquema bioestratigráfico para el Aptiense inferior de la provincia boreal, y la equivalencia entre ambas unidades ha sido generalmente aceptada.

En la parte superior de la Biozona *Deshayesites forbesi* hemos distinguido una Subbiozona *Roloboceras hambrovi*, cuya base se define por la primera aparición de la especie índice, con la que coexisten otras especies de *Roloboceras* y *Megatyloceras*. Estas formas son características de los medios más someros, por lo que el reconocimiento de esta unidad en las áreas más pelágicas (Garraf y Dominio Prebético) resulta más problemática. Su posición estratigráfica ha sido objeto de cierta controversia, ya que algunos autores (ver Ropolo *et al.*, 2008) la situaban en la parte media de la Biozona *Deshayesites deshayesi*. No obstante, hemos podido constatar que, en el dominio mediterráneo, su rango coincide plenamente con el registrado por Casey (1961) en el dominio boreal: en la parte media/alta de la Biozona *Deshayesites forbesi*. Es precisamente en esta subbiozona donde se sitúa el evento anóxico oceánico del Aptiense inferior (OAE 1a) (ver discusión más detallada en Moreno-Bedmar *et al.*, 2009).

Como se ha mencionado anteriormente, la vigente versión de la zonación mediterránea estándar (Reboullet *et al.*, 2009) contempla una Subbiozona *Deshayesites grandis* en la parte superior de la Biozona *Deshayesites deshayesi*. La especie índice de esta subbiozona, *D.*

grandis Spath, ha sido reconocida tanto en el dominio boreal como en el sureste de Francia y en diversas áreas estudiadas en la Península Ibérica. Su utilización para caracterizar ese intervalo estratigráfico parece, por tanto, plenamente justificada. No obstante, como sugieren Moreno-Bedmar *et al.* (en revisión), las distintas especies nominales de *Deshayesites* presentes en la Biozona *Deshayesites deshayesi* requieren una revisión taxonómica profunda con objeto de conocer su variabilidad intraespecífica y relaciones, y simplificar, en su caso, la complejidad sistemática actual.

Dutour (2005), en su estudio del Aptiense medio del SE de Francia, subdividió la Biozona *Dufrenoyia furcata* en las subbiozonas *Dufrenoyia furcata* y *Dufrenoyia dufrenoyi*, caracterizadas por la aparición sucesiva de las dos especies índice. Esta propuesta no fue introducida en las versiones posteriores de la zonación mediterránea estándar (Reboulet *et al.*, 2006, 2009), a la espera de nuevos datos en otras áreas geográficas. Nosotros hemos podido reconocer ambas subbiozonas tanto en la cuenca del Maestrat como en el Prebético Oriental, lo que permite constatar la validez de las unidades propuestas por Dutour (2005) y la viabilidad de su utilización en el ámbito mediterráneo.

Reboulet et al. (2009)		Este trabajo	
Biozonas	Subbiozona	Biozonas	Subbiozonas
<i>D. furcata</i>		<i>D. furcata</i>	<i>D. dufrenoyi</i> <i>D. furcata</i>
<i>D. deshayesi</i>	<i>D. grandis</i>	<i>D. deshayesi</i>	<i>D. grandis</i>
<i>D. weissi</i>		<i>D. forbesi</i>	<i>R. hambrovi</i>
<i>D. oglanlensis</i>		<i>D. oglanlensis</i>	<i>D. luppovi</i>

Figura 1. Biozonación mediterránea estándar de Reboulet *et al.* (2009) y propuesta que se realiza en el presente resumen.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido subvencionado mediante el “Departament d’Universitats, Recerca i Societat de la Informació de la Generalitat de Catalunya i del Fons social Europeu”, con los proyectos CGL2005-07445-CO3-01/BTE, CGL2008-04916, CGL2005-02500 y CGL2008-00533 (Ministerio de Educación y Ciencia), el Consolider-Ingenio 2010 programme, bajo el CSD2006-0004 “Topo-Iberia”, el Grup Consolidat de Recerca “Geologia Sedimentària” (2005SGR-00890) y el grupo de investigación RNM-178 (Junta de Andalucía).

Referencias

Aguado, R., Company, M., Sandoval J. & Tavera, J.M. 1997. Bioestratigráfico events at the Barremian/Aptian boundary in the Betic Cordillera, Southern Spain. *Cretaceous Research* **18**, 309-329.

- Casey, R., 1961. The stratigraphical palaeontology of the Lower Greensand. *Palaeontology* **3**, 487–621.
- Dutour, Y. 2005. *Biostratigraphie, évolution et renouvellements des ammonites de l'Aptien supérieur (Gargasien) du bassin vocontien (Sud Est de la France)*. Tesis doctoral. Université Claude Bernard-Lyon. 278 pp.
- Moreno-Bedmar, J.A., Company, M., Bover-Arnal, T., Salas, R., Delanoy, G., Martínez, R. & Grauges, A. 2009. Biostratigraphic characterization by means ammonoids of the Lower Aptian Oceanic Anoxic Event (OAE 1a) in the Eastern Iberian Chain (Maestrat basin, E Spain). *Cretaceous Research* **30**, 864-872.
- Moreno-Bedmar, J.A., Company, M., Delanoy, G., Maurrasse, F., Bover-Arnal, T., Salas, R., Grauges, A. & Martínez, R. Lower Aptian ammonite biostratigraphy in the Maestrat basin (Eastern Iberian chain, Spain). *Geologica Acta*, en revisión.
- Reboullet, S. & Hoedemaker, P.J. (reporters); Aguirre-Urreta, M.B., Alsen, P., Atrops, F., Baraboshkin, E.I., Company, M., Delanoy, G., Dutour, I., Klein, J., Latil, J.L., Lukeneder, A., Mitta, V., Mourgues, F.A., Ploch, I., Raisossadat, N., Ropolo, P., Sandoval, J., Tavera, J.M., Vašíček, Z. & Vermeulen, J. 2006. Report on the 2nd international meeting of the IUGS Lower Cretaceous ammonite working group, the “Kilian Group” (Neuchâtel, Switzerland, 8 September 2005). *Cretaceous Research* **27**, 712-715.
- Reboullet, S., Klein, J., (reporters) Barragán, R., Company, M., González-Arreola, C., Lukeneder, A., Raisossadat, S.N., Sandoval, J., Szives, O., Tavera, J.M., Vašíček, Z. & Vermeulen, J. 2009. Report on the 3rd International Meeting of the IUGS Lower Cretaceous Ammonite Working Group, the “Kilian Group” (Vienna, Austria, 15th April, 2008). *Cretaceous Research* **30**, 496-502.
- Ropolo, P., Moullade, M., Conte, G. & Tronchetti, G. 2008. About the stratigraphic position of the Lower Aptian *Roloboceras hambrovi* (Ammonoidea) level. *Carnets de Géologie/Notebooks on Geology-Letter* 2008/03 (CG2008_L03), 1-7.

Precisiones, mediante ammonoideos, sobre la edad de la Fm. Benassal, Cuenca del Maestrat (Cadena Ibérica)

Moreno-Bedmar, J.A.¹, Company, M.², Barragán, R.³, Salas, R.¹, Martín-Martín, J.D.¹, Bover-Arnal, T.⁴ y Gomez-Rivas, E.⁵

1: Departament de Geoquímica, Petrologia i Prospecció Geològica, Universitat de Barcelona. Martí i Franquès, s/n. 08028 Barcelona. España. j.a.moreno@ub.edu, juandiegomartin@ub.edu, ramonsalas@ub.edu

2: Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada. Avenida Fuentenueva, s/n. 18002 Granada, España. mcompany@ugr.es

3: Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, C. P. 04510, México, D. F., México. ricardor@geologia.unam.mx

4: Abteilung Geologie, Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften, Universität Bayreuth. Universitätsstr. 30. 95440 Bayreuth, Alemania. Telm.Bover@uni-bayreuth.de

5: Departament de Geologia, Facultat de Ciències, Universitat Autònoma de Barcelona. Edifici Cs. 08193 Bellaterra (Cerdanyola del Vallès). España. enrique.gomez@uab.es

La Formación Calizas de Benassal fue definida por Canérot *et al.* (1982), quienes la atribuyeron al Clansayesiense (=Aptiense superior) y al Albiense inferior. Recientemente, algunos de los autores del presente resumen han precisado la edad de la formación infrayacente (Fm. Villarroja de los Pinares, parte alta del Aptiense inferior-base del Aptiense medio en la subcuenca de Galve) (Bover-Arnal *et al.*, en prensa; Bover-Arnal *et al.*, en revisión) y de la suprayacente (Fm. Escucha, Albiense inferior en la subcuenca de la Salzedella; Moreno-Bedmar *et al.*, 2008a). Así pues, la edad de la Fm. Benassal quedaría

acotada entre el Aptiense medio y el Albiense inferior. Los ammonoideos son extraordinariamente escasos en la Formación Benassal, pero el exhaustivo estudio que se está llevando a cabo en el sector de Benicàssim-Orpesa ha permitido recolectar el registro más abundante hasta ahora conocido de estos niveles en la cuenca del Maestrat.

En las margas basales de la Fm. Benassal se ha recolectado *Epicheloniceras* sp., *Epicheloniceras* cf. *debile* Casey, *Colombiceras* sp. y *Caseyella* sp. La presencia de *Epicheloniceras* permite atribuir esta asociación a la biozona *Epicheloniceras martini* del Aptiense medio y, más concretamente, a su parte baja (subzona *Epicheloniceras debile*) (Fig. 1). Resulta significativa la presencia en esta asociación de *Caseyella* sp., género descrito originalmente en México por Cantú-Chapa (1976). La especie tipo es *Caseyella reesidei* (Humphrey, 1949), que está ya presente en la parte alta del Aptiense inferior, biozona *Dufrenoyia justinae* del esquema zonal propuesto para México por Barragán & Maurrasse (2008), aunque tanto ésta como otras especies de *Caseyella* parecen más abundantes en la biozona suprayacente *Epicheloniceras martini*, que es cuando el género adquiere su máximo desarrollo. Las especies pertenecientes al género *Caseyella* proceden de formas atribuibles al género *Pseudohaploceras*, con las que muestran ciertas similitudes. De hecho Wright *et al.* (1996) consideraron ambos géneros como sinónimos, aunque las diferencias son sustanciales, sobre todo en lo que hace referencia a las formas del Aptiense medio, por lo que creemos que el género *Caseyella* debe ser considerado válido. En el Tetis mediterráneo las especies de *Caseyella* aparecen en la parte basal de la biozona *Epicheloniceras martini*, algo más tarde que en el Tetis caribeño. Así, en la cuenca Vocontiana (SE de Francia), Dauphin (2002, lám. 1, fig. 2) figuró como *Pseudohaploceras liptoviense* (Zeuschener, 1856) un ejemplar atribuible a *Caseyella* sp. procedente de la biozona *Colombiceras crassicoatum* (equivalente a la parte basal de la biozona *Epicheloniceras martini*). En la misma área, Dutour (2005) registró una abundante población de *Uhligella jacobi* Burckhardt, 1925 (= *Caseyella jacobi*?) en la misma posición estratigráfica. Finalmente, en el dominio Prebético (SE de España) Moreno-Bedmar *et al.* (2008b) han citado *Caseyella* sp. también en la parte basal de la biozona *Epicheloniceras martini*. Apuntamos, pues, la posibilidad de que el género *Caseyella* apareciera en el Tetis caribeño en la parte alta del Aptiense inferior y que sus representantes migraran hacia el Tetis mediterráneo a inicios del Aptiense medio, parte baja de la biozona *Epicheloniceras martini*.

En una posición estratigráfica más alta, en el tercer intervalo margoso de la Formación Benassal (Fig. 1), se ha recolectado *Parahoplites* cf. *vectensis* Casey, forma característica de la biozona *Parahoplites melchioris* del Aptiense medio. En otras áreas de la cuenca del Maestrat se han efectuado también prospecciones para coleccionar ammonoideos en niveles equivalentes, que por lo general han resultado infructuosas o mínimamente productivas. Únicamente es destacable el hallazgo de un ejemplar atribuible a *Parahoplites* sp. en el estratotipo de la Formación Benassal (subcuenca de Salzedella). Marin & Sornay (1971) citaron otro ejemplar de *Parahoplites* sp. procedente de Cañizar del Olivar (subcuenca de Oliete), mientras que Martínez *et al.* (1994, lám. 2, fig. 1) figuraron un ejemplar de *Parahoplites nutfieldi* (Sowerby) procedente de Xodos (subcuenca de Penyalgosa). Todas estas formas son también características de la biozona *Parahoplites melchioris* y estarían, por tanto, en una posición estratigráfica equivalente a la del mencionado tercer intervalo margoso.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido subvencionado mediante el “Departament d’Universitats, Recerca i Societat de la Informació de la Generalitat de Catalunya i del Fons social Europeu”, con los proyectos CGL2005-07445-CO3-01/BTE, CGL2008-04916, CGL2005-02500 y CGL2008-00533 (Ministerio de Educación y Ciencia), el Consolider-Ingenio 2010 programme, bajo el CSD2006-0004 “Topo-Iberia”, el Grup Consolidat de Recerca “Geologia Sedimentària” (2005SGR-00890), el grupo de investigación RNM-178 (Junta de Andalucía) y el proyecto Bi 1074/1-2 de la Deutsche Forschungsgemeinschaft.

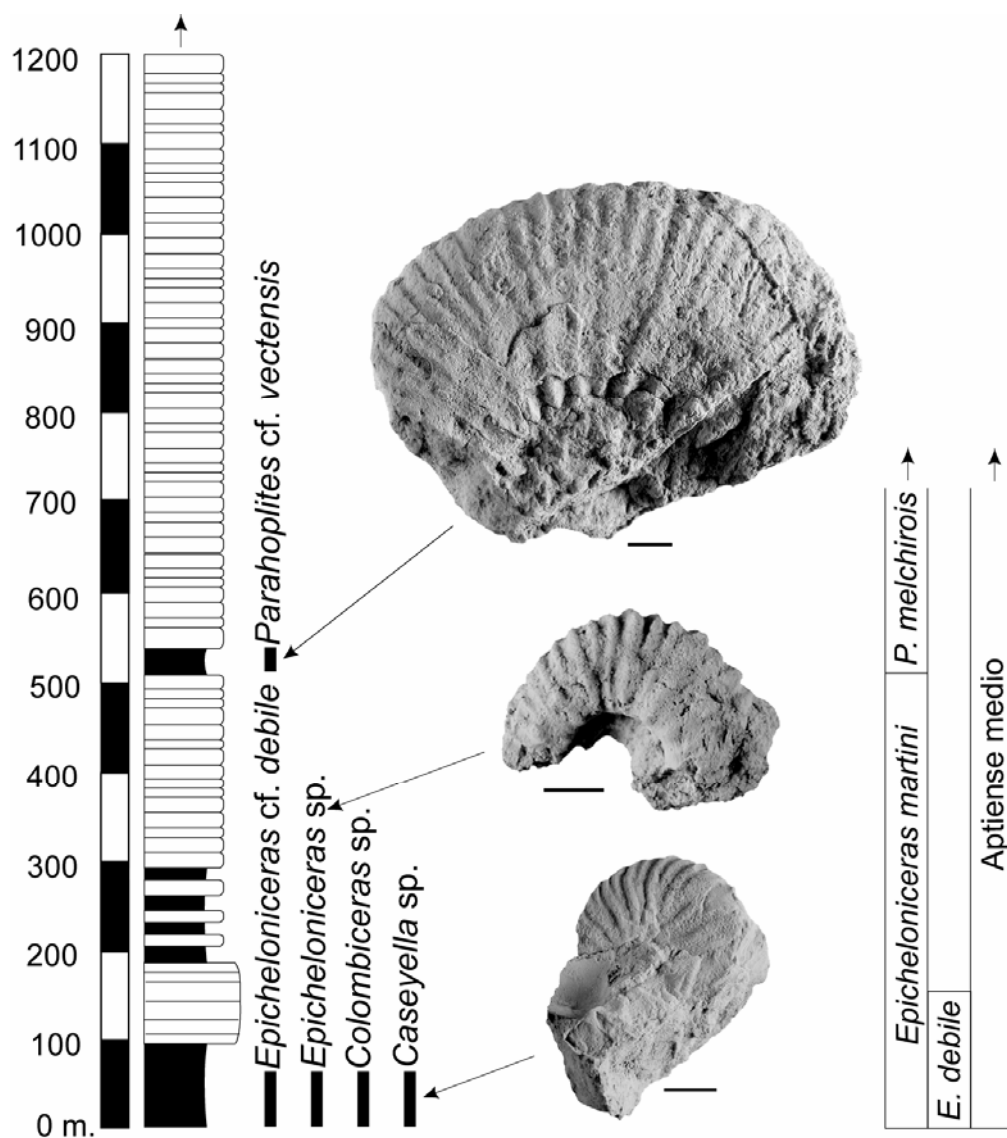


Figura 1. Sección compuesta de la Formación Benassal en el sector de Benicàssim-Orpesa. Distribución de los ammonites y biozonas. La escala gráfica en los ammonites es equivalente a 1 cm.

Referencias

Barragán, R. & Maurrasse, F. 2008. Lower Aptian (Lower Cretaceous) ammonites from the basal strata of the La Peña Formation of Nuevo León State, northeast Mexico: biochronostratigraphic implications. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* **25**, 145-157.

- Bover-Arnal, T., Salas, R., Moreno-Bedmar, J.A. & Bitzer, K. (en prensa) Sequence stratigraphy and architecture of a late Early-Middle Aptian carbonate platform succession from the western Maestrat Basin (Iberian Chain, Spain). *Sedimentary Geology*.
- Bover-Arnal, T., Moreno-Bedmar, J.A., Salas, R., Skelton, P.W., Bitzer, K. & Gili, E. (en revisión). Sedimentary evolution of an Aptian syn-rift carbonate system (Maestrat Basin, E Spain): effects of accommodation and environmental changes. *Geologica Acta*.
- Canérot, J., Cuny, P., Pardo, G., Salas, R. & Villena, J., 1982. Ibérica Central-Maestrazgo. In *El Cretácico de España*. Universidad Complutense de Madrid: 273–344.
- Cantú-Chapa, A. 1976. Estratigrafía de la Formación La Peña (Aptiano sup.) en el área de Monterrey, N. L. *Revista del Instituto Mexicano del Petróleo* **8**, 7-16.
- Dauphin, L. 2002. *Litho-, bio-, et chronostratigraphie comparées dans le Bassin Vocontien à l'Aptien*. Thèse 3^{ème} cycle, Université de Lille. 451 p.
- Marín, P. & Sornay, J. 1971. Précisions sur l'âge des formations aptiennes aux confins de l'Aragón et du Maestrazgo (Provinces de Teruel et Castellón de la Plana, Espagne). *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France* **3**, 165-167.
- Martínez, R., Grauges, A. & Salas, R. 1994. Distribución de los ammonites del Cretácico inferior de la Cordillera Costera Catalana e Ibérica Oriental. *Cuadernos de geología ibérica* **18**, 337-354.
- Moreno-Bedmar, J.A., Bulot, L., Latil, J. L., Martínez, R., Ferrer, O., Bover-Arnal, T. & Salas, R. 2008a. Precisiones sobre la edad de la base de la Fm. Escucha, mediante ammonioideos, en la subcuenca de la Salzedella, Cuenca del Maestrat (E Cordillera Ibérica) *Geo-Temas* **10**, 1269–1272.
- Moreno-Bedmar, J.A., Bulot, L-G., Company, M., Sandoval, J. & Tavera, J.M. 2008b. Estudio bioestratigráfico de los ammonites del Aptiense medio de la sección de Aigües (Prebético alicantino, SE de España). Datos preliminares. In Ruiz-Omeñaca, J.J., Piñuela, L., García-Ramos, J.C. (Eds.), Libro de resúmenes, XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Colunga, 2008, pp. 156-157.
- Wright, C. W., Callomon, J. H. & Howarth, M.K. 1996 In: Kaesler, R. (Ed), *Mollusca 4 (Revised) Cretaceous ammonioidea. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L. Geological Society of America/ University of Kansas Press. Boulder/Lawrence*, 362 pp.

Calibración bioestratigráfica, mediante ammonioideos, del evento anóxico oceánico OAE 1a (Aptiense inferior). Prebético oriental, SE de España.

Moreno-Bedmar, J.A.¹, Company, M.², Sandoval, J.² y Tavera, J.M.²

1: Departament de Geoquímica, Petrologia i Prospecció Geològica, Universitat de Barcelona. Martí i Franquès, s/n. 08028 Barcelona. España. j.a.moreno@ub.edu

2: Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada. Avenida Fuentenueva, s/n. 18002 Granada. España. mcompany@ugr.es, sandoval@ugr.es, jtavera@ugr.es

En el Aptiense inferior tuvieron lugar importantes cambios paleoambientales. Uno de los más conocidos es el evento anóxico oceánico conocido como OAE 1a, que ha sido objeto de numerosos trabajos desde diversas perspectivas. Está generalmente aceptado que la edad del OAE 1a se sitúa en la parte baja de la biozona *Leupoldina cabri* de foraminíferos planctónicos y en la parte media de la biozona *Chiastozygus litterarius* de nannofosiles calcáreos. Por el contrario, la calibración con la escala bioestratigráfica de ammonites, la que ofrece una mayor resolución, es incierta.

En la biozonación mediterránea estándar (Reboullet *et al.*, 2009) se reconocen cuatro biozonas en el Aptiense inferior que, de más antigua a más moderna, son: *Deshayesites oglanlensis*, *Deshayesites weissi*, *Deshayesites deshayesi* y *Dufrenoyia furcata*. La edad

propuesta para el OAE 1a varía considerablemente según los autores. Así, por ejemplo, Moullade *et al.* (2000) y otros trabajos posteriores que reproducen sus datos atribuyen el OAE 1a a la parte media de la biozona *Deshayesites deshayesi*. Ogg *et al.* (2004) lo sitúan entre la parte alta de la biozona *Deshayesites oganlensis* y la parte baja de la biozona *Deshayesites weissi*. Moreno-Bedmar *et al.* (2008, 2009), Rosales *et al.* (2009) y Gaona *et al.* (2009) lo ubican en la parte alta de la biozona *Deshayesites weissi*. Finalmente, García-Mondéjar *et al.* (2009) atribuyen el OAE 1a a una zona de transición entre las biozonas *Deshayesites deshayesi* y *Dufrenoyia furcata*.

En esta comunicación presentamos nuevos datos de la sección de Aigües (Prebético oriental, provincia de Alicante). En esta sección se ha realizado un muestreo sistemático de ammonites, nivel a nivel, y se han tomado 41 muestras para análisis isotópicos de los bancos calizos y margocalizos. Se ha analizado el $\delta^{13}\text{C}$ con el espectómetro de isótopos estable Thermo Finnigan MAT-252 del laboratorio de la Unitat de Medi Ambient - Serveis Cientifictècnics de la Universitat de Barcelona. Los resultados se expresan en ‰ respecto al VPDB estándar y su precisión es de ± 0.03 .

En la sección estudiada, los sedimentos hemipelágicos del Aptiense inferior son claramente transgresivos y descansan directamente sobre calcarenitas del Valanginiense inferior. Los primeros materiales aptienses sobre la discontinuidad pertenecen ya a la Biozona *Deshayesites forbesi*, equivalente a la Biozona *D. weissi* de la biozonación estándar. Preferimos el uso de *D. forbesi*, en lugar de *D. weissi*, como índice de esta unidad, debido a las dificultades que presenta la identificación de esta última especie. Por el contrario, *D. forbesi* es un taxón abundante en estos niveles y, además, ya fue usada como especie índice por Casey (1961) en la zonación para el dominio boreal. Esta sustitución ya ha sido también propuesta por Moreno-Bedmar *et al.* (en revisión) en su reciente estudio sobre los ammonites del Aptiense inferior de la cuenca del Maestrat (Cordillera Ibérica). Para el resto del Aptiense inferior, el registro sedimentario es continuo y se han podido reconocer sin dificultad las Biozonas de *D. deshayesi* y *D. furcata*.

El rango de valores obtenido para el $\delta^{13}\text{C}$ varía entre 1,03‰ y 4,03‰. El análisis de la curva revela claramente que están representados los intervalos C4 al C8, diferenciados por Menegathi *et al.* (1998) en los Alpes suizos e italianos. Los primeros valores registrados por encima de la discontinuidad muestran una marcada excursión positiva (desde el valor 1,03‰ en el banco 1 hasta 2,96 ‰ en el banco 5), que se corresponde con el segmento C4 y coincide con el inicio del OAE 1a. Tras ese máximo relativo del banco 5, se observa una tendencia negativa (hasta el banco 10) equiparable al segmento C5 de Menegathi *et al.* (1998), aunque en las secuencias alpinas el descenso de valores es mucho más moderado. Entre el banco 10 y el 14 se observa una nueva y fuerte subida (entre 1,26 ‰ y 3,75 ‰), que corresponde al segmento C6 y marca el final del OAE 1a. Estos tres segmentos C4 a C6 se sitúan dentro de la Biozona *D. forbesi* y, más concretamente, en su parte superior, como lo atestigua la presencia de *Megatyloceras coronatum* en el banco 1. Efectivamente, esta especie está restringida a la parte media/alta de la biozona (Casey, 1961; Moreno-Bedmar *et al.*, en revisión).

El segmento C7, caracterizado por valores bastante constantes, se sitúa a caballo entre las biozonas *D. deshayesi* y *D. furcata*. En su parte central, cerca de la base de la Biozona *D. furcata*, presenta una corta excursión negativa, con una recuperación rápida de los valores del $\delta^{13}\text{C}$. Esta excursión no fue registrada por Menegathi *et al.* (1998), pero es claramente visible en las curvas, mucho más documentadas, de Herrle *et al.* (2004). Finalmente, el segmento C8,

que comienza en la parte superior de la Biozona *D. furcata* y continúa en la base del Aptiense medio, registra una tendencia claramente decreciente de los valores.

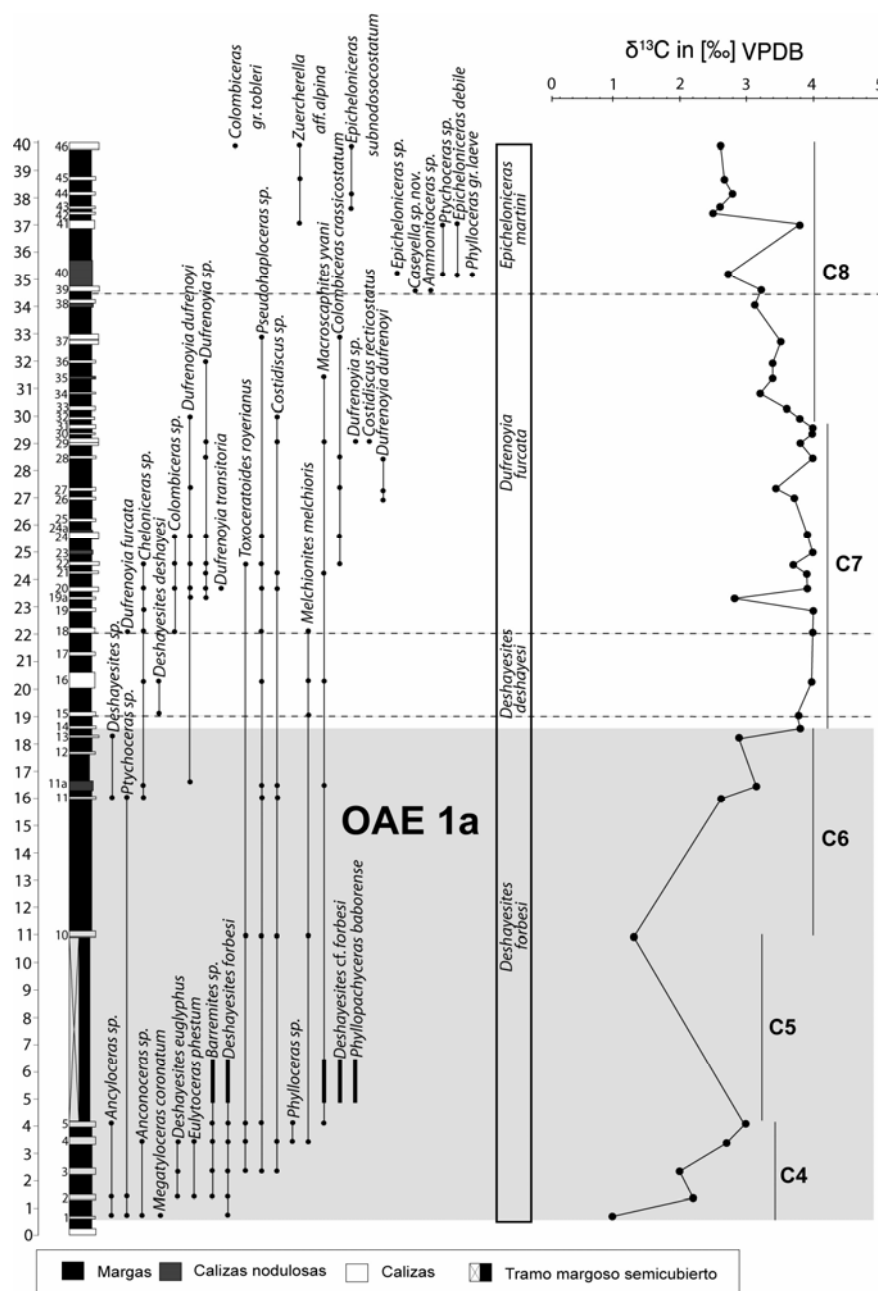


Figura 1. Sección de Aigües de Busot. En primer término, distribución de los ammonites e interpretación bioestratigráfica. En segundo lugar, datos de los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y en gris OAE 1a.

La integración de los datos bioestratigráficos y geoquímicos (Fig. 1) permite, por tanto, situar claramente el OAE 1a en la parte alta de la biozona *Deshayesites forbesi*. Esta conclusión está en consonancia con los resultados que hemos obtenido tanto en la Cordillera Ibérica (Moreno-Bedmar *et al.*, 2008, 2009, en revisión), como en la Cuenca Vasco-Cantábrica (Gaona *et al.*, 2009; Rosales *et al.*, 2009). Las diferencias con los datos aportados

por otros autores pueden explicarse por distintos motivos. Así, por ejemplo, la atribución por Ogg *et al.* (2004) del OAE 1a a la parte alta de la biozona *Deshayesites oglanlensis* y la parte baja de la biozona *Deshayesites weissi* se basa en correlaciones indirectas, e inexactas, de dataciones basadas en otros grupos de organismos, principalmente foraminíferos planctónicos y nannofósiles calcáreos.

Por el contrario, las conclusiones de Moullade *et al.* (2000), que ubican el OAE 1a en la parte media de la Biozona *Deshayesites deshaysi*, se basan directamente en el estudio bioestratigráfico de los ammonites recolectados en la región de Cassis-La Bédoule (Plataforma Provenzal, sureste de Francia). En este caso, las diferencias podrían explicarse por divergencias en las interpretaciones taxonómicas de ciertos deshaysítidos, ammonoideos en los que se fundamenta la bioestratigrafía del Aptiense inferior (ver discusión en Moreno-Bedmar *et al.*, 2009).

Por su parte García-Mondéjar *et al.* (2009), a partir del estudio de diversas secciones en la Sierra de Aralar (Cuenca Vasco-Cantábrica), sitúan el OAE 1a en una posición estratigráfica todavía más elevada, en una zona de transición entre las biozonas *Deshayesites deshaysi* y *Dufrenoyia furcata*. Nosotros no hemos podido reconocer esta zona de transición, ni en la sección estudiada, ni en otras secciones del Prebético oriental, ni en la Cuenca del Maestrat en la Cordillera Ibérica (Moreno-Bedmar *et al.*, en revisión). Tampoco en la propia Cuenca Vasco-Cantábrica, donde hemos analizado las secciones de Cuchía (Rosales *et al.*, 2009) y Madotz (Gaona *et al.*, 2009). Resulta problemático, por tanto, indagar las causas de las divergencias en los resultados. Creemos, en todo caso, que los datos de García-Mondéjar *et al.* (2009) deben ser tomados con cierta precaución. Por un lado, los ammonites que figuran están muy aplastados y pobremente conservados, sobre todo en la región ventral, lo que dificulta enormemente la determinación de los deshaysítidos. Por otro, los afloramientos en la región de Aralar son escasos y poco continuos, por lo que las secciones son necesariamente compuestas y las sucesiones de ammonites han de ser reconstruidas a partir de datos dispersos.

Referencias

- Casey, R. 1961. The stratigraphical palaeontology of the Lower Greensand. *Palaeontology* **3**, 487-621.
- Gaona, T., Company, M., Lamolda, M., Maurrasse, F.J., Moreno-Bedmar, J.A., Rebenack, C. 2009. Microfacies and Geochemistry of a Shallow-Water Lower Aptian Carbonate Platform Sequence at the Madotz Section (Basco-Cantabrian Basin, Aralar, Spain), its Relation to Cretaceous Anoxic Event 1a (OAE-1a). American Association of Petroleum Geologist (AAPG). Annual Convention & Exhibition. Denver, Colorado.
- 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.
- Gaona, T., de Castro, J.M., Aguado, R., Ruiz-Ortiz, P.A. & Company, M. 2003. Lower Aptian carbon isotope stratigraphy from a distal carbonate shelf setting: the Cau section, Prebetic Zone, SE Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **200**, 207-219.
- Herrle, J.O., Köppler, P., Friedrich, O., Erlenkeuser, H. & Hemleben, C. 2004. High-resolution carbon isotope records of the Aptian to Lower Albian from SE France and the Mazagan Plateau (DSDP Site 545): a stratigraphic tool for paleoceanographic and paleobiologic reconstruction. *Earth and Planetary Science Letters* **218**, 149-161.

- 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* **13**, 530–545.
- Moreno-Bedmar, J.A., Bover-Arnal, T., Salas, R., Company, M. 2008. The early Aptian oceanic anoxic event in the Maestrat Basin (NE Iberian Chain) *Geo-Temas* **10**, 159–162.
- Moreno-Bedmar, J.A., Company, M., Bover-Arnal, T., Salas, R., Delanoy, G., Martínez, R. & Grauges, A. 2009. Biostratigraphic characterization by means ammonoids of the Lower Aptian Oceanic Anoxic Event (OAE 1a) in the Eastern Iberian Chain (Maestrat basin, E Spain). *Cretaceous Research* **30**, 864–872.
- Moreno-Bedmar, J.A., Company, M., Delanoy, G., Maurrasse, F., Bover-Arnal, T., Salas, R., Grauges, A. & Martínez, R. Lower Aptian ammonite biostratigraphy in the Maestrat basin (Eastern Iberian chain, Spain). *Geologica Acta*, en revisión.
- Moullade, M., Masse, J.P., Tronchetti, G., Kuhnt, W., Ropolo, P., Bergen, J.A., Masure, E. & Renard, M. 2000. Le stratotype historique de l’Aptien inférieur (région de Cassis-La Bédoule, SE France): synthèse stratigraphique. *Géologie Méditerranéenne* **25** (3/4) (1998), 289–298.
- Ogg, J.G., Agterberg, F.P., Gradstein, F.M. 2004. *The Cretaceous period*. In: Gradstein, F.M., Ogg, J.G. and Smith, A.G. (Eds.), *A geologic time scale 2004*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 344–383.
- Reboullet, S., Klein, J., (reporters) Barragán, R., Company, M., González-Arreola, C., Lukeneder, A., Raisossadat, S.N., Sandoval, J., Szives, O., Tavera, J.M., Vašíček, Z. & Vermeulen, J. 2009. Report on the 3rd International Meeting of the IUGS Lower Cretaceous Ammonite Working Group, the “Kilian Group” (Vienna, Austria, 15th April, 2008). *Cretaceous Research* **30**, 496–502.
- Rosales, I., Najarro, M., Moreno-Bedmar, J.A., De Gea, G.A. & Company, M. 2009. High-resolution chemo- and biostratigraphic records of the Early Aptian Oceanic Anoxic Event in Cantabria (northern Spain). *Goldschmidt Conference Abstracts*, A1118.

Datos preliminares sobre la icnología en dunas costeras del Pleistoceno superior de Gibraltar

Muñiz, F.¹, Cáceres, L.², Rodríguez-Vidal, J.², Finlayson, C.³, Fa, D.³ y Finlayson, G.³

1: Ayto. de Lepe, Área de Educación y Cultura, Plza. de España s/n, 21440, Huelva, España. fmuniz@ayto-lepe.es

2: Depto. de Geodinámica y Paleontología. Univ. de Huelva. Campus del Carmen. E-21071 Huelva. España. mcaceres@uhu.es, jrvidal@uhu.es.

3: The Gibraltar Museum, 18-20 Bomb House Lane, Gibraltar. jcfmfinlay@gibraltar.gi, darrenfa@gibraltar.gi, gfmh@gibraltar.gi.

El registro eólico pleistoceno en el Peñón de Gibraltar (Fig. 1A) alcanza notables espesores sedimentarios, localizándose en sus escarpadas laderas y como relleno de sus cuevas marinas (Rodríguez-Vidal *et al.*, 2007). Una de las formaciones más importante y significativa de estos depósitos eólicos es la “*Catalan Sands*”, constituida por sistemas de dunas de pie de acantilado y rampantes, ubicadas en la zona conocida como *Catalan Bay* (ladera oriental del Peñón de Gibraltar, Fig. 1A). Estas dunas están formadas por arenas moderadamente bien clasificadas, poco carbonatadas, débilmente cementadas, con un tamaño de grano medio-grueso (0,5-2 mm), muy redondeados y de composición básicamente de cuarzo (80%). En la fracción de mayor tamaño aumenta el contenido de clastos de caliza, espeleotema, esquisto y fragmentos de conchas y foraminíferos. Los sistemas de dunas se presentan morfológicamente como una inmensa rampa arenosa (Fig. 1B) de unos 35° de pendiente, 1 km de longitud y una altitud de hasta 300 m. La edad inicial fechada de este depósito es de 130±15 ka a 95±9 ka

(estadio isotópico 5). El techo del depósito coincide con la elaboración final de la rampa arenosa y el relleno de la cueva Ibex, a 300 m de altitud, que ha sido fechada entre $49,4 \pm 3,2$ y $37,1 \pm 3,3$ ka (estadio isotópico 3) (Rodríguez-Vidal *et al.*, 2007). Todo el conjunto arenoso representa, por tanto, un registro morfosedimentario de los estadios MIS 5 a 3.

En la cantera de arena abandonada, que se excava en *Catalan Bay*, la exposición en secciones transversales de parte de estas dunas (Fig. 1C) permite la observación de su arquitectura y la ordenación interna detallada de las laminaciones, dispuestas en *sets* de 2 a 3 m de espesor y estratificaciones cruzadas en surco y tabulares. Son en estas laminaciones donde han quedado registradas, con diferentes tipos de conservación (secciones verticales, hiporrelieves convexos y relieves completos), las estructuras de bioturbación estudiadas, que se relacionan con la actividad de vertebrados (mamíferos terrestres), invertebrados (insectos) y plantas (rizolitos). En esta comunicación se presentan los datos preliminares del estudio icnológico de estas estructuras, desde el punto de vista de su descripción morfológica y la discusión sobre los posibles organismos productores.

Material estudiado

Se han diferenciado nueve morfotipos. En general, el grado de conservación de las estructuras es pobre, debido a la naturaleza poco cementada del sustrato. Para la terminología usada en la descripción de las huellas de vertebrados se han seguido los trabajos de Loope (1986), Fornós *et al.* (2002) y Milàn *et al.* (2007).

Huellas de Vertebrados (mamíferos terrestres)

Morfotipo A: huellas con forma de cuenco, observables en sección vertical e hiporrelieve convexo. La profundidad varía entre 12 y 25 cm, y la anchura entre 22 y 34 cm.

Morfotipo B: huellas conservadas en sección transversal o vertical, con forma de V. Profundidad de 6-14 cm y anchura entre 10 y 13 cm.

Morfotipo C: huellas bilobuladas, observables en sección vertical y en hiporrelieve convexo. Anchura entre 10 y 16 cm y profundidad máxima de 5 cm.

Morfotipo D: huellas circulares-subcirculares, conservadas en hiporrelieve convexo, aisladas y a modo de rastro. Diámetro entre 8 y 10 cm y profundidad máxima de 3 cm.

Morfotipo E: huella en hiporrelieve convexo, alargada, ligeramente más estrecha en su parte central; en uno de los extremos se observa una prolongación más pequeña y de contorno ovalado. La longitud total es de 13 cm y anchura máxima de 5 cm.

Discusión

Durante la realización de huellas, por parte de cualquier vertebrado, está implícita la deformación del sedimento circundante y suprayacente, lo que se hace muy evidente en secciones transversales de las mismas (Lea, 1996). Son numerosos los factores (intrínsecos y extrínsecos) que pueden influir en la morfología final de las huellas durante su formación y su posterior (o no) fosilización, por ejemplo el tamaño y el peso del productor, la composición litológica del sedimento, el tamaño de grano, la consistencia, el contenido en agua, la topografía de la superficie de producción, etc. En particular, en sedimentos eólicos, la consistencia tiene un rol principal para una óptima conservación de las huellas, favorecida si hay cierto grado de humedad (Milàn *et al.*, 2007).

Por otra parte, para una mayor afinidad entre las huellas y los productores, influye el conocimiento del registro óseo fósil del área. En este sentido, y tomando como base los parámetros medidos y la forma de las huellas estudiadas, así como su discusión con huellas similares descritas en la bibliografía y su correlación con la fauna fósil descrita para el Pleistoceno superior de Gibraltar (Currant, 2000), los morfotipos descritos se atribuyen posiblemente a:

Morfotipo A: Proboscidea (Elephantidae) o Ceratomorpha (Rhinocerotidae); Morfotipo B: Artiodactyla (Bovidae); Morfotipo C: Artiodactyla (Cervidae); Morfotipo D: Carnivora (Felidae); Morfotipo E: Primates (Hominidae?).

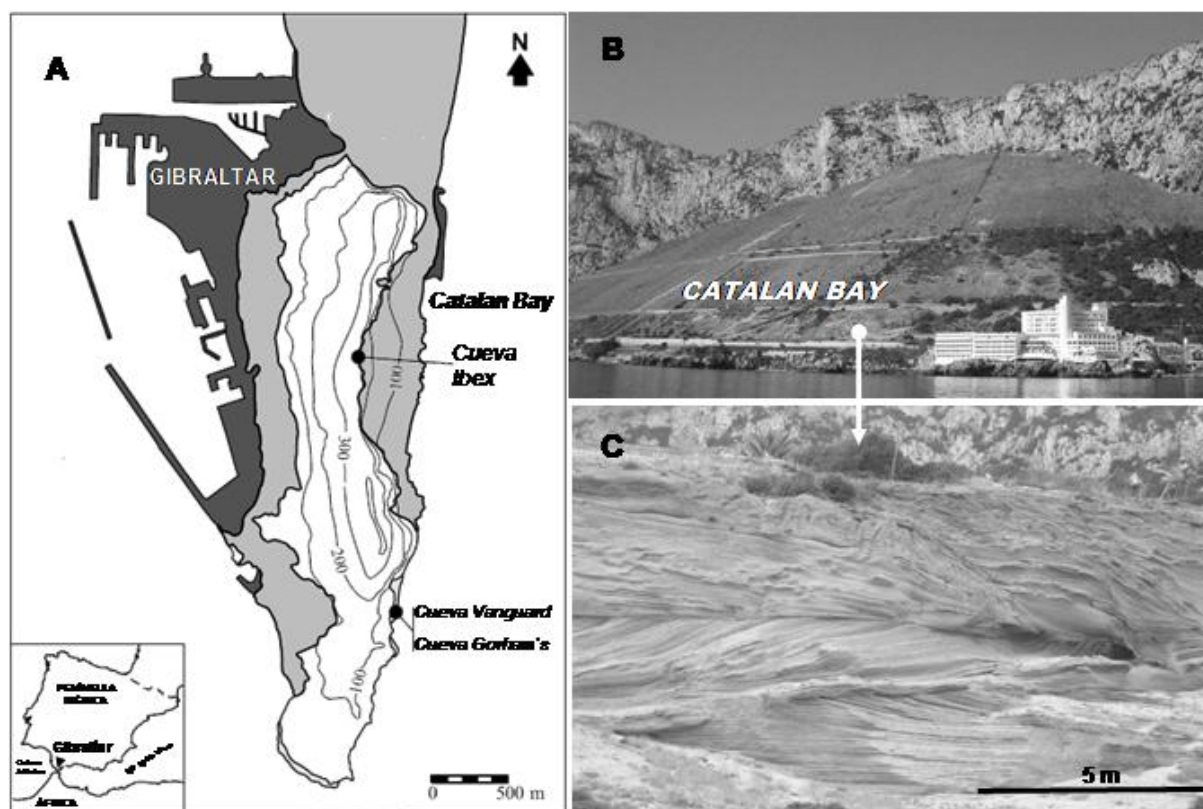


Figura 1: Localización geográfica del área estudiada. **A:** mapa de localización. La zona sombreada en gris son los afloramientos del Pleistoceno superior; la zona sombreada en negro es el terreno ganado al mar. **B:** vista general de la duna rampante en *Catalan Bay*. **C:** vista en detalle de la arquitectura interna de parte de las dunas.

Pistas de Invertebrados (insectos)

Morfotipo F: galerías horizontales, ramificadas, con trayectorias rectas a ligeramente curvadas y sinuosas. La anchura de las galerías es < 3 mm.

Discusión: estas galerías se relacionan con la actividad de insectos (Fornós *et al.*, 2002, Milàn *et al.*, 2007) y, posiblemente, algún tipo de coleóptero, a partir de observaciones realizadas para pistas similares en dunas recientes de la costa de Huelva (suroeste de España).

Rizolitos (estructuras biogénicas de Plantas)

Morfotipo G: conjunto masivo de rizolitos, sinuosos, cortos, inclinados a horizontales y con anchura variable entre 1 y 0,5 cm.

Morfotipo H: rizolitos arborescentes, en las paredes se observan rugosidades longitudinales formando entramados. La anchura varía entre 1 y 3 cm.

Morfotipo I: rizolito recto e inclinado respecto a la laminación, de gran tamaño (anchura máxima de 6 cm y longitud máxima observada de 50 cm) y paredes con rugosidades dispuestas longitudinalmente.

Discusión

La presencia de los diferentes morfotipos de rizolitos es puntual, según se observa en las paredes verticales expuestas de las dunas. Esta observación se puede interpretar como eventos ocasionales de colonización durante un periodo estable de la duna, las cuales no se ofrecían como ambiente idóneo para soportar una colonización continua de plantas, debido principalmente a su alta actividad y a la importante comunidad de vertebrados herbívoros residentes en la zona (Fornòs *et al.*, 2002). La asignación taxonómica de los rizolitos, al tipo de flora a partir de la cual se generaron, es difícil.

Conclusiones

El hallazgo y el primer registro icnológico de huellas y rastros de vertebrados terrestres, pistas de insectos y rizolitos en sedimentos eólicos de edad Pleistoceno superior en Gibraltar ha permitido extraer las primeras conclusiones de carácter paleobiológico y paleoecológico. Futuras campañas en éste y otros afloramientos, como los registros en cuevas, nos permitirán profundizar aún más en estos aspectos, debido, sobre todo, a la importancia que implican sus yacimientos con las evidencias de ocupación por homínidos neandertales (Finlayson *et al.*, 2006)

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el proyecto I+D CGL2006-01412BTE, el Gobierno de Gibraltar y el Ayuntamiento de Lepe. Es una contribución al IGCP-495.

Referencias

- Currant, A.P. 2000. A review of the Quaternary mammals of Gibraltar. En: *Neanderthals on the edge* (Eds. C.B. Stringer, R.N.E. Barton and J.C. Finlayson), Oxbow Books, Oxford, 201-205.
- Finlayson, C., Giles Pacheco, F., Rodríguez-Vidal, J., Fa, D. A., Gutierrez López, J. M., Santiago Pérez, A., Finlayson, G., Allué, E., Baena Preysler, J., Cáceres, I., Carrión, J. S., Fernández Jalvo, Y., Glead-Owen, C. P., Jimenez Espejo, F., López, P., López Sáez, J. A., Riquelme Cantal, J. A., Sánchez Marco, A., Giles Guzman, F., Brown, K., Fuentes, N., Valarino, C. A., Villalpando, A., Stringer, C. B., Martinez Ruiz, F. y Sakamoto, T. 2006. Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe. *Nature* **443**, 850-853.
- Fornòs, J.J., Bromley, R.G., Clemmensen, L.B. & Rodríguez-Perea, A. 2002. Tracks and trackways of *Myotragus balearicus* bate (Artiodactyla, Caprinae) in Pleistocene aeolianites from Mallorca (Balearic Islands, Western Mediterranean). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **180**, 277-313.
- Lea, P.D. 1996. Vertebrate tracks in Pleistocene eolian sand-sheet deposits of Alaska. *Quaternary Research* **45**, 226-240.
- Loope, D. 1986. Recognizing and utilizing vertebrate tracks in cross section: Cenozoic hoofprints from Nebraska. *Palaos* **1**, 141-151.
- Milàn, J., Bromley, R.G., Titschack, J. & Theodorou, G. 2007. A diverse vertebrate ichnofauna from a Quaternary eolian oolite from Rhodes, Greece. En: *Sediment-organism interactions: A multifaceted*

- ichnology* (Eds. Bromley, R.G., Buatois, L.A., Márango, M.G., Genise, J.F. & Melchor, R.N.). SEPM Special Publications 88, 331-342.
- Rodríguez-Vidal, J., Cáceres, L. M., Abad, M., Ruiz, F., Nathan, R., Schwenninger, J.L., Finlayson, C., Finlayson, G. & Fa, D. 2007. The Catalan Bay cliff-front dune, Gibraltar: a Late Pleistocene palaeoclimatic record in the Western Mediterranean. In: *Contribuciones al Estudio del Periodo Cuaternario* (Eds. J. Lario, y P.G. Silva). AEQUA, Ávila, 215-216.

Excepcional caso de interacción trófica entre tiburones hexanchiformes y una ballena Balaenoptera en el Plioceno Inferior de Huelva (SO de España)

Muñiz, F.¹, Toscano, A.², Bromley, R.G.³ y Esperante, R.⁴

- 1: Ayuntamiento de Lepe, Área de Educación y Cultura, Plza. de España s/n, 21440, Huelva, España. fmuniz@ayto-lepe.es
- 2: Depto. de Geodinámica y Paleontología. Univ. de Huelva. Campus del Carmen. E-21071 Huelva. España. toscano.grande@telefonica.net
- 3: Geological Museum, University of Copenhagen, Øster Voldgade 5-7, 1350 Copenhagen K, Denmark. E-mail: rgbromley@snm.ku.dk
- 4: Geoscience Research Institute. Loma Linda, California, 92350. USA. resperante@llu.edu

Las estructuras de bioerosión producidas por depredación o actividad carroñera encontradas en restos óseos fósiles son una notable fuente de información paleobiológica, especialmente como indicio de interacción trófica entre el depredador y su presa, así como indicador de la morfología de los dientes del productor (Behrensmeyer, 1997, Mikuláš *et al.*, 2006, Jacobsen & Bromley, *in press*). Esta interacción trófica puede ser inferida por indicios directos e indirectos (Ehret *et al.*, 2009): los primeros consisten en la presencia de los dientes del depredador incrustados en los huesos de la presa y los segundos consisten en marcas en los huesos y dientes del depredador en el sedimento asociado.

En este trabajo aportamos la excepcional evidencia, tanto directa como indirecta, de interacción trófica entre tiburones hexanchiformes y una ballena misticeta (Fam. Balaenopteridae) en el nivel de arenas glauconíticas de la Formación Arenas de Huelva (Plioceno Inferior), del sector suroccidental de la Cuenca del Guadalquivir (Huelva, SO España).

Material estudiado

El resto óseo objeto del estudio se corresponde con la hemimandíbula derecha incompleta (180 cm de longitud) de una ballena, perteneciente a la Familia Balaenopteridae. Los dientes de tiburón encontrados tanto en el sedimento asociado como los incrustados en los huesos de ballena pertenecen a los géneros *Notorynchus* (Fam. Hexanchidae), *Isurus* (Fam. Lamnidae), *Carcharinus* (Fam. Carcharhinidae) y *Squatina* (Fam. Squatinidae).

Iconología sistemática

Las estructuras de bioerosión estudiadas pertenecen a los icnogéneros:

Linichnus (Jacobsen & Bromley, *en prensa*): surcos simples y alargados, rectos a ligeramente curvos, de sección transversal en “U” o “V”. La longitud máxima observada es de 4 cm y la anchura no supera los 2 mm.

Nilichnus (Mikuláš *et al.*, 2006): depresiones circulares a ovoidales, asiladas o en grupo, y de aproximadamente 0,5 cm de diámetro.

Brutalichnus (Mikuláš *et al.*, 2006): fractura con desplazamiento de una parte del hueso cortical hacia la parte interna o externa. Alrededor de esta fractura se reconocen otras menores con proyección radial. Se han encontrado dos dientes del productor conservados en asociación directa con estas estructuras.

Discusión

Existen pocos estudios que describan indicios directos de actividad trófica entre tiburones y ballenas (ver Aguilera *et al.*, 2008, Ehret *et al.*, 2009; Jacobsen & Bromley, *in press*). Además, es difícil de determinar si estas estructuras han sido el resultado de depredación o de actividad carroñera (Ehret *et al.*, 2009). Únicamente algunas estructuras relacionadas con depredación podrían ser reconocidas por la presencia de cicatrices, tejidos óseos con síntomas de necrosis alrededor de las mordeduras o bien regeneración ósea en una región aparentemente bioerosionada (Corral *et al.*, 2004). Según Bertling *et al.* (2006), estos casos deben excluirse como estructuras de bioerosión. En nuestro caso, no se observan este tipo de características que indiquen que las estructuras en la hemimandíbula de la ballena estudiada fuesen causadas por depredación por parte de las especies de tiburones reconocidas. Podrían ser estructuras producidas durante una actividad carroñera por parte de estos tiburones, especialmente por los del género *Notorynchus*, que han dejado la evidencia directa en forma de incrustación de dos dientes en el hueso y cinco en el sedimento circundante. Por otra parte, la morfología y el tamaño de los dientes de *Notorynchus* hallados indican que la actividad carroñera no fue llevada a cabo por un único espécimen de tiburón, sino por un grupo y de manera coetánea, comportamiento que ha sido observado en los representantes actuales de *Notorynchus* (*N. cepedianus*, “tiburón de siete branquias” o “cañabota gata”).

Por último, los icnogéneros reconocidos reflejan diferentes tipos de comportamiento o mecánica de la mordida por parte de los productores. Los surcos asignados a *Linichnus* se producen una vez que los dientes impactan sobre la superficie del hueso y se desplazan a lo largo de la misma, posiblemente como producto de un movimiento lateral de la cabeza del tiburón (Corral *et al.*, 2004), *Nihilichnus* podría interpretarse como punzadas de los mordiscos de tanteo sin movimiento de la cabeza (Corral *et al.*, 2004) y *Brutalichnus* reflejaría un comportamiento similar al anterior pero con mayor fuerza de impacto y, posiblemente, en una zona del hueso con poco tejido blando o carroña.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por la Dirección general de Bienes Culturales de la Junta de Andalucía y el Ayuntamiento de Lepe. A Miguel Ángel Bernal.

Referencias

- Behrensmeyer, A.K. 1997. Concepts and case studies in terrestrial taphonomy. *Journal of Vertebrate Paleontology* **17**, 31A.
- Bertling, M., Braddy, S.J., Bromley R.G., Demathieu, G.R., Genise, J., Mikuláš, R., Nielsen, J.K., Nielsen, K.S.S., Rindsberg, A.K., Schlirf, M. & Uchman, A. 2006. Names for trace fossils: a uniform approach. *Lethaia*, **39**: 265-286.
- Corral, J. C., Pereda Suberbiola, X. & Bardet, N. 2004. Marcas de ataque atribuidas a un selacio en una vertebra de mosasaurio del Cretácico Superior de Álava (Region Vasco-Cantábrica). *Revista Española Paleontología*, **19**: 23-32.
- Ehret, D.J., Macfadden, B.J. & Salas-Gismondi, R. 2009. Caught in the act: trophic interactions between a 4-million-year-old white shark (*Carcharodon*) and mysticete whale from Perú. *Palaiois* **24**, 329–333.

Jacobsen, A.R. & Bromley, R.G. (en prensa). New ichnotaxa based on tooth impressions on dinosaur and whale bones.

Mikuláš, R., Kadleková, E., Fejfar, O. & Dvorak, Z. 2006. Three new ichnogenera of biting and gnawing traces on reptilian and mammalian bones: a case study from the Miocene of the Czech Republic. *Ichnos*, **13**: 113-127.

Asociaciones de foraminíferos bentónicos del Plioceno superior en la Cuenca de Almería-Níjar (SE de España)

Pérez-Asensio, J.N.¹ y Aguirre, J.¹

1: Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias, Avenida Fuentenueva s/n, Universidad de Granada, 18002 Granada, España. jnoel@ugr.es y jaguirre@ugr.es

Se han estudiado las asociaciones de foraminíferos bentónicos en dos secciones (sección de Rambla Quebrada en posición distal y sección de Rambla de la Sepultura en posición proximal) del Plioceno superior de la Cuenca de Almería-Níjar (SE de España). Los materiales estudiados están constituidos por sedimentos siliciclásticos, entre los que se intercalan bancos formados por el coral *Cladocora caespitosa*. El análisis de facies sugiere la existencia de una somerización hacia techo. Estos sedimentos se depositaron en una bahía somera protegida, en la cual progradaban abanicos deltaicos. Las asociaciones de foraminíferos bentónicos registran la tendencia somerizante hacia techo, inferida a partir del análisis de facies, especialmente en las partes distales de la cuenca (sección de Rambla Quebrada). Aquí, en la parte inferior de la sección se encuentran especies de ambientes relativamente profundos, como *Cibicides refulgens*, *Cibicidoides pseudoungerianus*, *Cibicidoides bradyi*, *Asterigerinata* spp., *Lobatula lobatula*, *Rosalina globularis*, *Textularia* sp., *Lenticulina calcar* y elphídidos carenados. La parte superior de la sección está dominada por especies de aguas muy someras, como *Ammonia* spp. y elphídidos sin carena. Las asociaciones de foraminíferos bentónicos de la parte inferior, además, sugieren la existencia de aguas marinas con salinidad normal, mientras que las asociaciones de la parte superior indican aguas salobres. El continuo avance de los abanicos deltaicos en un ambiente progresivamente más somero explica este cambio en los principales componentes de las asociaciones.

Además de la profundidad y la salinidad, existen otros factores paleoambientales que controlan la distribución de los foraminíferos bentónicos: 1) tipo de sustrato, 2) contenido en materia orgánica y 3) oxigenación. En relación con el tipo de sustrato, la especie epifítica *Elphidium* spp., *Cibicides refulgens*, *Lobatula lobatula*, *Rosalina globularis* y *Asterigerinata* spp. dominan en la parte inferior de las secciones. Praderas de *Posidonia oceanica* probablemente proporcionaron un sustrato vegetado en las áreas distales (sección de Rambla Quebrada), mientras que algas pequeñas, arborescentes y de ciclo vital corto dominaron en los ambientes proximales (sección de Rambla de la Sepultura). La abundancia relativa de especies epifíticas se reduce considerablemente hacia techo, como consecuencia de la progradación de los abanicos deltaicos que provocaron un incremento de la turbidez del agua y una mayor influencia de aguas dulces. En contraste con los foraminíferos bentónicos asociados a sustratos vegetados, aparecen foraminíferos bentónicos que habitan en sedimentos finos (*Reussella spinulosa* y *Nonion asterizans*) en la parte media-alta de las secciones.

Cancris auriculus, *Nonion asterizans* y *Cassidulina neocarinata* son también localmente abundantes en la parte alta de los materiales estudiados. Estas últimas especies normalmente abundan en presencia de alto contenido en materia orgánica. El avance de los abanicos deltaicos produjo un aumento del contenido en nutrientes.

Finalmente, también se encuentran asociaciones en las que abundan especies que toleran aguas pobres en oxígeno, como son *Bulimina aculeata* y *Fursenkoina acuta*. Acompañando a estas especies se encuentran de forma minoritaria otras especies que sobreviven en ambientes pobres en oxígeno, como *Bolivina dilatata*, *Bulimina costata*, *Bulimina marginata*, *Cassidulina laevigata*, *Pleurostomella* sp y *Rectuvigerina multicosata*. Estas asociaciones se encuentran en unos niveles de limos finamente laminados (laminación de tipo varva), que aparecen en la parte superior de ambas secciones. La composición taxonómica, el tipo de sedimentos y la laminación sugieren un ambiente de escasa circulación de aguas. Un progresivo confinamiento de la cuenca y un mayor aislamiento de la misma con el Mediterráneo producirían una estratificación de la columna de agua, favoreciendo el desarrollo de fondos empobrecidos en oxígeno. Dicha estratificación de la columna de agua pudo estar condicionada por las descargas de agua dulce desde los abanicos deltaicos, que originarían capas de agua con concentraciones de sal diferentes.

Caracterización del Maastrichtiense inferior-superior de Zumaia a partir del estudio de foraminíferos planctónicos

Pérez Rodríguez, I.¹, Arz, J.A.¹ y Arenillas, I.¹

Departamento de Ciencias de la Tierra (Área de Paleontología), Universidad de Zaragoza, C/Pedro Cerbuna 12, E-5009. Zaragoza. irenepr@unizar.es, josearz@unizar.es, ias@unizar.es.

La sección de Zumaia es una de las más completas de la Cuenca Vasca para el estudio del Cretácico Superior y del Paleógeno, registrando una potente y continua sucesión marina, rica en macro- y microfauna. Se trata de una buena candidata para la futura subdivisión del Piso Maastrichtiense en dos subpisos, ya que durante este intervalo se han identificado cambios en los isótopos estables del oxígeno y del carbono, así como diversos bioeventos dentro de las asociaciones de foraminíferos y de nanofósiles calcáreos (Paul & Lamolda, 2007). Los cambios referidos tienen lugar dentro de la Formación Zumaya-Algorri (Mathey, 1981) en la llamada unidad 7 de Wiedmann (1988), que está compuesta por 30 m de margas rojas intercaladas con turbiditas de hasta 10 cm de potencia. Dichas facies se han relacionado con las Capas Oceánicas Rojas del Cretácico (CORBs, de *Cretaceous oceanic red beds*), que suponen la entrada de aguas profundas, frías y oxigenadas (Gómez-Alday, 2004).

Este trabajo tiene como objetivo el estudio de las asociaciones de foraminíferos planctónicos desde un punto de vista bioestratigráfico, con el fin de identificar bioeventos cualitativos y cuantitativos de interés cronoestratigráfico. Para ello, se realizó un muestreo detallado de la Unidad 7 de Wiedmann, llegando a una resolución máxima de 25 cm en torno al dato de primer registro (DPR) de *Abatomphalus mayaroensis*, con el fin de delimitar con precisión la base de la biozona homónima. Las muestras se disgregaron en el laboratorio empleando ácido acético al 80% durante 4 a 7 horas; posteriormente se lavaron mediante una pila de tamices para separar la fracción mayor de 100 micras y se secaron al horno. Se obtuvieron muestras representativas y se analizaron cuantitativamente, identificando al menos

300 ejemplares en cada muestra. Finalmente, se revisó el residuo en busca de las especies menos frecuentes y se procedió al estudio de los bioeventos. El índice foraminíferos planctónicos/bentónicos se mantiene siempre en valores próximos al 95%, sugiriendo una profundidad del medio estable en el intervalo estratigráfico estudiado.

Desde el punto de vista cualitativo, destaca la amplia biodiversidad que caracteriza las asociaciones de foraminíferos planctónicos, con 60 especies identificadas. El DPR de *A. mayaroensis* se produce a 8,5 m de la base de la unidad 7 de Wiedmann, considerándose como el principal biohorizonte identificado dentro de los foraminíferos planctónicos. Sin embargo, otros horizontes como el DPR de *Racemiguembelina fructicosa* o los datos de último registro (DURs) de *Globotruncana ventricosa*, *Planoglobulina riograndensis* o *Globotruncana linneiana* también se han reconocido y pueden ser considerados en un futuro por el *Maastrichtian Working Group* como marcadores alternativos del límite Maastrichtiense inferior-superior.

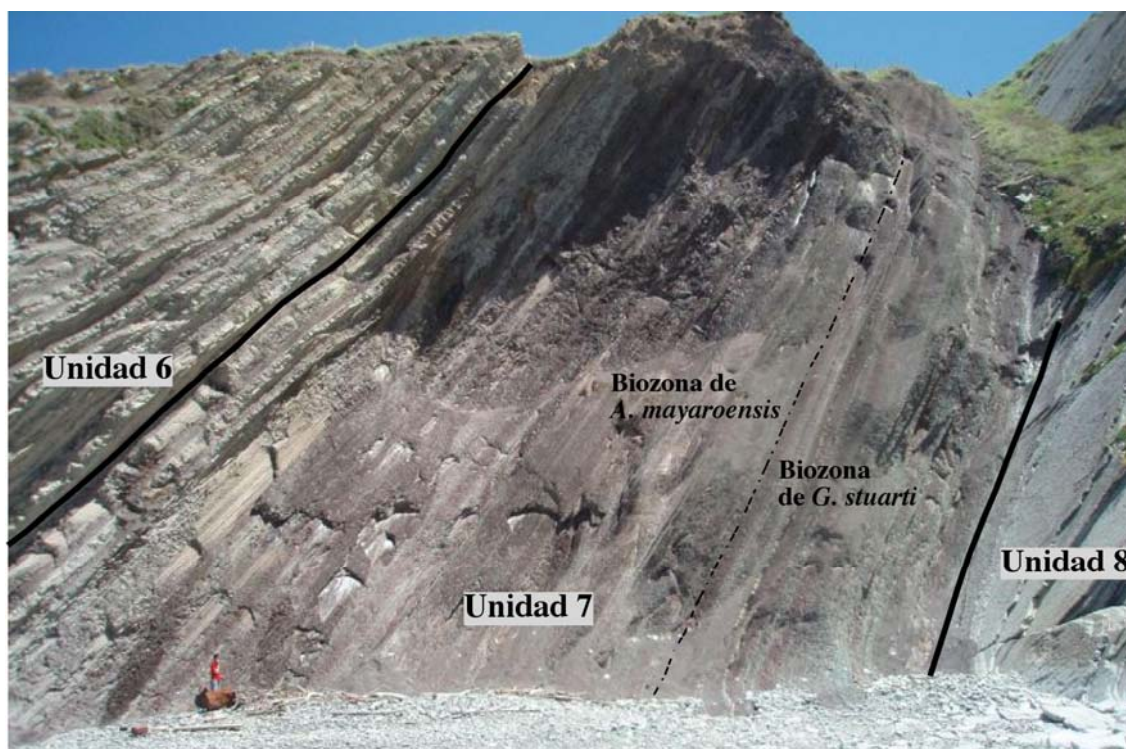


Figura 1. Unidades 6, 7 y 8 de Wiedmann en Zumaia con línea sólida, la línea discontinua marca la posición del primer registro del *Abatomphalus mayaroensis*. Esta DPR limita las biozonas propuestas por Lamolda (1998).

Respecto a los aspectos cuantitativos, el género más abundante es *Heterohelix* (con un porcentaje promedio del 41,7%), seguido de *Globotruncana* (18,7%), *Pseudotextularia* (10,2%) y *Globigerinelloides* (5,7 %). Por el contrario, otros géneros relativamente abundantes en el Maastrichtiense de las Cordilleras Béticas o Túnez presentan una baja frecuencia en Zumaia; es el caso de géneros como *Rugoglobigerina* o *Pseudoguembelina*. A nivel específico, las especies más abundantes son *Heterohelix globulosa* (con un porcentaje medio del 26,6%), *Globotruncana mariei* (8,4%), *Globotruncanella petaloidea* (7,8%), *Pseudotextularia nutalli* (7,5%), *Globotruncana arca* (5,8%) y *Heterohelix labellosa* (con el 5,7%). Por el momento no se han observado cambios cuantitativos significativos en el entorno

del DPR de *A. mayaroensis*. Como tendencias generales se observa un aumento hacia el techo de esta unidad en los heterohelícidos, un descenso en los globotruncánidos y, en general, una abundancia relativa baja de los grupos trocoespiralados no carenados, que tiende a aumentar ligeramente hacia la parte superior del intervalo estudiado.

Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado dentro del proyecto CGL2004-00738 del Ministerio de Ciencia y Tecnología, y dentro del Grupo Consolidado EO5 del Gobierno de Aragón. I. Pérez Rodríguez disfruta de una beca predoctoral FPI de referencia BES-2008-006773, concedida por el Ministerio de Educación y Ciencia. También agradecemos al Dr. Marcos Lamolda sus aportaciones y ayuda, especialmente en las cuestiones taxonómicas.

Referencias

- Gómez-Alday, J.J., López, G., Elorza, J. 2004. Evidence of climatic cooling at the Early-Late Maastrichtian boundary from inoceramid distribution and isotopes: Sopelana sections. Basque Country, Spain. *Cretaceous Research* **25**, 649-668.
- Lamolda M.A. Peryt D., 1998. The Maastrichtian of the Zumaya section. 24^o Coloquio Europeo de Micropaleontología. 87-92.
- Mathey, B. 1982. El Cretácico Superior de la Región Navarro-Cántabra. *El Cretácico de España. Universidad Complutense. Madrid*. 111-136.
- Nifuku, K., Kodama, K., Shigeta, Y., Naruse, H. 2009. Faunal turnover at the end of the Cretaceous in the North Pacific region: Implications from combined magnetostratigraphy and biostratigraphy of the Maastrichtian Senpohshi Formation in the eastern Hokkaido Island, northern Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **271**, 84-95.
- 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.
- Wiedmann, J. 1988. The Basque Coastal sections of the K/T boundary. A key to understanding "Mass Extinction in the fossil record". *Revista Española de Micropaleontología* n^o extraordinario, 127-140.

La asociación fósil de La Sima de los Huesos como resultado de procesos tafonómicos no antrópicos (Sierra de Atapuerca, Burgos, España)

Rabadà i Vives, D.¹

1: Museo de Geología del Seminario de Barcelona. C/València 479. 80813 Barcelona, drabada@hotmail.com

En el yacimiento de la Sima de los Huesos, Atapuerca, se han hallado gran cantidad de restos humanos pertenecientes a *Homo heidelbergensis*. Trabajos anteriores proponían que tal acumulación fue la consecuencia de actos funerarios, pero evidencias geológicas, tafonómicas y paleoecológicas indican una nueva interpretación. La competencia por un hábitat común entre *Homo* y otros depredadores, caídas accidentales dentro de la sima y la existencia de otro acceso por donde felinos y cánidos entrarían y saldrían, explicarían la acumulación de los restos humanos en La Sima de los Huesos. Bajo un triple enfoque, combinando indicios tafonómicos, paleoecológicos y geológicos, podemos llegar a una nueva hipótesis, que explica más cosas sin atribuir a los homínidos de entonces costumbres funerarias.

Indicios tafonómicos

Un primer indicio tafonómico lo encontramos en el número de partes esqueléticas halladas y el número de homínidos deducido. Los treinta y dos individuos identificados lo han sido a partir de 1300 partes esqueléticas. La cantidad total de partes esqueléticas de treinta y dos individuos debería ser mucho mayor si se hubieran conservado todos sus restos. Eso presupone dos cosas: la primera, que falta más de un sesenta por ciento de los restos originales, sobre todo vértebras y cráneos (Andrews & Fernández-Jalvo, 1997; Fernández-Jalvo & Andrews, 2001), y la segunda, que los fósiles presentan gran dispersión. Si el enterramiento hubiera sido intencionado, deberíamos encontrar una dispersión y desarticulación mucho menores. Por otro lado, el claro predominio de falanges y dientes frente a fémures y húmeros de los homínidos reafirma el sesgo de partes esqueléticas, siendo indicio de una acción selectiva por parte de depredadores (Andrews & Fernández-Jalvo, 1997; Fernández-Jalvo & Andrews, 2001). Téngase en cuenta que dientes y falanges no poseen gran cantidad de carne, por lo que no suelen ser ingeridos.

Un segundo indicio son las fracturas en diáfisis, junto con abrasiones en diversos restos craneales sin señales de cicatrización. Algunos autores han propuesto que dichas lesiones fueron debidas a pedradas causadas por los mismos homínidos (Arsuaga, 1999), pero parece más lógico que esas cicatrices fueran golpes producidos durante la caída en la sima. Weigelt describió traumatismos óseos en animales actuales caídos en simas (Weigelt, 1927).

El problema de la hipótesis de la caída es que las simas, al ser un lugar de difícil acceso para los depredadores, suelen generar asociaciones fósiles con ausencia generalizada de marcas de mordedura. Esto no coincide con nuestros datos, ya que existen abundantes marcas de mordedura sobre los homínidos de la SH. La gran abundancia de úrsidos hallada junto a los homínidos podría inducir a pensar que fueron los osos quienes las perpetraron (Rabadà, 2001), pero si éstos hubieran devorado a los homínidos de manera sistemática, hallaríamos las epífisis humanas altamente roídas bajo un patrón muy característico (Weigelt, 1927; Domínguez-Rodrigo, 1994). Dicho patrón no se halla sobre la asociación fósil humana de la SH, ni sobre el resto de carnívoros, pero sí sobre la de los propios úrsidos, signo inequívoco que una vez muertos durante la hibernación se devoraron entre ellos (Andrews & Fernández-Jalvo, 1997; Fernández-Jalvo & Andrews, 2001). Por otro lado, los osos europeos actuales, *Ursus arctos*, suelen comer sus presas y carroñas a campo abierto, sin trasladar éstas a las cavidades donde hibernan. Por dicha razón, no suelen acumular huesos en el interior de las cuevas (Weigelt, 1927; Domínguez-Rodrigo, 1994). Este hecho vuelve a descartar a los osos como artífices de la acumulación ósea humana de la SH.

En definitiva, los úrsidos no devoraron a los homínidos de la SH ni los introdujeron en su interior. Cabe entonces preguntarse quién lo hizo.

Indicios paleoecológicos

Osos y homínidos utilizaron las cuevas como refugio temporal durante milenios. Los osos lo hicieron como lugar de hibernación y los humanos como campamento. No obstante, los humanos, cuando ocupaban las cavernas solían llevar a su interior presas para su consumo, dejando abundantes despojos de las mismas conjuntamente con útiles líticos. Tampoco sería este el caso para La Sima de los Huesos, ya que no existen marcas de corte humano sobre el resto de los huesos ni acumulaciones de herramientas líticas (Andrews & Fernández-Jalvo, 1997; Fernández-Jalvo & Andrews, 2001), aunque sí se halló un solo bifaz (Carbonell *et al.*, 2003). Entonces, ¿cuál pudo ser el denominador común entre osos y homínidos en La Sima? Ambos

depredadores presentaban pautas muy especializadas en sus estrategias omnívoras y carnívoras, compitiendo por recursos alimenticios similares. Ambos, también, seguían y rastreaban las migraciones de presas similares. Parece obvio que humanos y úrsidos fueron competidores ecológicamente hablando, tanto por el refugio en las cavernas como por el alimento. Según Weigelt, esta partida la ganó el hombre al exterminar al oso cavernario cazándolo sistemáticamente (Weigelt, 1927).

Si todo lo anteriormente dicho fue así, deberíamos pensar que La Sima de los Huesos representó un espacio de competencia ecológica entre las dos especies. Los homínidos, al ser nómadas, revisarían periódicamente la cueva para usos diversos. En tal caso, el riesgo y frecuencia de caídas en el interior oscuro de la sima también pudo ser periódico. A su vez, los osos hibernaban en la cavidad de manera estacional. Inspeccionar la SH para tal efecto conllevaría un elevado riesgo de caída, ya que la boca del pozo se hallaba en plena oscuridad. Este pudo ser el mecanismo que fue acumulando cadáveres en la sima, tanto de úrsidos como de humanos. Por otro lado, los osos actuales consideran un buen manjar la carroña. Si el oso cavernario tenía igual predilección alimenticia que sus descendientes, pudo verse atraído a inspeccionar el interior de la SH, con el consecuente riesgo de caer dentro de la cavidad. A los homínidos pudo sucederles algo parecido durante sus estancias en la cueva. Ambos, osos y homínidos, compartían igual riesgo de accidente bajo la misma competencia por el hábitat (Rabadà, 2001). El único bifaz hallado en la SH pudo ser una herramienta que un homínido trajo consigo antes de caer.

En fin, cadáveres de úrsidos y homínidos se desplomaron dentro de la sima de manera espaciada en el tiempo pero continuada, creando a lo largo de milenios la actual acumulación y asociación ósea. Llegado a este punto, todavía queda por resolver quién devoró a los homínidos o si hubo otros mecanismos de aporte de los cadáveres.

La distribución según grupos de edad de los treinta y dos individuos humanos identificados puede arrojar nueva información. Hay que partir de la idea que los fósiles son cadáveres del pasado y que, como tales, deberían reflejar la tasa de mortalidad de la población original. En los actuales cazadores recolectores la tasa de mortalidad infantil es muy elevada (Blurton Jones *et al.*, 1992; Howell, 1979) como también ocurría en las poblaciones de neandertales (Trinkaus, 1995). Si el yacimiento de la SH fue generado por enterramientos intencionados, debería contener un elevado número de niños entre los fósiles. Según los datos publicados, el 52% de los homínidos de la SH corresponden a adolescentes y subadultos, siendo el 60% inferior a los 19 años y el 90% a los 27 (Bermúdez de Castro & Nicolás, 1997; Arsuaga, 1999). Este predominio de edades intermedias y, consecuentemente, la escasez de las extremas, niños y adultos, podría indicar no una pirámide de mortalidad, sino una tasa de accidentalidad (Rabadà, 2001), quizás una catástrofe ecológica (Bocquet-Appel & Arsuaga, 1999). Adolescentes y subadultos suelen alejarse más de los núcleos familiares que niños y bebés. Por esta razón también suelen sufrir más contingencias, como caídas dentro de una sima o ser víctimas de la depredación.

El 50 % de los restos humanos se hallan afectados por marcas de mordedura, sobre todo los fémures en un 96%. Los causantes de tales incisiones fueron cánidos y algún felino de gran tamaño, felino que tuvo acceso a los restos antes que los cánidos (Andrews & Fernández-Jalvo, 1997; Fernández-Jalvo & Andrews, 2001). Lo que no se explica es que los felinos de gran tamaño sean tan escasos en toda la asociación. Si ellos fueron los primeros en devorar a los homínidos, ¿cómo no se encuentran restos abundantes de éstos en el yacimiento si todos cayeron en la sima? El porcentaje de mordeduras de éstos es muy baja, por lo que

abandonaron los restos a expensas de los carroñeros, los cánidos, quienes infligieron la gran mayoría de mordeduras (Andrews & Fernández-Jalvo, 1997; Fernández-Jalvo & Andrews, 2001). Así pues, ¿por dónde entraron y salieron los felinos y los cánidos?

Indicios geológicos

La SH se halla al final de una oscura galería de 400 m de longitud, en donde se abre una sima de 13 m de profundidad (Arsuaga *et al.*, 1997). Simas y cavidades verticales de otras índoles han sido descritas como trampas de caída para muchos organismos (Andrews, 1990; Morris, 1974). Muy a menudo los mismos depredadores, atraídos por el olor de otras víctimas, han caído en el interior de cavidades donde se hallaban otros cadáveres (White *et al.*, 1984). La Sima pudo funcionar muy probablemente bajo un contexto similar, pero con un agravante, la oscuridad de la galería de acceso. Difícilmente un carroñero o depredador se percataría de que al final de la galería existía un pozo vertical donde caer. Así lo constatan la gran cantidad de osos encontrados. Los úrsidos, que suelen hibernar en cavidades, pudieron adentrarse en ésta y caer en la sima. Los homínidos, al igual que los osos, pudieron sufrir igual contingencia al ocupar la entrada de la cueva como refugio, pero las mordeduras de felinos indican que también fueron transportados allí como presas. Este conjunto de hechos plantea dos preguntas, ¿cómo se produjo entonces la concentración de huesos de la SH? Y ¿cómo entraban y salían los depredadores de ésta?

Ya hemos visto que la concentración de restos esqueléticos en cuevas es un hecho fácil de explicar geológicamente. Las lutitas que encontramos en la base de las cuevas provienen muy a menudo de la misma caliza. De hecho, corresponden a la parte de roca no soluble que el agua no ha podido disolver y transportar. Las cuevas se forman gracias a la disolución de la roca caliza por la acción del agua meteórica. La mayor parte de la caliza es soluble en agua, pero un pequeño porcentaje, las arcillas, no lo son. Por tanto, la generación de arcillas durante la formación de cuevas y simas es escasa. Si esta baja producción de arcillas va enterrando huesos, estos últimos formarán una importante concentración. La idea es simple, a muchos huesos y poca arcilla, mucha concentración. Así pues, puede resultar normal encontrar dentro de las cuevas niveles de arcillas con asociaciones óseas concentradas sin necesidad de pensar en una muerte sincrónica y conjunta de los organismos allí presentes. En el yacimiento de La Sima de los Huesos pudo suceder así (Rabadà, 2001) sin argumentar que todos los individuos murieran juntos y a la vez en su interior (Bocquet-Appel & Arsuaga, 1999).

El papel de los grandes felinos aporta mayor luz al asunto. La abundancia de extremidades y falanges de extremidades superiores con respecto a la escasez de vértebras, cráneos, falanges de extremidades posteriores y costillas encaja con el transporte de cadáveres que los felinos de gran tamaño realizan actualmente en cuevas (Andrews & Fernández-Jalvo, 1997; Fernández-Jalvo & Andrews, 2001). Pero, y en el caso de la SH, ¿por dónde accedían? La boca actual sólo llega a la entrada superior de la sima y arrojar una presa en la misma para lanzarse luego a devorarla no tendría sentido; entonces ¿cómo entraron y salieron de ella? Por otro lado, si los restos humanos presentan una elevada presión de carroñeros que acudían con posterioridad a los felinos, ¿por dónde accedían también éstos? Parece obvio que debió existir otra entrada inferior para dar respuesta a tales preguntas.

El agua en un karst no diluye la caliza entrando y saliendo por el mismo lugar. En la formación de un karst suele existir un conjunto de accesos superiores de entrada del agua y otros inferiores de salida. Con el tiempo las arcillas de descalcificación sepultan e impermeabilizan la salida, junto con otros procesos como desplome de techos y debris o *mud flows*. Si sumamos los

interrogantes de felinos y cánidos antes planteados más la dinámica normal de un karst, todo apunta a una salida inferior en la propia base de la sima.

Hubo dos accesos en la sima que hoy se hallan sepultados por desplomes (Arsuaga *et al.*, 1997). Tales accesos fueron descartados por dichos autores como lugar de entrada, ya que hoy en día se hallan sellados, pero hace 400.000 años pudo no ser así, de otro modo no podría explicarse todo lo anterior. Probablemente por sendas galerías, u otras por debajo de la formación fosilífera, accedieron los felinos con sus presas y los cánidos a carroñearlas. Añadamos a todo esto la ausencia de herbívoros en la SH y nos percatamos de que si estos felinos capturaban herbívoros, lo harían a campo abierto y en los planos limítrofes a la sierra de Atapuerca. Leones y leopardos no suelen trasladar a sus presas más de allá de unos centenares de metros (Schaller, 1972; Kitchner, 1991; Bailey, 1993). En la SH los planos quedaban muy alejados, un hecho que explicaría la ausencia de herbívoros en la asociación y no de homínidos, que sí frecuentaban las cuevas y sus alrededores.

Esta interpretación explica también la mayor abundancia de úrsidos en la parte superior de la formación fosilífera (Andrews & Fernández-Jalvo, 1997; Fernández-Jalvo & Andrews, 2001). Cuando la sima quedó cerrada en su base, el único mecanismo de aporte óseo era la caída accidental, proceso que según hemos visto era el principal para los úrsidos. De igual forma, la mayor abundancia de homínidos en la parte inferior de la formación fosilífera pudo producirse mientras la sima permanecía comunicada por debajo y los depredadores traían a su interior la cacería. En todas estas interpretaciones quedan descartadas las inhumaciones intencionadas y los actos simbólicos.

Por otro lado, las abrasiones observadas sobre las fracturas transversales en más de un 24% de los huesos indican una intensa reelaboración de la asociación fósil después de su enterramiento inicial (Andrews & Fernández-Jalvo, 1997). Estos mismos autores interpretan que, probablemente, los restos de la SH fueron producto de mezcla de asociaciones fósiles distintas (Fernández-Jalvo & Andrews, 2001) y, por tanto, de procesos tafonómicos diferentes. Si la SH tuvo una galería de salida, es fácil interpretar la reelaboración por causas hídricas. El paso del agua en el karst durante estaciones o eventos de precipitación intensa conllevaría la dispersión, mezcla y abrasión observadas sobre los restos óseos. Debris y *mud flows* debieron sucederse a menudo en el interior de la cavidad, sobre todo si ésta funcionó como un sifón cárstico.

Referencias

- Andrews, P. 1990. *Owls, caves and fossils: predation and accumulation of small mammals bones in caves with analyses of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK*. British Museum (Natural History), London, 231 pp.
- Andrews, P. & Fernández-Jalvo, Y. 1997. Surface modifications of the Sima de los Huesos fossil humans. *Journal of Human Evolution* **33**, 191-217.
- Arsuaga, J.L. 1999. *El Collar del Neandertal*. Col. "Tanto por saber". Ediciones Temas de Hoy, Madrid, 311 pp.
- Arsuaga, J.L. & Martínez, I. 1999. *La Especie Elegida*. Col. "Tanto por saber". Ediciones Temas de Hoy, Madrid, 342 pp. (catorceava ed.).
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Carretero, J.M. & Carbonell, E. 1993. Three new humans skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature* **362**, 534-537.
- Carbonell, E., Mosquera, M., Ollé, A., Rodríguez, X.P., Sala, R., Vergés, J.M., Arsuaga, J.L. & Bermúdez de Castro, J.M. 2003. Les premiers comportements funéraires auraient-ils pris place à Atapuerca, il y a 350 000 ans? *L'Anthropologie* **107**, 1-14

- Domínguez-Rodrigo, M. 1994. La formación de las acumulaciones óseas de macrofauna: revisión de los criterios de discernimiento de los agentes biológicos no antrópicos desde un enfoque ecológico. *ZEPHYRVS*, Ediciones Universidad de Salamanca, **XLVI**, 103-122.
- Fernández-Jalvo, Y. & Andrews, P. 2001. Atapuerca, le conte de deux sites. *L'Anthropologie* **105**, 223-236.
- Kurtén, B. 1958. Life and death of the Pleistocene cave bear. A study in palaeocology. *Act. Zool. Fenn.* **95**, 1-59.
- Kurtén, B. 1976. *The Cave Bear Story. Life and Death of a Vanished Animal*. Columbia University Press, New York.
- Maguirre, J. 1976. *A taphonomic and ecological study of living and fossil Hystricidae with particular reference to southern Africa*. Ph.D. dissertation, Department of Geology, University of the Witwatersrand.
- Parés, J.M., Pérez-González, A., Weil, A.B. & Arsuaga, J.L. 2000. On the age of the hominid fossils at Sima de los Huesos, Sierra de Atapuerca, Spain: paleomagnetic evidence. *American Journal of Physical Anthropology* **111**, 451-462.
- Pérez-Pérez, A., Bermúdez de Castro, J.M. & Arsuaga, J.L. 1999. Non-occlusal dental microwear analysis of 300.000 years-old *Homo heidelbergensis* teeth from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). *American Journal of Physical Anthropology* **108**, 433-457.
- Rabadà, D. 2001. Los homínidos de la Sima de los Huesos, ¿inhumaciones o accidentes? (Sierra de Atapuerca, Burgos, España). *Batalleria*, Museo Geológico del Seminario Conciliar de Barcelona, **10**, 49-54.
- Rabadà, D. 2005. Los homínidos de Atapuerca: entre la sinonimia y la paradoja (Sierra de Atapuerca, Burgos, España). *Batalleria*, Museo Geológico del Seminario Conciliar de Barcelona, **12**, 143-148.
- Smith, D.I. 1975. The erosion of limestones on Mendip. En: D.I. Smith & D.P. Drew (eds.) *Limestones and Caves of the Mendip Hills*, pp. 135-170. British Cave Research Association, David & Charles.

Brachiopod shell-mass accumulations from the bottomset of an Upper Tortonian Gilbert-type delta (Guadix Basin, South Spain)

Reolid, M.¹, García-García, F.¹ y Tomašových, A.²

1: Departamento de Geología, Universidad de Jaén, Campus Las Lagunillas sn, 23071 Jaén, Spain. mreolid@ujaen.es, fegarcia@ujaen.es

2: Department of Geophysical Sciences, University of Chicago, 5734 S, Ellis Ave. Chicago, 60637 USA. geoltoma@savba.sk

Introduction

The restricted distribution of brachiopods during the Cainozoic and in modern habitats is generally ascribed to intensification of predation and grazing pressure, competitive exclusion by bivalves and other benthic invertebrates, and/or secular loss of their preferred habitats. Present-day brachiopods frequently occur in low-productivity habitats with low competition and predation pressure. With the exception of large-sized brachiopods that occupy cryptic rocky subtidal environments, large-sized brachiopods are rare in modern exposed shallow subtidal environments. The taphonomic and paleoecologic study of the Middle Miocene assemblages from the Guadix Basin can substantially improve our knowledge of taphonomy and paleoecology of these organisms because (1) they are preserved in thick shell-beds and (2) formed a dominant component of benthic communities in exposed, shallow subtidal, siliciclastic habitats

The outcrop is located on the northern margin of the Guadix Basin, which is a Neogene-Quaternary intramountain basin of the Betic Cordillera. Shell-beds correspond to the last marine unit of the basin deposited during the late Tortonian (*Discoaster quinqueramus* biozone). The deposits represent a shallow, coarse-grained Gilbert-type delta which consist of five progradational phases. Brachiopod shells form 200 m-long concentrations at the bottomset of the first sigmoidal lithosome. They are aligned from NW to SE, and are oriented transversely respect to the direction of delta progradation towards the northeast. Brachiopod-rich shell-beds, varying in thickness from decimetres to 2 m are widely developed in gravel and sand deposits. Brachiopods and other skeletal invertebrates are almost entirely restricted to this interval.

In the brachiopod-rich beds, a detailed analysis was conducted to characterise the sediment matrix, orientation patterns, taphonomic features, and bedding features. At the macroscopic scale, absolute abundances of bioclasts, pebbles, and matrix were defined by point-counting using a two-dimensional grid with a 1 cm mesh-size. Taphonomic analysis focused on size, disarticulation, orientation of bioclasts within the bed, fragmentation, encrustation, and bioerosion.

Results

Shell-beds correspond to a 3.5 m-thick, coarsening-upward unit composed of gravel intervals and cross-stratified sandy intervals, in accordance with the prograding stacking pattern of the delta system. Shell-bed interval overlay southward dipping planar cross-stratified sandstones interpreted as longshore currents-dominated megaripples and sandwaves controlled by storm waves. Shell-beds are overlaid by matrix-supported and inversely-graded, gravel lens-shaped bodies of 1–3 m-thick and of 50–150 m-long, interpreted as cohesionless debris flows at the bottomset.

Two main shell-beds have been distinguished, separated with a bed with lower shell abundance. The thickness of the lower and upper shell-beds decreases to the south, i.e., to the distal parts of the basin, while the middle shell-poor bed is thickening in the same direction.

The lower shell-rich bed A is 1.5 m-thick at maximum and consists of very coarse- to coarse-grained sands with abundant pebbles and bioclasts. The matrix constitutes 57% and the bioclasts account for 35% of the rock volume, mainly formed by valves and shells of brachiopods. The pebbles (8%) are of sedimentary and volcanic origin.

The middle shell-poor bed B is 20 cm-thick in inner part and 4 m-thick in outer part of the basin. This bed is characterised by well-developed cross-bedding. It consists of very coarse to coarse-grained sandy matrix (56% of the rock) among 1 cm-sized pebbles (29%) and bioclasts (15%). The proportions of pebbles and bioclasts diminish towards the basin where the brachiopods occur in isolated and thin horizons.

The upper shell-rich bed C is 2 m-thick at maximum and consists of coarse-grained sandy matrix (54% of the rock) with high proportions of bioclasts (39%) and low content in 10–15 cm-sized pebbles (7%). The concentration of bioclasts shells is homogeneous in proximal parts and diminishes to the basin where they occur in lens-shaped accumulations.

The fossil assemblages are dominated by *Terebratula terebratula* (65–76%). Bivalves (16–28%) of the families Pectinidae, Cardiidae and Ostreidae and encrusting and ramose bryozoans (1–8%) are less common. Regular and irregular echinoids and ahermatypic corals are registered only in the shell-bed A. In general the diversity is decreasing upwards.

The mean size of bioclasts is 3.2 cm. The size of *Terebratula* ranges between 1.2 and 6 cm, but the juveniles (specimens <20 mm) are almost absent (5.2%). The fragmentation index is variable

(24–53%), with the highest values in the shell-bed B and at the top of the shell-bed C. Delicate ramose bryozoans and ahermatypic corals occur in the shell-bed A. The fragmentation in brachiopods mainly affects the commissure and the foramen. The fragmentation is higher in brachial valve (43%) than in pedical valve (32%). Disarticulation is extensive and affects 100% of bivalves and 98% of brachiopods. The pedical valves predominate (76%). The disarticulated valves are mainly oriented convex-upwards in the shell-beds A and B (54%), but they are mostly oriented concave-upwards in the shell-bed C (67%).

The encrustation index is variable with the highest values in the shell-bed A (17%) and the lowest values in the shell-bed B and at the top of the shell-bed C (9%). The diversity of encrusters and borers is higher in the shell-bed A where encrusting bryozoans, serpulids, sessile foraminifera, and *Entobia* were found. The bryozoans dominate (54%) in the epizoon assemblage. The encrustation index is higher in brachial valves (25%) than in pedical valves (16%). The encrusters are located both on external and internal side of the valves.

Interpretation

The fossil assemblage is characterised by the dominance of epifaunal suspension-feeders and by the absence or rarity of infaunal forms (e.g., irregular echinoids forming 4% in the shell-bed A). The diversity is decreasing upwards and might indicate (1) conditions of increased stress or disturbance, (2) environmental changes that affected the composition of regional species pool, or (3) changes that favoured species adapted to low resource availability or firm and temporally-stable substrate, excluding infaunal species or species with high metabolic rates. The almost monospecific shell-bed C with *Terebratula terebratula* most likely represent the diversity minimum.

Taphonomic features and sedimentary structures of shell-beds indicate an increase in hydrodynamics. Megaripples and sandwaves migrating parallel to the coast reveal high-energy longshore currents with the dominance of N-S direction. Lower water energy is evidenced by lower values of shell fragmentation and of convex-up orientations in the shell-bed C. The predominance of pedical valves can be related to higher vulnerability of brachial valves to mechanic breakage and/or higher susceptibility to out-of-habitat winnowing, probably because the pedical valve is thicker and larger than the brachial valve.

The presence of encrusters on internal sides of valves indicates that the dead individuals were not immediately buried, and high proportions of disarticulated specimens also indicate some exposure on sediment-water interface. However, the lowest fragmentation index of the shell-beds A and C indicate that the exposure did not last for a long time after death of the brachiopod. The decreasing values of encrustation in the shell-bed B and at the top of the shell-bed C may indicate a more rapid burial, a less stable substrate, and/or higher turbidity related to higher sedimentation rate and water energy.

Bottomset deposits and shell-beds were overlain by delta progradation of shallower foreset facies. Reductions and expansions of the onshore-offshore habitats of brachiopods at short-time scale were caused by variations in sediment (water turbidity) and nutrient supply. Brachiopods linked to bottomset deposits suggests that they had retreated to offshore habitats (bottomset areas coeval to prograding foreset) when delta was prograding and their original environment became shallower. Foreset subenvironments represent higher siliciclastic supply than bottomset subenvironments. *T. terebratula* had a low tolerance to turbidity and wave action. Therefore, the

delta progradation exceeded the brachiopod threshold of tolerance to high sedimentation rate, unstable substrate, and high turbidity, and they disappeared after the shell-bed C.

A depth of 20-30 m for the brachiopod-rich beds is deduced from the deltaic clinoform geometry (vertical distance between coeval topset and bottomset facies). Delta deposition was contemporaneous with coral reefs, which are exposed 10 km far from the studied outcrop. It suggests that brachiopods lived in subtropical warm-water habitats.

Modelo de distribución de los macroforaminíferos en la “Arenisca de Areny” (Trem, NE de España): implicaciones paleoambientales

Robles, R.¹, Vicedo, V.¹, Rivas, G.² y Caus, E.¹

1: Dpt. Geologia (Paleontologia), Fac. Ciències, Universitat Autònoma de Barcelona, Campus Bellaterra, 08193, Cerdanyola del Vallès, España. raquel.robles@campus.uab.cat, vicent.vicedo@campus.uab.es, esmeralda.caus@uab.es

2: Centre de Suport Territorial Trem, Institut Geològic de Catalunya (IGC), Mossèn Cassimir i Torrent, 2. E-25620 Trem, España. grivas@igc.cat

La “Arenisca de Areny” es una unidad litoestratigráfica (Fm. Arenisca de Areny, Mey *et al.*, 1968; Gr. Areny, Simó, 1985), de edad Campaniense superior-Maastrichtiense inferior, que se extiende a lo largo del margen sur de la Cuenca Pirenaica en su zona central. Representa los últimos sedimentos marinos del Cretácico superior en contacto con los sedimentos continentales (principalmente capas rojas) de la Formación Trem (Mey *et al.*, 1968), también nombrada “Facies Garumnienses” (Leymerie, 1862).

El presente trabajo se ha situado al norte de la ciudad de Trem (Lleida), en la Unidad Surpirenaica Central (Seguret, 1972), donde la unidad “Arenisca de Areny” s.l. consta de dos niveles sucesivos (Nagtegaal, 1972), que de más antiguo a moderno son: “Arenisca de Areny Inferior” y “Arenisca de Areny s.st.”. La unidad inferior está formada principalmente por calizas margosas y margas de color azulado, con intercalaciones de capas centimétricas tabulares y en ocasiones lenticulares que varían de limo a arena fina, que caracterizan secuencias de grano y estrato crecientes. El estudio aquí presentado se ha centrado en esta unidad, que presenta gran cantidad de fósiles y ha sido, con anterioridad, objeto de numerosos estudios paleontológicos. La unidad superior está constituida por areniscas quartzíticas depositadas en un ambiente fluviodeltaico, donde el contenido paleontológico es escaso.

La caracterización e interpretación de los distintos paleomedios se ha basado en el análisis detallado de la repartición de las microfacies y asociaciones de macroforaminíferos, tanto vertical (temporal) como horizontalmente (ambiente), y en las litofacies. En conjunto se han reconocido 5 familias de microfacies, en cuya generación influyeron distintos gradientes ecológicos propios de medio, tales como la profundidad, la temperatura de agua, la oxigenación y la energía del agua, la salinidad y la disponibilidad de nutrientes en la columna de agua, en particular el nitrógeno, pero también otros factores externos como el aporte de terrígenos a la cuenca. Estas familias de microfacies caracterizan ambientes que varían desde acumulaciones relacionadas con depósitos turbidíticos a depósitos deltaicos o de “near-shore”.

La presencia de abundantes macroforaminíferos lamelar perforados con un esqueleto suplementario envolvente y espinas canaliculadas, como el género *Siderolites*, indica la existencia de áreas de alta energía y substrato firme, mientras que otros géneros, también lamelar perforados

pero con morfología orbitoidiforme plana indican escasa energía y un sustrato blando; su acumulación en algunas muestras es debido a corrientes marinas que se desarrollarían a lo largo de las zonas de prodelta o frente deltaico. El alto contenido en rotálidos en las muestras ricas en material terrígeno constituye una adaptación del grupo a este tipo de medio, tal como se ha observado en los sedimentos recientes o terciarios similares, donde los rotálidos constituyen uno de los componentes mayoritario. Los foraminíferos porcelanados, aunque poco abundantes, caracterizan áreas restringidas, de baja energía y escasa batimetría.

Referencias

- Leymerie, A. 1862. Aperçu géognostique des Petites Pyrénées et particulièrement de la montagne d'Ausseing. *Suppl. au Bull. S.G.F.*, 2-20.
- Mey, P. H. W., Nagteggel, P. J. C., Roberti, K. J. y Hartevelt, J. J. A. 1968. Litostratigraphic subdivision of post-Hercynian deposits in the South-Central Pyrenees. Spain. *Leidse Geologische Mededelingen* **41**, 221-228.
- Nagtegaal, P. J. C. 1972. Depositional history and clay minerals of the Upper Cretaceous basin in the south-central Pyrenees, Spain. *Leidse Geologische Mededelingen*. Deel **47**, Aflevering **2**, 251-275.
- Seguret, M. 1972. Étude tectonique des nappes et séries décollées de la partie centrale du versant sud des Pyrénées. Caractère synsédimentaire, rôle de la compression et de la gravité. Tesis doctoral, Universidad de Montpellier, *Publ. Ustela, sér Géol. Struct.* **2**, 155.
- Simó, A. 1985. Secuencias deposicionales del Cretácico superior de la Unidad del Montsec, Pirineo Central. Tesis doctoral, *Universitat de Barcelona*, 325.

Nuevas estructuras de bioerosion relacionadas con esponjas (icnogenero *Entobia* Bronn, 1837) en el Mioceno superior (S España)

Santos, A.¹ y Mayoral, E.¹

1: Departamento de Geodinámica y Paleontología, Facultad de Ciencias Experimentales, Universidad de Huelva, Campus del Carmen, Avda. de Las Fuerzas Armadas s/n, 21071 Huelva, Spain; asantos@dgyp.uhu.es; mayoral@uhu.es

Introducción

Las esponjas están entre los organismos perforantes más activos en los océanos, reduciendo grandes volúmenes de caliza y carbonatos en el proceso bioerosivo (Neumann, 1966). El mecanismo de perforación del sustrato es una combinación de métodos químicos y mecánicos por el cual introducen sus pseudópodos en el sustrato al objeto de arrancar pequeñas partículas de sedimento (Rützler & Rieger, 1973).

Las perforaciones resultantes están compuestas por una, o varias cámaras, unidas por pequeños conductos y canales y conectadas a la superficie por numerosas aberturas formando una red compleja. Desde el punto de vista icnológico se clasifican como *Entobia* Bronn, 1837.

La perforaciones atribuidas a la bioerosión de esponjas endolíticas son abundantes a partir del Jurásico superior (Fürsich *et al.*, 1994), aunque ocurrencias puntuales de *Entobia* isp. hayan sido reconocidas en el Pérmico superior y Jurásico inferior (Weidlich, 1996; Fraser *et al.*, 2004).

Situación geográfica y geológica

El área de estudio comprende un afloramiento situado en el paraje denominado La Resinera, ubicado a unos 54 km al SO de la ciudad de Granada, en el término municipal de Fornes (al Norte de la Sierra de Tejeda y en el sector central de la Cordillera Bética) (Fig. 1).

Desde el punto de vista geológico, este afloramiento se ubica en el sector septentrional de la Unidad Venta de Palma (Alonso-Chaves y Orozco, 1998; 2007), perteneciente al Complejo Alpujárride, cuya edad, en los términos aflorantes, sería Permo-Trías a Trías medio-superior.

El sustrato rocoso está formado por los términos altos de esta Unidad, constituida básicamente por mármoles parcialmente dolomitizados, de edad Trías medio-superior. Sobre estos materiales se disponen de forma angular y erosiva, los primeros sedimentos correspondientes al relleno de la Cuenca de Granada. Éstos están constituidos por un nivel conglomerático basal de hasta 5 m de espesor, formado por grandes bloques de escala métrica y cantos decimétricos, de mármoles procedentes del sustrato inferior y que presentan un importante registro de estructuras bioerosivas (Santos *et al.*, 2008) y que son objeto del presente estudio.

Hacia techo, este nivel da paso a un conjunto de 30-35 m de calcarenitas bioclásticas, de edad Tortoniense (Mayoral *et al.*, 1998). La serie neógena finaliza con unos 140 m de conglomerados que hacia la mitad superior del tramo presenta intercalaciones lenticulares de arenas de entre 5 y 15 m de espesor junto con niveles arcillosos cuya potencia varía entre 5 y 8 m. La edad de este conjunto detrítico está considerada como Messiniense a Plio-Cuaternario.

Material estudiado

Las estructuras estudiadas se localizan en la superficie externa de los cantos y bloques de mármol pertenecientes a la base de las calcarenitas bioclásticas. Se han analizado y medido un total de 24 ejemplares. El material se encuentra depositado en el Departamento de Geodinámica y Paleontología de la Universidad de Huelva.

Descripción

Las estructuras identificadas consisten en un conjunto de cámaras aisladas o en pequeños grupos no interconectados, que se observan a simple vista y que tienen un diámetro variable entre 3,3 y 57,6 mm. Estas cámaras presentan geometrías variables que van desde formas perfectamente circulares hasta sub-ovaladas y/o sub-poligonales.

Generalmente, la superficie de la cámara está ornamentada por pequeñas depresiones irregulares en forma de embudo que contienen diminutos orificios que representan la salida de los canales radiales. Al mismo tiempo, cuando la conservación es buena, también aparece la típica microescultura en forma de cúspides, característica de las esponjas perforantes (Fig. 1 B).

A partir de la mitad superior de la cámara salen canales radiales, rectilíneos, con una longitud media mínima de 3,6 mm y media máxima de 10 mm. Sin embargo, algunos canales pueden llegar a 30,9 mm de longitud máxima. Los canales radiales varían entre una anchura media mínima de 0,6 mm y una anchura media máxima de 1,3 mm. El número de canales rectilíneos que parten de las cámaras es variable entre 2 y 18, con una media de 6.

Cuando el grado de erosión es pequeño, se observa alrededor de la cámara una serie de aberturas de sección subcircular a elipsoidal, cuyo número varían entre un mínimo de 2 y un máximo de 18, con una media de 6. La distancia de estas aberturas respecto al borde de la cámara varía entre una media mínima de 2,05 mm y una media máxima de 4,7 mm. Estos

puntos representan claramente la zona de salida de otra serie de canales radiales, pero de trayectoria curva, que son característicos y singulares de esta nueva estructura (Fig. 1 A).

Discusión

Las marcas descritas se interpretan como estructuras bioerosivas resultantes de la perforación de esponjas, próximos al género actual *Aka*.

Las estructuras bioerosivas aquí descritas pueden presentar alguna semejanza con los icnotaxones *Entobia solaris* Mikuláš, 1993, *E. devonica* Tapanila, 2006 y *E. cracoviensis* Bromley & Uchman, 2009, una vez que todos representan conjuntos de cámaras de las cuales salen canales radiales, mas o menos largos. Sin embargo, presenta algunas diferencias sustanciales entre ellas.

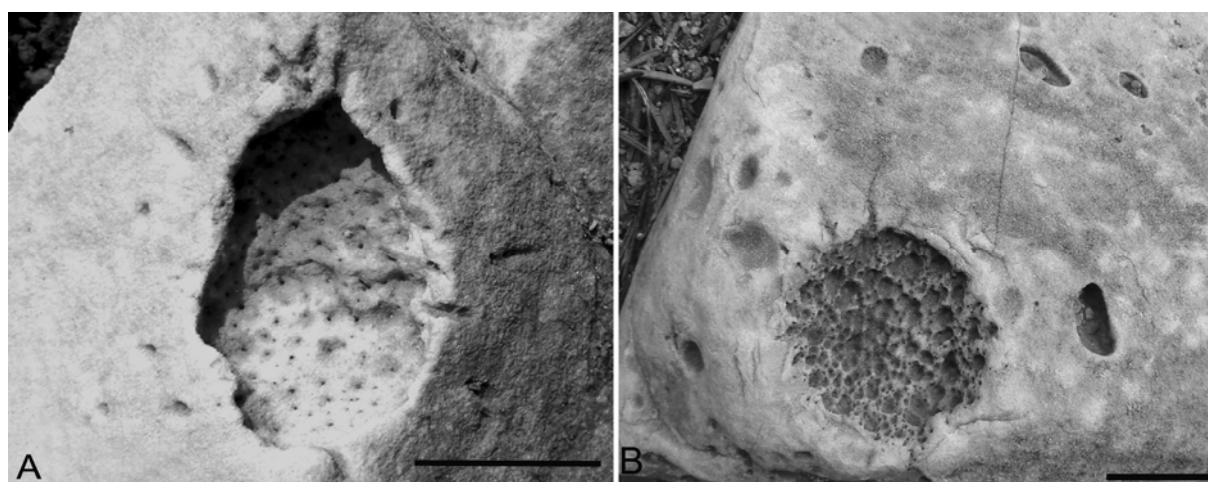


Figura 1. A: *Entobia* isp. con un grado de erosión bajo donde se aprecian las aberturas elipsoidales, radiales y periféricas. En el interior se observa la típica microescultura. B: *Entobia* isp. con un elevado grado de erosión donde sólo se observa la ornamentación formada por pequeñas depresiones irregulares. Escala de la barra en ambos casos: 2 cm.

La icnospécie *Entobia solaris* se diferencia básicamente de *Entobia* isp. porque las cámaras presentan interconexiones entre ellas por medio de los canales radiales. La icnoespecie *Entobia devonica* se diferencia. porque los canales radiales son ramificados. Y por último, *E. cracoviensis* se diferencia por no presentar las aberturas periféricas, correspondientes a la salida de los surcos de trayectoria curva.

Agradecimientos

Este trabajado ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología de España (Contrato Juan de la Cierva a A. Santos. Ref^a: JCI-2008-2431), así como por la ayuda al Grupo de Investigación RNM 316 “Tectónica y Paleontología” de la Junta de Andalucía.

Referencias

- Alonso-Chaves, F.M. & Orozco, M. 1998. El sistema de Fallas Extensionales de la Axarquía (Sierras de Tejeda y la Almirajara, Cordilleras Béticas). *Geogaceta* **24**, 15-18.
- Alonso-Chaves, F.M. & Orozco, M. 2007. Evolución tectónica de las Sierras de Tejeda y Almirajara: Colapso extensional y exhumación de áreas metamórficas en el dominio de Alborán (Cordilleras Béticas). *Revista de la Sociedad Geológica de España* **20**(3-4), 211-228.

- Fraser, N.M., Bottjer, D.J. & Fischer, A.G. 2004. Dissecting "Lithiotis" bivalves: Implications for the Early Jurassic reef eclipse. *Palaos* **19**, 51-67.
- Fürsich, F.T., Palmer, T.J. & Goodyear, K.L. 1994. Growth and disintegration of bivalve-dominated patch reefs in the Upper Jurassic of southern England. *Palaeontology* **37**, 131-171.
- Mayoral, E., Alonso-Chaves, F., Muñiz, F., de Gibert, J. M., Doménech, R. & Martinell, J. 1998. New evidences of fossil rocky shores in the upper Miocene of the Iberian Peninsula (Sierra de Tejada, Betic Range, SE Spain). 2nd International Bioerosion Workshop, Fort Pierce, Florida, 44-46.
- Neumann, A.C. 1966. Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the bioerosion rate of the sponge, *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography* **11**, 92-108.
- Rützler, K. & Rieger, G. 1973. Sponge burrowing: Fine structure of *Cliona lampa* penetrating calcareous substrate. *Marine Biology* **21**, 144-162.
- Santos, A., Mayoral, E., Silva, C.M. da, Cachão, M., Doménech, R. & Martinell, J. 2008. Trace fossil assemblages on Miocene rocky shores of southern Iberia. In: Current Developments in Bioerosion, Wisshak M, Tapanila L (Eds.), Springer Heidelberg, 431-450.
- Weidlich, O. 1996. Bioerosion in Late Permian *Rugosa* from reefal blocks (Hawasina complex, Oman Mountains): Implications for reef degradation. *Facies* **35**, 133-142.

Evidencias de bioenclaustración en sustratos coralinos del Mioceno medio de Porto Santo (Archipiélago de Madeira, Portugal)

Santos, A.¹, Mayoral, E.¹, Baarli, B.G.², Silva, C.M. da³, Cachão, M.³ y Johnson, M.E.²

1: Departamento de Geodinámica y Paleontología, Facultad de Ciencias Experimentales, Universidad de Huelva, Campus del Carmen, Avda. de Las Fuerzas Armadas s/n, 21071 Huelva, Spain; asantos@dgyp.uhu.es; mayoral@uhu.es.

2: Department of Geosciences, Williams College, Williamstown, MA 01267, USA; Gudveig.Baarli@williams.edu; Markes.E.Johnson@williams.edu.

3: Centro de Geologia e Departamento de Geologia, Faculdade de Ciências, Universidade de Lisboa, Campo Grande, 1749-016 Lisboa, Portugal; paleo.carlos@fc.ul.pt; mcachao@fc.ul.pt.

Introducción

Las estructuras de bioenclaustración fueron reconocidas como una clase especial de pistas fósiles por Bromley (1970), que llamó a este tipo particular de cavidades estructuras de inclusión (*embedment structures*). Palmer & Wilson (1988) fueron los primeros en definir formalmente este término como el proceso de inclusión de un organismo de cuerpo blando debido al crecimiento esquelético del anfitrión sobre el que se aloja. Este tipo de pistas fósiles proporcionan evidencias directas de relaciones simbióticas, cuyo resultado final es la deformación del crecimiento normal del esqueleto del organismo anfitrión, en el cual vive el endosimbionte. Esta característica diferencia a las estructuras de bioenclaustración de las de bioerosión, que suelen producirse por procesos mecánicos o químicos, de tal forma que cortan la estructura interna del sustrato.

Las cavidades de bioenclaustración están representadas por morfologías variables, que reciben diferentes nombres icnotaxonómicos. Según Tapanila (2005), estas pistas fósiles pertenecen a una categoría especial de estructura etológica, denominada impedichnia (combinación de la inhibición del crecimiento del sustrato anfitrión con una estructura de morada por parte del endosimbionte).

Grupos tales como poliquetos, balanomorfos, y bivalvos son algunos ejemplos de colonos simbioses que se incluyen en una gran variedad de sustratos anfitriones, en los cuales se

incluyen las esponjas, corales, gasterópodos, bivalvos y equinodermos (Tapanila & Ekdale, 2007).

El objetivo de la presente comunicación es dar a conocer la existencia de fósiles de organismos endosimbiontes en los corales del Mioceno medio de la isla de Porto Santo, así como de un nuevo tipo de estructura de bioenclaustración asociada a estos organismos recifales.

Situación geográfica y geológica

La isla volcánica de Porto Santo forma parte del archipiélago de Madeira (Portugal) y se sitúa a 40 km al NE de la isla principal, Madeira.

El afloramiento estudiado se localiza en un islote situado a 3 km al E del puerto de la isla de Porto Santo, conocido como Islote de Cima o del Farol (Fig. 1 A).

Las facies representadas son volcano-sedimentarias, muy fosilíferas, donde se pueden distinguir a su vez dos subfacies (Cachão *et al.*, 1998): 1. subfacies recifal, constituida por biohermos coralígenos, 2. subfacies costera de baja energía, relacionada con un *back reef*.

El sustrato estudiado está formado por corales coloniales desarrollados sobre una superficie expuesta, que marca el contacto entre el complejo volcánico infrayacente, representado por basaltos del Mioceno inferior-medio y las calizas recifales suprayacentes, del Mioceno medio. Los corales de este biohermo presentan también, en diferentes puntos, numerosas estructuras del tipo *Gastrochaenolites* producidos por bivalvos litófagos, en la mayoría de las ocasiones con un refuerzo carbonatado en las paredes y en ocasiones, con el molde recrystalizado de su productor en el interior. También se han identificado estructuras del tipo *Entobia*.

Material estudiado

Las estructuras estudiadas se presentan como cavidades subcilíndricas orientadas perpendicularmente a la superficie de crecimiento del coral (Fig. 1 B-C). En sección axial, las líneas de crecimiento del coral aparecen ligeramente deformadas hacia abajo, en el contacto con las paredes las cavidades, si bien su grado de conservación no es muy bueno debido a la intensa recrystalización que poseen.

En la superficie del coral, las cavidades aparecen como depresiones en forma de embudo, cuya abertura tiene un contorno circular a elíptico, que varía entre 1,7 y 3,3 mm (media de 2,6 mm) de diámetro (Fig. 1 D). Sus paredes presentan a su vez, una fina capa calcítica (0,4-0,6 mm) ornamentada por una serie de estrías longitudinales (en número de 15 a 30). La profundidad visible de cada cavidad tiene como media 7,9 mm (Fig. 1 E). La densidad de las estructuras de bioenclaustración llega a ser de 329 ejemplares en un área de 25 cm².

Estas pistas fósiles pueden aparecer también como moldes internos o externos, donde se reconocen las estrías longitudinales. En otros casos, la recrystalización es tan intensa que hace prácticamente imposible identificar cualquiera de los elementos diagnósticos anteriores.

Discusión

Las estructuras descritas se interpretan como estructuras de bioenclaustración resultantes de la inclusión de balanomorfos pyrgomatidos, pertenecientes a *Ceratoconcha costata* Kramberger-Gorjanović, 1889. Esta asignación se ha podido efectuar con facilidad, ya que en bastantes

casos el productor se ha encontrado en posición de vida y en íntima asociación con el sustrato anfitrión.

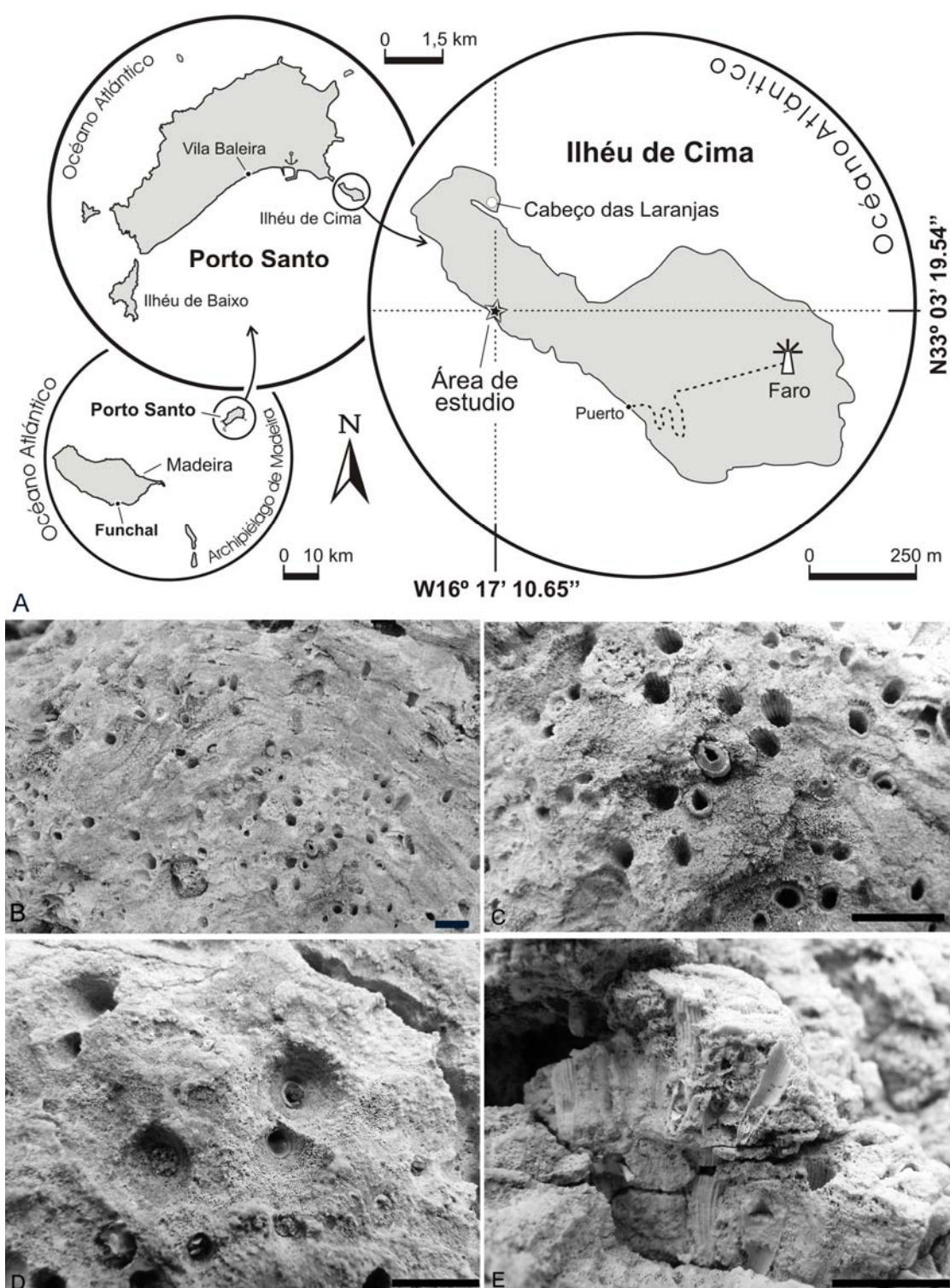


Figura 1. A: Localización geográfica del afloramiento de Islote de Cima (Porto Santo, Portugal). B: Vista general del sustrato coralino con las estructuras de bioenclastración (Escala: 1 cm). C: Vista de detalle de las estructuras de bioenclastración donde se observa diferentes estados de conservación

(Escala: 1 cm). **D:** Vista en superficie de las cavidades con la típica forma de embudo (Escala: 1 cm). **E:** Sección transversal de las estructuras de bioenclaustración donde se observa la pared calcítica y las estrías longitudinales (Escala: 1 cm).

En el sustrato estudiado la densidad de estas estructuras tiende a ser muy abundante. Este hecho está relacionado con el comportamiento gregario en el asentamiento de las larvas de estos organismos observado en la actualidad (Ross & Newman, 1973). El espaciamiento uniforme que se observa en estas estructuras es probablemente una demostración de territorialidad entre endosimbiontes vecinos que compiten por la captura de nutrientes (Tapanila 2005).

De acuerdo con Tapanila (2004), este tipo de relación es un ejemplo de comensalismo. Sin embargo, Zapalski (2007) señala que estas estructuras deben considerarse como un ejemplo claro de parasitismo, ya que el organismo huésped modifica el fenotipo de crecimiento del anfitrión.

Hasta la fecha, la mayoría de las estructuras de bioenclaustración que han recibido un tratamiento icnotaxonómico están limitadas casi exclusivamente al Paleozoico (Tapanila, 2005). Solo se ha encontrado una referencia de este tipo de estructuras en los estromatolitos y oncolitos eocenos de Wyoming (EE.UU), en los plio-pleistocenos del Lago Turkana (Kenya) y en los holocenos de Mexico, si bien no han sido nombrados formalmente desde el punto de vista anterior (Lamond & Tapanila, 2003).

Los icnotaxa paleozoicos son totalmente diferentes a las estructuras aquí estudiadas. Las descritas para el Cenozoico son semejantes solo en superficie (depresiones en forma de embudo) y en que poseen una pared calcítica (aunque discontinua) en su interior. No obstante, en sección transversal no presentan las típicas estrías longitudinales. Por otra parte, el tamaño y la profundidad media de las cavidades es bastante mayor que las nuestras (7 mm de diámetro y entre 1-200 mm de profundidad para las de Wyoming; y 6,9-12, 3 mm de diámetro con 100 mm de profundidad para las de Kenya). El grado de densidad es mucho menor, siendo de 15 a 33 cavidades cada 100 cm² en Wyoming y de 18 cavidades cada 100 cm² en Kenya.

Por ultimo, desde el punto de vista paleoecológico, estas estructuras han permitido poner de manifiesto la existencia de un tipo de relación simbiótica que hasta la fecha no había sido reconocida en el registro fósil del Mioceno medio de Porto Santo.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología de España (Contrato Juan de la Cierva a A. Santos. Ref^a: JCI-2008-2431), así como por la ayuda al Grupo de Investigación RNM 316 “Tectónica y Paleontología” de la Junta de Andalucía. M.E. Johnson ha sido financiado por una beca de viaje de Class of 1945 Faculty World Fellowship durante su sabática del Williams College durante 2009-2010. Agradecemos la colaboración de la Capitanía de Porto Santo la cual ha facilitado el uso de la embarcación para los yacimientos y del Parque Natural da Madeira.

Referencias

Bromley, R.G. 1970. Borings as trace fossils and *Entobia* cretacea Portlock, as an example. In: Crimes, T.P., Harper, J.G. (Eds.), *Trace Fossils*. The Seel House Press, Liverpool, 49-90.

- Cachão, M., Rodrigues, D.M.M., Silva, C.M. da, y Mata, J., 1998. Biostratigrafia (Nanofósseis calcários) e interpretação paleoambiental do Neogénico de Porto Santo (Madeira), (dados preliminares). *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro*, **84**(1): A185-A188.
- Lamond, R.E. & Tapanila, T. 2003. Embedment Cavities in lacustrine stromatolites: Evidence of animal interactions from Cenozoic carbonates in U.S.A. and Kenya. *Palaios* **18**, 445-453.
- Palmer, T.J. & Wilson, M.A. 1988. Parasitism of Ordovician bryozoans and the origin of pseudoborings. *Palaeontology* **31**, 939-949.
- Ross, A., Newman, W.A. 1973. Revision of the coral-inhabiting barnacles (Cirripedia: Balanidae). *Transactions of the San Diego Society of Natural History* **17**, 137-174.
- Tapanila, L. 2004. The earliest *Helicosalpinx* from Canada and the global expansion of commensalisms in Late Ordovician sarcinulid corals (Tabulata). *Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology* **215**: 99-110.
- Tapanila, L. 2005. Palaeoecology and diversity of endosymbionts in Palaeozoic marine invertebrates: trace fossil evidence. *Lethaia* **38**, 89-99.
- Tapanila, L. & Ekdale, A.A. 2007. Early history of symbiosis in living substrates: Trace-fossil evidence from the marine record. In: Miller, W.III (Ed.), *Trace fossils, concepts, problems, prospects*. Elsevier, Amsterdam, 345-355.
- Zapalski, M.K. 2007. Parasitism versus commensalisms: The case of tabulate endobionts. *Palaeontology* **50**, 1375-1380.

Microvertebrados del nuevo yacimiento del Pleistoceno superior tardío del Abrigo del Monte (El Vellón, Madrid)

Sevilla, P.¹, Laplana, C.², Blain, H-A.³, Colino, F.⁴, Rodríguez, R.⁴ y Vega Toscano, G.⁴

1: Depto. Paleontología. Fac. Geología. UCM. C/ José Antonio Novais, 2. 28040. Madrid. España. psevilla@geo.ucm.es

2: Museo Arqueológico Regional de la Comunidad de Madrid. 28801. Alcalá de Henares. España. claplana@unizar.es

3: Institut de Paleoeologia Humana i Evolució Social. Àrea de Prehistòria de la Universitat Rovira i Virgili. Plaça Imperial Tàrraco, 1. 43005 Tarragona. España. hablain@prehistoria.urv.cat

4: Depto. Prehistoria. Fac. Geografía e Historia. UCM. C/. 28040. Madrid. España; colino_polo@yahoo.es; rh_rosa@hotmail.com; toscano@ghis.ucm.es;

El registro paleontológico y arqueológico de la Comunidad de Madrid se ha visto incrementado de forma importante en los últimos años gracias a los seguimientos realizados sobre obras civiles ejecutadas en la Comunidad, así como a programas específicos de prospección e investigación destinados a evaluar el potencial arqueológico y paleontológico de esta región. Entre estos últimos, los trabajos de prospección centrados en la Sierra Norte han dado su fruto con el hallazgo de nuevos yacimientos, como el que se describe en este trabajo, algunos de los cuales se pueden considerar de gran importancia, ya que aportan nuevos datos a intervalos cronológicos escasamente documentados en el centro de la Península. Concretamente, el Abrigo del Monte, de cuya fauna de microvertebrados se informa en este trabajo, corresponde a un intervalo temporal que coincide con el último intervalo frío del Pleistoceno superior, carente hasta ahora de registro en Madrid.

El yacimiento del Abrigo del Monte es un abrigo desarrollado a partir de las calizas cretácicas que afloran entre los términos municipales de Torrelaguna y El Vellón, al norte de la Comunidad de Madrid (Fig. 1); se localiza en la ladera derecha del Arroyo del Monte, con una orientación norte-noroeste, a una altura de unos 25 m sobre el cauce actual del río. Presenta una visera bien desarrollada, de unos 5m de espesor en su parte central. La extensión

en superficie de los sedimentos del abrigo es de aproximadamente unos 30m², algo variables en cuanto al grado de cementación, coloración y alteración. Durante los trabajos de prospección se hallaron en superficie algunos restos de industria, cuya tipología indicaba suficiente interés como para solicitar un proyecto de excavación y estudio de los sedimentos conservados. Los trabajos iniciales se desarrollaron durante el verano y otoño del año 2008, centrándose en una franja de 4m² de superficie, en la zona con indicios de ser más favorable, obteniéndose como resultado una importante colección de restos tanto arqueológicos como paleontológicos. Entre los primeros se incluyen piezas de industria sobre materiales diversos, incluido hueso, algún elemento óseo con incisiones rectilíneas, interpretadas como decoración, así como un conjunto de caninos de *Vulpes vulpes* perforados en la región de la raíz, posibles ejemplos de elementos de ornamentación personal (Vega *et al.*, 2008), todo ello asimilable a las industrias magdalenenses.

Los restos de fauna son también abundantes, aunque presentan un grado de fragmentación elevado, que será objeto de futuros análisis tafonómicos. Junto con los restos de conejo (*Oryctolagus cuniculus*), que constituye el taxón dominante, se han reconocido restos de anfibios (*Bufo calamita*), aves, artiodáctilos de tamaño medio y carnívoros (*Vulpes*, *Lynx*). Los restos de micromamíferos, aun no siendo especialmente abundantes, representan diez especies diferentes, lo que no deja de ser interesante teniendo en cuenta que la microfauna suele estar escasamente representada en los yacimientos de abrigo.

La excavación puso de relieve la existencia de tres niveles diferenciados: un nivel más superficial, denominado nivel 1, caracterizado por una litología de limos y arenas finas con escasos clastos de pequeño tamaño y abundante industria lítica; un nivel 2, muy pobre en cuanto a registro arqueológico y paleontológico, con abundantes gelifractos de tamaño grande y escasa matriz; por último, un nivel 3, el más potente, con gelifractos y cantos de menor tamaño que en el nivel 2, mayor proporción de matriz (arcillosa-arenosa) y abundantes restos de microfauna asociados a restos arqueológicos, entre los que destacan un par de azagayas.

En lo que se refiere a la microfauna (Tabla 1, Fig. 2), el nivel 1 es el que muestra un espectro más amplio de especies; todos los taxa reconocidos en el yacimiento están representados en este nivel, salvo el topillo nórdico (*Microtus oeconomus*). Además de los abundantes restos de conejo mencionados anteriormente, un segundo lagomorfo ha sido reconocido en el material procedente de este nivel, asignado a una especie indeterminada de liebre (*Lepus* sp.). Los roedores cuentan con restos de al menos seis especies: el topillo campesino (*Microtus arvalis*), el topillo cavador (*Microtus* gr. *duodecimcostatus*), el topillo de las nieves (*Chionomys nivalis*), el topillo nórdico (*Microtus oeconomus*), la rata de agua (*Arvicola sapidus*) y una especie indeterminada de ratón (*Apodemus* gr. *sylvaticus-flavicollis*). Los Erinaceomorfos (Insectívoros) están representados por una especie indeterminada de erizo (*Erinaceus* sp.). Exceptuando el topillo campesino y el conejo, las restantes especies están representadas por un material muy escaso, en ocasiones limitado a un único nivel, como es el caso de la liebre, la rata de agua y el ratón de campo; o del topillo nórdico (exclusivo del nivel 3).

A partir de los taxa de roedores representados en el yacimiento del Abrigo del Monte, y teniendo en cuenta la distribución temporal de éstos en otros yacimientos de la Península Ibérica, se puede dar una aproximación a la edad del mismo. Por un lado, el topillo de las nieves se registra por primera vez en la Península Ibérica al finalizar el primer tercio del Pleistoceno Superior, coincidiendo o bien con las oscilaciones térmicas del final del MIS5, o

bien con el descenso de temperaturas del inicio del MIS4. Posiblemente, una de las citas más antiguas de esta especie en la Península sea la del yacimiento granadino de la Cueva de la Carihuela, en el que la especie está registrada en los niveles V, VI, VII, X y XI (Ruiz Bustos, 2000), con fechas en torno a los 80 kyr BP para el nivel más antiguo (nivel XI) (según la recopilación de Fernández *et al.*, 2007). En el centro de la Península Ibérica, el primer registro del topillo de las nieves coincide aproximadamente con estas fechas (yacimiento de Camino; Arsuaga *et al.*, en prensa).



Figura 1. Localización geográfica del yacimiento del Abrigo del Monte.

Igualmente, la presencia del topillo nórdico en el Abrigo del Monte resulta de interés cronológico, ya que en el ámbito peninsular las citas más antiguas de esta especie se ubican temporalmente a partir de la segunda mitad del Pleistoceno Superior y se concentran en el último tercio de este período, siendo un taxón frecuente en yacimientos del Magdaleniense y Solutrense cantábricos. Se trata de una especie cuyas citas se limitaban al tercio norte peninsular (la cita procedente del yacimiento granadino de Las Yedras debe ser revisada, ya que podría tratarse más bien de otra especie próxima, *M. huescarensis*). Sin embargo, en fecha reciente ha sido identificada fuera de este marco geográfico, concretamente en el abrigo de la Peña de Estebanvela (Segovia, Sistema Central), en un contexto cronológico finipleistoceno y asociado a industrias magdalenienses (Cacho *et al.*, 2006; Sesé, 2006). Otra cita reciente de esta especie en el centro peninsular correspondería la de la Cueva de la Buena Pinta, dentro de la segunda mitad del Pleistoceno Superior (Arsuaga *et al.*, en prensa) y, por tanto, con cronologías más antiguas que las de la Peña de Estebanvela. *M. oeconomus* se extingue en la Península Ibérica a comienzos del Holoceno.

Algunos taxa de microvertebrados del Abrigo del Monte permiten llevar a cabo interpretaciones de índole climática y ambiental. Es el caso del topillo nórdico, cuya presencia en la asociación sugiere un clima más frío que el actual. Esta especie, ausente actualmente en la Península Ibérica, se extiende por Europa en latitudes mucho más altas, siendo los Países Bajos su área de distribución más próxima a la Península Ibérica. Se trata de la única especie de topillo de distribución holártica, ya que en la actualidad se encuentra presente en el norte y centro de Europa, norte y este de Kazajistán, noroeste de China, norte de Mongolia, Alaska y noroeste de Canadá (Shenbrot & Krasnov, 2005). Durante las fases frías del Pleistoceno Superior, el topillo nórdico extendió su distribución hacia el suroeste en Europa, llegando hasta el centro de la Península Ibérica en los momentos de mayor avance meridional de la

especie. Así, su presencia en el Abrigo del Monte es claramente indicativa de un clima frío. Contrariamente, el conejo suele asociarse a ambientes más cálidos; sin embargo, es un taxón presente en muchos yacimientos peninsulares con asociaciones faunísticas típicas de ambientes fríos. Otro aspecto que apoya unas condiciones ambientales de temperaturas bajas es el predominio del topillo campesino sobre el resto de las especies, ya que esta especie tiende a hacerse dominante en las asociaciones de micromamíferos durante los momentos fríos del Pleistoceno superior y determina una baja diversidad específica en estas asociaciones.

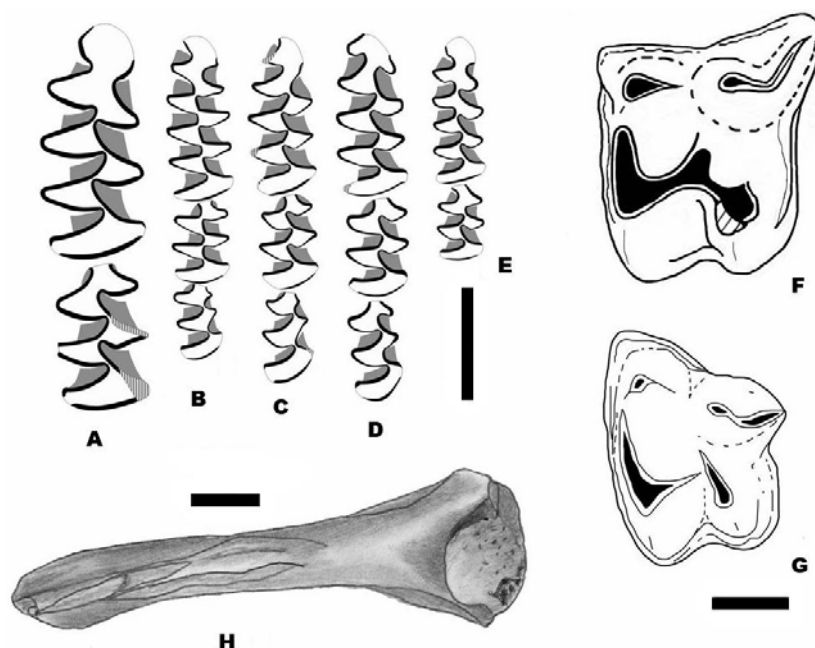


Figura 2. Microvertebrados del Abrigo del Monte. **A:** *Arvicola sapidus*: m1-m2 dchos.; **B:** *Microtus arvalis*: m1-m2-m3 izdos. (rev.); **C:** *Microtus oeconomus*: m1-m2-m3 dchos.; **D:** *Chionomys nivalis*: m1-m2-m3 izdos. (rev.); **E:** *Microtus* gr. *duodecimcostatus*: m1-m2 izdos; **F:** *Erinaceus* sp.: M1 izdo.; **G:** *Erinaceus* sp. M2 izdo.; **H:** *Bufo calamita*, húmero dcho. Escalas gráficas: 2mm.

TAXÓN		NIVELES		
		1	2	3
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	conejo			
<i>Lepus</i> sp.	liebre			
<i>Microtus arvalis</i>	topillo campesino			
<i>Microtus</i> gr. <i>duodecimcostatus</i>	topillo cavador			
<i>Microtus oeconomus</i>	topillo nórdico			
<i>Chionomys nivalis</i>	topillo nival			
<i>Arvicola sapidus</i>	rata de agua			
<i>Apodemus</i> gr. <i>sylvaticus/flavicollis</i>	ratón de campo			
<i>Erinaceus</i> sp.	erizo			

Tabla 1. Distribución por niveles de los micromamíferos del Abrigo del Monte.

En cuanto al paisaje, la ausencia de elementos típicamente forestales, como la ardilla o el topillo rojo, y la escasa representación de taxa propios de medios de transición, como el erizo o el ratón de campo, sugiere medios abiertos sin apenas cobertura arbórea.

Por tanto, podemos concluir que los microvertebrados del yacimiento del Abrigo del Monte señalan una edad dentro del último tercio de la segunda mitad del Pleistoceno Superior, coincidente con una fase de condiciones climáticas frías y áridas, todo ello compatible con las fechas de datación de C¹⁴ obtenidas para el yacimiento (13,570±BP para el Nivel 1 y 14,660±80 BP para el nivel 2) y con las industrias magdalenenses a las que se encuentran asociados.

Agradecimientos

Los trabajos de prospección en la orla caliza de la Sierra Norte de Madrid y las excavaciones en el Abrigo del Monte están siendo financiados por la Dirección General de Patrimonio Histórico de la Comunidad de Madrid.

Referencias

- Arsuaga, J.L., Baquedano, E. y Pérez-González, A. (en prensa) Neanderthal and carnivore occupations in Pinilla del Valle sites (Community of Madrid, Spain). En: *XV UISPP Proceeding Congress*. Lisboa.
- Cacho Quesada, C. Ripoll López, S. & Muñoz Ibáñez, F. J. (coords.) 2006. La Peña de Estebanvela (Estebanvela-Ayllón, Segovia). Grupos Magdalenenses en el Sur del Duero. *Arqueología en Castilla y León* **17**, 444 p.
- Fernández, S., Fuentes, N., Carrión, J. S., González-Sampériz, P., Montoya, E., Gil, G., Vega-Toscano, G. & Riquelme, J. A. 2007. The Holocene and Upper Pleistocene pollen sequence of Carihuela Cave, southern Spain. *Géobios* **40**, 75-90.
- Ruiz Bustos, A. 2000. *Estudio paleoecológico de los sedimentos con presencia del hombre de Neandertal en la Cueva de la Carihuela (Piñar, Granada)*. Ayuntamiento de Piñar (Granada), 91 p.
- Sesé, C. 2006. Micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) de la Peña de Estebanvela (Segovia). En: C. Cacho Quesada, S. Ripoll López y F. J. Muñoz Ibáñez (coords.), La Peña de Estebanvela (Estebanvela-Ayllón, Segovia). Grupos Magdalenenses en el Sur del Duero. *Arqueología en Castilla y León* **17**, 145-166.
- Shenbrot, G. I. & Krasnov, B. R. 2005. *An Atlas of the Geographic Distribution of the Arvicoline Rodents of the World (Rodentia, Muridae, Arvicolinae)*. Pensoft, Sofía-Moscú, 336 p.
- Vega, L.G., Sevilla, P., Colino, F., Gutiérrez, F., de la Peña, P., Rodríguez, R. y Báñez, S. 2008. Nuevas Investigaciones sobre los yacimientos paleolíticos en la Sierra Norte de la Comunidad de Madrid. En: *V Jornadas de Patrimonio Arqueológico en la Comunidad de Madrid. Los primeros pobladores: Arqueología del Pleistoceno*. Alcalá de Henares, noviembre 2008.

Foraminíferos asociados a restos de vertebrados marinos del Neógeno del Puerto de Santa María (Cádiz)

Usera, J.¹ y Alberola, C.¹

1: 1-Departamento de Geología. Universidad de Valencia. Dr. Moliner, 50. 46100. Burjassot. Valencia. Juan.usera@uv.es; Carmen.alberola@uv.es

Los materiales que forman las unidades del campo de Gibraltar afloran extensamente en la zona sur de la provincia de Cádiz y pertenecen al Cretácico, Paleógeno y Mioceno inferior. Los materiales mas frecuentes son las margas con intercalaciones de turbiditas, muy abundantes sobre todo en el Mioceno inferior (Azañón *et al.*, 2002)).

El yacimiento de El Manantial se encuentra situado en la bahía de Cádiz, entre los términos municipales de Rota y El Puerto de Santa María. Este yacimiento ha proporcionado abundantes restos de vertebrados marinos, que en este momento se encuentran depositados en el Museo Arqueológico del Puerto de Santa María.

Las muestras, denominadas Rota 1 a Rota 5, corresponden a materiales procedentes de la zona costera, de la superficie aflorante durante la bajamar y puesta al descubierto en los temporales. Las denominadas Rota 4086 y Rota 4085 corresponden al material extraído de restos óseos que se conservan en el Museo y que se obtuvieron durante la limpieza de las piezas.

El contenido en foraminíferos de estas muestras es el siguiente.

Rota 1. Roca del acantilado, margas.

Bentos: *Astacolus sublituus jordai* Colom, *Chrysalogonium lanceolum* Cushman & Jarvis, *Dentalina leguminiformis* (Batsch), *Nodosaria ovicula* D'Orbigny, *Stilostomella monilis* (Silvestri), *Praeglobobulimina pupoides* (D'Orbigny), *Sphaeroidina bulloides* D'Orbigny, *Heterolepa praecincta* (Karrer), *Karrerella subcylindrica* (Nuttall), *Cibicidoides robertsonianus* (Brady), *Fissurina orbignyana* Seguenza, *Eggerella bradyi* (Cushman), *Bulimina marginata* D'Orbigny, *Pullenia salisbury* R. E. & Stewart, *Nonion barleeianum* (Williamson), *Pullenia quinqueloba* Reuss, *Lagena striata* Seguenza, *Pleurostomella pleurostomella* Silvestri, *Nodosaria longiscata* D'Orbigny.

Plancton: *Globorotalia praemenardii* Cushman & Staiforth, *Globorotalia scitula* (Brady), *Globorotalia (Jenkinsella) mayeri* Cushman & Ellisor, *Orbulina universa* D'Orbigny, *Orbulina suturalis* Bronnimann, *Orbulina bilobata* (D'Orbigny), *Globigerina bulloides* D'Orbigny, *Globigerina falconensis* Blow, *Globigerinoides quadrilobatus* (D'Orbigny), *Globigerinoides sacculifer* (Brady), *Globigerinella aequilateralis* (Brady).

La asociación de foraminíferos planctónicos nos situaría entre las zonas N10 y N12 de Blow (1969).

Rota 2. Marga arenosa con granos de peridotita y cristales de olivino.

Bentos: *Marginulina costata* (Batsch), *Lenticulina rotulata* (Lamarck), *Lenticulina calcar* (Linné), *Planularia auris* (Defrance), *Nonion commune* (D'Orbigny), *Cassidulina laevigata* D'Orbigny, *Fursenkoina schreibersiana* (Czjzek), *Hopkinsina bononiensis* (Fornasini), *Heterolepa dertonensis* (Ruscelli), *Brizalina dilatata* (Reuss), *Bulimina aculeata* D'Orbigny, *Cancris auriculus* (Fichtel & Moll).

Plancton: *Globorotalia margaritae* Bolli & Bermúdez, *Truncorotalia crassaformis* (Galloway & Wissler), *Globigerinoides extremus* Bolli & Bermúdez.

La asociación de foraminíferos planctónicos nos situaría entre las zonas N19 y N20 de Blow (1969).

Rota 3. Marga arenosa con granos de peridotita y cristales de olivino.

Muy pocos foraminíferos.

Bentos: *Lenticulina calcar* (Linné), *Heterolepa dertonensis* (Ruscelli), *Nonion commune* (D'Orbigny), *Marginulina costata* (Batsch), *Cassidulina laevigata* D'Orbigny, *Bulimina elongata* D'Orbigny, *Nonion commune* (D'Orbigny), *Brizalina alata* (Seguenza), *Brizalina dilatata* (Reuss), *Cancris auriculus* (Fichtel & Moll).

Aunque la muestra no ha proporcionado foraminíferos planctónicos, puede correlacionarse lateralmente con Rota 2.

Las muestras Rota 4 y Rota 5 no han proporcionado foraminíferos.

Rota 4085. Muestra procedente de un fragmento óseo.

Bentos: *Heterolepa dertonensis* (Ruscelli), *Globobulimina pyrula* (D'Orbigny), *Cassidulina laevigata* D'Orbigny, *Cancris auriculus* (Fichtel & Moll), *Textularia sagitula* Defrance, *Bulimina elongata* D'Orbigny, *Gyroidinoides umbonatus* (Silvestri), *Dorothia gibosa* (D'Orbigny).

Plancton: *Orbulina universa* D'Orbigny, *Globigerina bullodies* D'Orbigny, *Turborotalia* sp.

Aunque los foraminíferos planctónicos encontrados no permiten precisar la edad de la muestra, por semejanza de facies y de elementos del bentos podríamos encontrarnos en las zonas N19-N20.

Rota 4086. Muestra tomada a partir del sedimento encontrado en una posible mandíbula inferior de cetáceo.

Bentos: *Nonion commune* (D'Orbigny), *Cancris auriculus* (Fichtel & Moll), *Textularia sagitula* Defrance, *Dorothia gibosa* (D'Orbigny), *Bulimina marginata* D'Orbigny, *Fursenkoina schreibersiana* (Czjzek), *Bulimina costata* D'Orbigny, *Ammonia beccarii inflata* (Seguenza), *Nonion commune* (D'Orbigny), *Pullenia quinqueloba* Reuss.

Plancton: *Truncorotalia crassaformis* (Galloway & Wissler), *Neogloboquadrina acostaensis* (Blow), *Globigerinella aequilateralis* (Brady), *Globigerina bullodies* D'Orbigny, *Globigerina falconensis* Blow.

La asociación de foraminíferos planctónicos nos situaría entre las zonas N19 y N20 de Blow (1969).

Agradecimientos

Agradecemos a D. Juan José Gómez Amador, del Servicio de Arqueología y Conservación del Museo del Puerto de Santa María en Cádiz, el envío de las muestras para su estudio. Este trabajo ha sido parcialmente financiado por la Fundación Ciencia y Vida.

Referencias

- Azañón, J. M., Galindo-Zaldivar, J., García-Dueñas, V. & Jabaloy, A. 2002. Alpine tectonics II: Betic Cordillera and Balearic Islands. En: *The Geology of Spain* (Ed. W. Gibbons & T. Moreno). The Geological Society, London, 401-416.
- Blow, W. H. 1969. Late Middle Eocene to Recent planktonic foraminiferal biostratigraphy, In *Proceeding of the First International Conference on Planktonic Microfossils* (Ed. P. Brönnimann and H. H. Renz). 1. Geneva: E. J. Brill, 199-422.

Foraminíferos del Cuaternario reciente del Mar de Alborán. Parte I: Sector Cabo Sacratif

Usera, J.¹ y Alberola, C.¹

1-Departamento de Geología. Universidad de Valencia.. Dr. Moliner, 50. 46100. Burjasot. Valencia. Juan.usera@uv.es, Carmen.alberola@uv.es

Recientes trabajos realizados en el Mar de Alborán por el Instituto Español de Oceanografía han proporcionado un abundante número de muestras de sedimento. En principio, éstas se utilizaron para estudios granulométricos, pero se han aprovechado también para determinar el contenido en foraminíferos de estos materiales del Cuaternario reciente.

El muestreo fue realizado desde el B/O Vizconde de Eza, del Instituto Español de Oceanografía, durante las campañas de 2002 y 2003. Esta embarcación está dotada de un sistema de posicionamiento mediante un GPS diferencial *SeaStar*. Todas las posiciones fueron calculadas en el sistema de referencia WGS 84, al cual los navegadores GPS refieren siempre sus datos. Esto evita la existencia de errores incontrolados por transformación de coordenadas.

Para el muestreo se utilizó una draga *Shipeck*, también denominada “de cazoleta”, que consiste en un cuerpo rígido y pesado que se acciona por colisión contra el fondo en caída rápida.

Aunque son numerosos los estudios sobre foraminíferos realizados en el Mar de Alborán, la mayoría proceden de testigos de sondeos utilizados para estudios paleoceanográficos o paleoclimáticos (Haynes *et al.*, 1999; Linares *et al.*, 1999; Perez-Folgado *et al.*, 2004, etc.) y muy pocos se basan en el estudio sistemático de las especies actuales que viven o han poblado recientemente este sector del Mediterráneo (Mateu, 1971)

En este trabajo se presentan los primeros resultados del estudio de las muestras de fondo del Sector Cabo Secratif (Almería). Las coordenadas geográficas de las muestras, acompañadas de su profundidad, son las siguientes:

S-55: 36° 32' 49,45" N y 3° 11' 42,97" W. Profundidad 718 m.

S-61: 36° 37' 49,86" N y 3° 31' 53,52" W. Profundidad 408 m.

S-62: 36° 38' 14,28" N y 3° 31' 45,00" W. Profundidad 428 m.

S-63: 36° 40' 50,70" N y 3° 29' 34,98" W. Profundidad 75 m.

Las asociaciones de foraminíferos en cada caso parecen estar muy condicionadas con la profundidad de la muestra. Así, las asociaciones más características son las siguientes:

S-63. Profundidad 75 m.

Bentos: *Brizalina spathulata* (Williamson), *Uvigerina peregrina* Cushman, *Bulimina elongata lappa* Cushman & Parker, *Eggerelloides scaber* (Williamson), *Nonion commune* (D'Orbigny), *Cassidulina laevigata* D'Orbigny.

Plancton: *Globorotalia inflata* (D'Orbigny), *Globigerina bulloides* D'Orbigny, *Globigerina falconensis* Blow.

S-62. Profundidad 428 m.

Bentos: *Nonion commune* (D'Orbigny), *Uvigerina mediterránea* Hofker, *Uvigerina elongatastriata* (Colom), *Hyalinea balthica* (Schroeter), *Cassidulina laevigata* D'Orbigny, *Hoeglundina elegans* (D'Orbigny), *Brizalina spathulata* (Williamson).

Plancton: *Globorotalia inflata* (D'Orbigny), *Globigerina bulloides* D'Orbigny, *Globigerinoides ruber* (D'Orbigny).

S-61. Profundidad 408 m.

Bentos: *Uvigerina elongatastriata* (Colom), *Hyalinea balthica* (Schroeter), *Uvigerina mediterránea* Hofker, *Bulimina marginata* D'Orbigny, *Brizalina alata* (Seguenza), *Bigenenerina nodosaria* D'Orbigny.

Plancton: *Globorotalia inflata* (D'Orbigny), *Truncorotalia truncatulinoides* (D'Orbigny), *Orbulina universa* D'Orbigny.

S-55. Profundidad 718 m.

Bentos: *Amphycorina scalaris* (Batsh), *Uvigerina peregrina* Cushman.

Plancton: *Globorotalia inflata* (D'Orbigny), *Orbulina universa* D'Orbigny, *Globigerinoides ruber* (D'Orbigny).

Los valores del índice de oceanización ($IO = P/P+B$) son, para cada una de las muestras:

S-63: 0,134; S-62: 0,328; S-61: 0,415; S-55: 0,956.

Valores que estarían de acuerdo con las profundidades de cada muestra.

Agradecimientos

Agradecemos al Dr. Juan Acosta, del Instituto Español de Oceanografía, el envío de las muestras para su estudio. Este trabajo ha sido parcialmente financiado por la Fundación Ciencia y Vida.

Referencias

- Haynes, A., Rohling, E.J., De Rijk, S., Kroon, D. & Zachariasse, W.J. 1999. Mediterranean planktonic foraminiferal faunas during the last glacial cycle. *Marine Geology* **153**, 239-252.
- Linares, D., González Donoso, J.M. & Serrano, F. 1999. Paleooceanographic conditions during the quaternary at sites 976 (Alboran sea) and 975 (Menorca Rise) inferred from the planktonic foraminiferal assemblages: Basis For A Biostratigraphy. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results* **161**, 441- 455.
- Mateu, G. 1971. Foraminifères de la mer d'Alboran. Leur importance comme indicateurs des différentes masses d'eau qui confluent dans cette mer et l'influence des courants marins dans la distribution de leur biocenosis planctoniques e benthoniques. *Rapport Communications internes mer Mediterranee* **20**, 211-213.
- Pérez-Folgado, M., Sierro, F.J., Flores, J.A., Grimalt, J. O. & Zahan, 2004. Paleoclimatic variations in foraminifer assemblages from the Alboran Sea (western Mediterranean) during the last 150 ka in ODP Site 977. *Marine Geology* **212**, 113-131.

Evolución del género *Sellialveolina* (Rhapydioninidae, Foraminiferida) y su implicación en la biostratigrafía del Cenomaniense

Vicedo, V.¹, Calonge, A.², Parente, M.³ y Caus, E.¹

1: Dpt. Geología (Paleontología), Fac. Ciències, Universitat Autònoma de Barcelona, Campus Bellaterra, 08193 Cerdanyola del Vallès, España. vicent.vicedo@campus.uab.es, esmeralda.caus@uab.es.

2: Dpto. Geología. Edificio Ciencias, Universidad de Alcalá, nacional II, km. 33.600, 28871 Alcalá de Henares, España. a.calonge@uah.es.

3: Dpt. Scienze della Terra, Università degli Studi di Napoli "Federico II", Napoles. mariano.parente@unina.it.

El género *Sellialveolina* Colalongo, 1963 (especie tipo *S. viallii* Colalongo, 1963) representa un importante elemento en la comunidad de macroforaminíferos del Tetis durante el Cenomaniense. Sus especies colonizaron las plataformas carbonatadas poco profundas entre la actual Península Ibérica y Oriente Medio, incluyendo el norte de África.

Sellialveolina es un macroforaminífero de concha porcelanada con una morfoestructura que consiste en un crecimiento inicial planispiral o ligeramente estreptospiral que tiende a estabilizar su eje de enrollamiento a lo largo de la ontogenia (Vicedo, 2008). El espacio de la cámara o lumen queda subdividido por medio de elementos estructurales (endosqueleto) en numerosas camarillas tubulares. El endosqueleto está formado por tabiques y suelos. Los primeros separan las camarillas corticales situadas en la periferia de la cámara, mientras que los segundos dividen el espacio central en diferentes niveles superpuestos de camarillas medulares. Todas las camarillas de una misma cámara están comunicadas entre sí por medio del espacio preseptal. Del mismo modo que otros géneros de rapidionínidos, las camarillas medulares son susceptibles de desarrollar una estructura oblicua.

Sellialveolina es el único género de alveolináceos axialmente comprimidos (Rhapydioninidae) presente en el ciclo global de maduración de las comunidades bióticas del Cretácico medio, *GCM cycles* en Hottinger (2001). Cuatro especies han sido asignadas a este género: *S. viallii*, *S. quintanensis*, *S. gutzwilleri* y *S. drorimensis*. Esta última fue inicialmente adscrita al género *Pseudedomia*, género que pertenece al ciclo de maduración del Cretácico superior tardío, pero el estudio de nuevos topotipos permite la atribución de dicha especie al género *Sellialveolina*.

Desde un punto de vista morfoestructural, las especies *S. viallii* y *S. quintanensis* constituyen el grupo de formas más primitivas, puesto que el tamaño total de la concha es menor y el dimorfismo es poco acusado. La especie *S. gutzwilleri* muestra unas características intermedias, con un tamaño ligeramente más grande y una morfología comprimida axialmente más marcada. *S. drorimensis* es la especie más evolucionada, las dimensiones de la concha son mayores y el dimorfismo es muy acusado. Esta especie desarrolla, además, la estructura oblicua característica de las especies de rapidionínidos más complejas, que consiste en una disposición cruzada o en *zig-zag* de los elementos estructurales internos.

Desde un punto de vista biostratigráfico, *S. viallii* y *S. quintanensis* caracterizan el Cenomaniense inferior; *S. gutzwilleri* el Cenomaniense medio y *S. drorimensis* el Cenomaniense superior.

Referencias

Hottinger, L. 2001. Learning from the past. En: *Frontiers of Life* 4 (ed. Levi-Montalcini R.), part 2: Discovery and spoliation of the biosphere, 449-477.

Vicedo, V. 2008. Morfoestructura de los géneros cretácicos de los Rhapydioninidae (Foraminifera). Tesis doctoral.

Braquiópodos órtidos primitivos del Tremadociense (Ordovícico Inferior) del noroeste de Argentina

Villas, E.¹, Herrera, Z.A.¹ y Ortega, G.²

1: Dpto. de Ciencias de la Tierra, Instituto Universitario de Ciencias Ambientales de Aragón (IUCA), Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, C/ Pedro Cerbuna 10, 50009 Zaragoza. España. villas@unizar.es, zherrera@unizar.es

2: Museo de Paleontología, Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Av. Vélez Sarsfield 299, 5000 Córdoba, Argentina. gcortega@arnet.com.ar

Se describen dos especies de dos de las familias de braquiópodos rinconeliformes más antiguas. Proceden de uno de los primeros yacimientos fosilíferos del Ordovícico que fueron estudiados en el noroeste de Argentina: Parcha, localidad próxima a la Quebrada del Toro (Provincia de Salta), con una altitud cercana a los 4.000 m. Los braquiópodos están contenidos en nódulos dispersos entre las lodolitas pizarrosas de la mitad superior de la Formación Saladillo, de edad Tremadociense tardía (Ordovícico Inferior).

La primera es una nueva especie del género *Notorthisina* Havlíček & Branisa, 1980, de la familia Euorthisinidae. Los euortisinidos conforman una de las familias más antiguas del orden Orthida, que se originó durante el Cámbrico terminal en el margen protoandino de Gondwana. Se diversificaron durante el Ordovícico Temprano y Medio en las plataformas de latitudes medias y altas de Gondwana occidental, con migraciones posteriores hacia las regiones perigondwánicas de Avalonia y China Meridional. La posición taxonómica de la familia se ha discutido con frecuencia, con cambios desde los pentaméridos a los órtidos, debido a su septalio dentro de una concha con aspecto externo de órtido. La especie presenta rasgos peculiares que no se habían observado antes en la familia, junto a una combinación de rasgos internos y externos que hasta ahora se consideraban diagnósticos de géneros diferentes. Estas observaciones han permitido enmendar las diagnósis genérica y familiar.

La segunda especie estudiada, *Eoorthis bifurcata* Harrington, no había sido revisada desde su rudimentaria descripción inicial en 1937 y 1938. Parte de su material tipo, procedente de la misma localidad de Parcha, estaba perdido y ha sido localizado en las colecciones del SEGEMAR (Buenos Aires, Argentina). Su estudio, junto al de una nueva colección en la localidad tipo, ha permitido un mejor conocimiento del grupo y ayuda a clarificar su asignación genérica y supragenérica. Nosotros proponemos su adscripción al género *Nanorthis*, que ha sido trasladado recientemente desde los ortoideos hasta los plectortoideos. Esta era la última de las especies de braquiópodos argentinos, que se describieron durante el siglo XIX en los trabajos pioneros de Kayser, y durante la década de 1930 en los de Kobayashi y Harrington, que aún no había sido revisada.

Agradecimientos

Es una contribución a los proyectos CGL2006-11176 e IGCP 503 “Ordovician Paleogeography and Paleoclimate”. El trabajo ha sido financiado parcialmente por CONICET y FONCyT.

Comunicaciones del Proyecto PICG 493

“Origen y declive de la biota del Véndico”

***Gaojiashania*: a social amoebozoan trace fossil from the upper Ediacaran of Siberia**

Gámez Vintaned, J.A.¹, Zhuravlev, A.Yu.¹ y Ivantsov, A.Yu.²

1: Grupo Murero-IUCA. Área y Museo de Paleontología. Departamento de Ciencias de la Tierra. Facultad de Ciencias. Universidad de Zaragoza. C/ Pedro Cerbuna, 12. E-50009 Zaragoza. España. gamez@unizar.es; andrey@unizar.es

2: Palaeontological Institute. Russian Academy of Sciences. ul. Profsoyuznaya 123. Moscow 117997. Russian Federation.

Introduction and geological setting

Ediacaran soft-bodied and skeletal fossils are well-known from almost all continents, but *Gaojiashania* and similar problematics have only been found to date in China, where they mostly occur in the upper Ediacaran strata of the Yangtze Platform. Although this interesting form has been known for over 20 years ago, its affinities has been never discussed in the context of general observations of the Ediacaran fauna.

Here we report the first finds of *Gaojiashania* from upper Ediacaran strata of the Yudoma Group in cliffs on the right Yudoma River bank near Nuuchchalakh Valley (Uchur-Maya region, south-eastern margin of the Siberian Platform), which we also re-describe as a trace fossil. Here the Yudoma Group has been subdivided into Members 1 to 11 by Semikhatov *et al.* (1970) (Fig. 1B). Finds of *Gaojiashania* are restricted to the 18-m thick Member 6, represented by an alternation of dark-grey thin-bedded siltstone and bluish-grey wavy-bedded dolomitic mudstone; the bedding planes of the latter are teeming with fossil remains. *Anabarites trisulcatus* appears in Member 11. The age of strata containing *Gaojiashania* is lower upper Ediacaran because an undisputed Nemakit-Daldynian skeletal assemblage appears in the uppermost 8 m of the Yudoma Group. Such an assemblage is found in the coeval Kyyry-Ytyga section that occurs upstream in the Yudoma River (Fig. 1A).

In the overlying basal Pestrotsvet Formation, other fossils of the *Purella antiqua* Zone are present. Moreover, in the same section 108 m below the top of the Yudoma Group (coeval with Member 10 of the Nuuchchalakh section) several anabaritid species co-occur with an upper Ediacaran skeletal fossil *Cloudina* ex gr. *C. riemkeae*. By correlation of the Nuuchchalakh and Kyyry-Ytyga sections, the *Gaojiashania* beds are underlain by strata of 553 ± 23 (2 σ) Ma (Zhuravlev *et al.*, 2009).

A similar sequence of fossils is observed in South China where the *Gaojiashania* assemblage (middle Dengying Formation) is followed by the *Cloudina*–*Sinotubulites* assemblage (upper Dengying Formation) which in turn is replaced by the lowermost Meishucunian (=upper Nemakit-Daldynian) *Anabarites trisulcatus*–*Protohertzina anabarica* assemblage with coeval trace fossils of Cambrian aspect (Kuanchuanpu Formation) (Hua *et al.*, 2000).

Material, repository and description

Seven slabs with several dozens of specimens of *Gaojiashania annulucosta* Zhang, Li & Dong in Ding *et al.*, 1992 from the Nuuchchalakh locality, Yakutia–Sakha Republic (Russia). The specimens are housed in the Palaeontological Museum of the Russian Academy of Sciences, Moscow (PIN, collection 4349).

G. annulucosta is a vermiform fossil consisting of a long chain of depressed meniscus-like segments densely stacked in irregular sinuous horizontal series with no distinct preferred direction; segments possess slightly flaring margins. Each specimen consists of a long set of meniscus-like (crescent) segments, slightly depressed into the matrix, stacked in irregular series. The length of the fossils is not constrained, and can extend to over 100 mm. The segment width is not consistent and varies significantly (from 1 to 4 mm) although it is constant within a single series. The segment density varies from 12 to 16 segments per 10 mm of the fossil length, independently of specimen width, so that wider specimens show a more dense segmentation. Slightly eroded specimens reveal the segments to be funnel-shaped (Fig. 2D). Segments are eccentrically nested and, probably possess a longitudinal crest which is visible in some sites of specimens as a continuous dark axial string (Fig. 2D). The vertical dimension is roughly estimated to be between 0.5 to 2 mm depending on the segment width. In some specimens, a possible juxtaposition of two separate fossils cannot be excluded (Fig. 2E). In other instances, a loop and radiating pattern are observed but the latter might be coincidental (Fig. 2E). Features of self-avoiding behaviour (phobotaxis) and coiling are detected (Fig. 2A, C, E). Fossils are easily detected on weathered rock surfaces, appearing bluish-grey on a yellowish-green background, but are almost un-recognisable on freshly split surfaces. In polished thin sections, the fossils are transparent. SEM-Link system analysis of these sections coated with gold reveal a mainly siliceous composition for segments but a dolomitic matrix composition. The silicification is probably secondary, as no traces of recrystallisation are observed.

Discussion

Siberian specimens do not differ significantly from the type material of *Gaojiashania annulucosta* from South China either in size range (1–4 mm in width against 1–6 mm) or in overall morphology. Originally *Gaojiashania* was described as a tubiculous body fossil but some authors have suggested a calcified algal affinity.

The difficulty of recognition of both Siberian and Chinese fossils on freshly-revealed bedding surfaces in contrast to their clear visibility on weathered rock surfaces, hints to the possibility that the ichnofossil-producer either fed selectively on reduced iron-rich mud or grew within it. This style of preservation favours a trace fossil interpretation if a foraging behaviour is invoked, since weathering would preferentially stain iron-bearing sediment but not the iron-depleted areas processed by the producer (Fig. 1D). The mottled and graded textures visible within *Gaojiashania* but not in the matrix further supports the proposition that this is a trace fossil rather than a body fossil (Figs. 1C, 2B). Similarly, the indeterminate ‘growth’ without a maximum size constraint and self-avoiding behaviour also point to a trace fossil assignment for *Gaojiashania* (Fig. 2C, E). However, *Gaojiashania* displays several distinct chain sizes within the same sampling set, and does not show any regularity in sinuosity but does display some coiling and curious loop-like structures (Fig. 2E).

It is possible that *Gaojiashania*, *Shaanxilithes*, and *Palaeopascichnus*-group fossils including the ‘Wonoka fossil’ are related. All of them are represented by segmented, elongated structures of indeterminate growth, sometimes with branching. Such forms appeared in the Early Mesoproterozoic time and are represented by *Horodyskia moniliformis* Yochelson & Fedonkin, 2000. *Horodyskia* has been compared to either macroalgae, or tissue-grade colonial eukaryotes with linearly arranged beads connected by a mudground stolon, or with chains of giant bacterial cells. The existence of transitional *Gaojiashania*–*Horodyskia* specimens support the close relation of these fossils. The only probable trace fossil that predates *Horodyskia*, is *Myxomitodes* Bengtson, Rasmussen & Krapez, 2007 found in the Palaeoproterozoic Stirling Range Formation (ca. 1.7 Ga) of Western Australia. It consists of smooth paired ridges cast in positive hyporelief along bedding planes.

A “slime mould behaviour model” seems to be plausible for the affinity of *Gaojiashania* and also *Myxomitodes*. *Gaojiashania* shows similarity to both the individual slime moulds’ slug footprints in the form of repeating unidirectional semicircular folds and also to the multiple slug trails which demonstrate an extremely irregular looping pattern (Wallraff & Wallraff, 1997). These differ, however, in size (Fig. 2F), which is an order of magnitude narrower than the smallest Siberian *Gaojiashania* specimen. Slime moulds also produce fruiting bodies which form some patterns similar to the ‘Wonoka fossil’ as well as to *Horodyskia*.

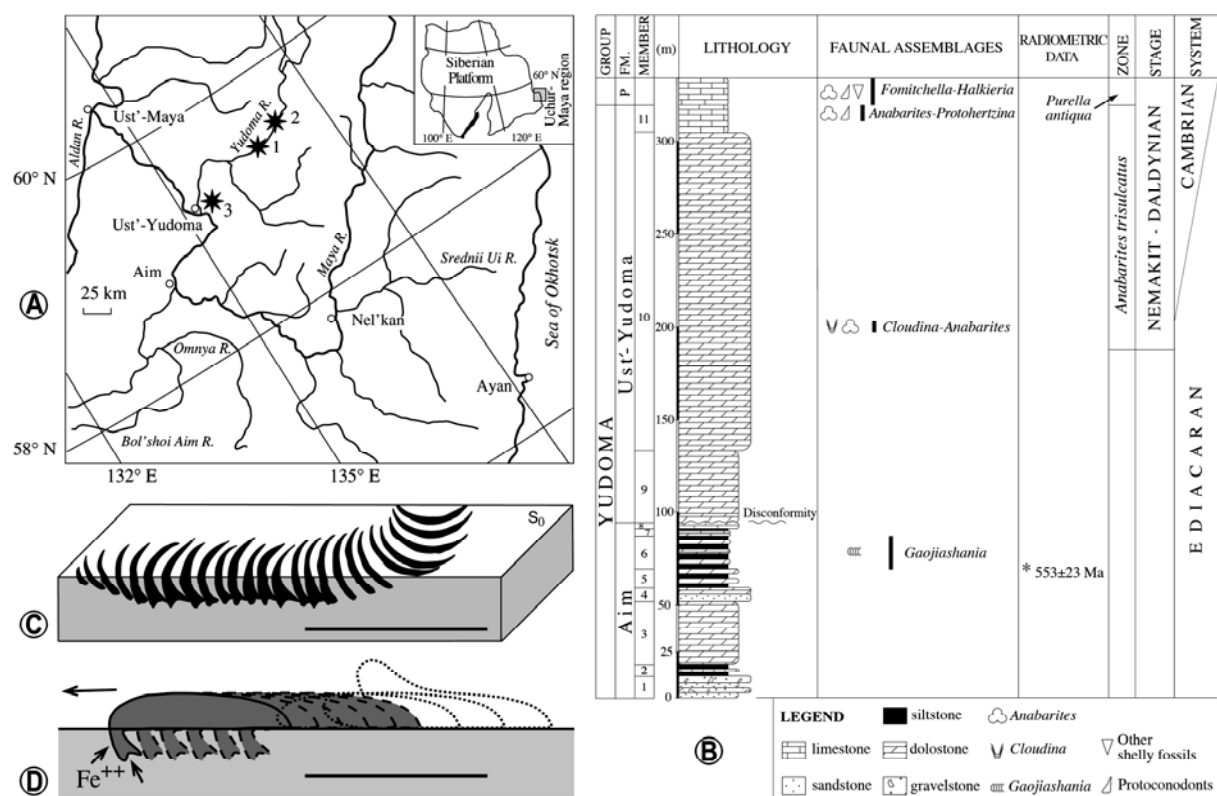


Figure 1. A: Map of the Uchur-Maya Region showing reference sections of the Yudoma River: 1, Nuuchchalakh; 2, Kyyry-Ytyga; 3, Ust'-Yudoma. B: Litho-stratigraphic column of the Nuuchchalakh section. I, Pestrotsvet; FM., formation. C: 3D-reconstruction of the trace fossil *Gaojiashania*. S0 – bedding plane. D: Interpretation of the trace (vertical section), made by a stem-group social amoebozoan feeding selectively on reduced iron-rich mud. Arrow indicates direction of motion. Scale bar, 1 cm. (From Zhuravlev *et al.*, 2009).

Modern mycetozoans are represented by terrestrial semiaquatic species. They show advanced features, suggesting that mycetozoans diverged after the plant-animal split, but before the divergence of fungi. Thus, slime moulds must have had marine predecessors.

Conclusions

Although slime moulds may have obtained multicellularity independently of metazoans, they present an attractive model of motile stem-group multicellular organisms which can be inferred to have inhabited Proterozoic sea-bottoms. Kuzdzal-Fick *et al.* (2007) in studying the ecology of the slime mould *Dictyostelium discoideum* discovered that its multicellular slug easily crosses certain physical barriers which its individual amoeboid cells were unable to pass through. This would allow it to gain an important selective benefit in exploiting new food sources and so extending its distribution. The acquisition of multicellularity might therefore perform a crucial role in the progressive opening up of new environments by Proterozoic life forms.

Gaojiashania and related Ediacaran and pre-Ediacaran fossils may represent a wide array of genuine trace fossils produced by a variety of multicellular, but not necessary metazoan, organisms as well as some giant protists. For this reasons, it seems premature to deny the presence of any complex trace fossils in Ediacaran and earlier strata.

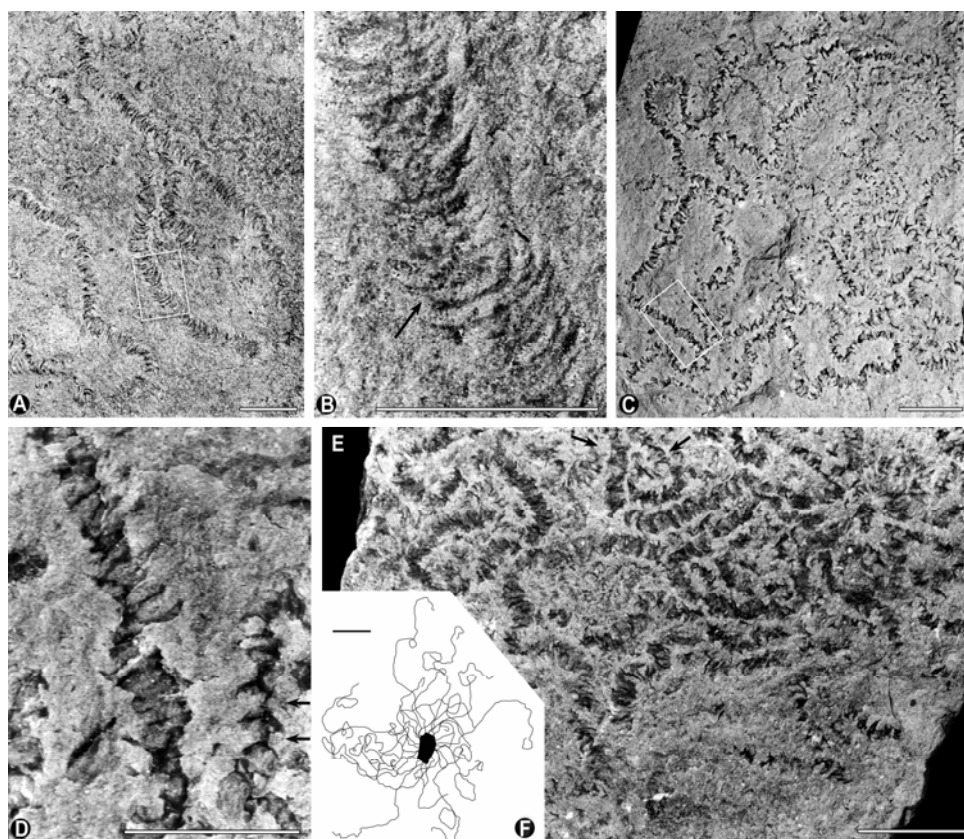


Figure 2. *Gaojiashania annulocosta* Zhang, Li & Dong in Ding *et al.*, 1992 on a dolomitic mudstone surface; Nuuchchalakh section, Yudoma River, Yudoma Group, upper Ediacaran Series: **A:** PIN 4349/4001, phobotaxis. **B:** Detail of (A), mottled texture (arrowed). **C:** PIN 4349/4002, axial crest (arrowed). **D:** PIN 4349/4005, coiling (arrowed) and phobotaxis. **E:** Trail pattern of *Dictyostelium discoideum* slugs with fruiting bodies (redrawn after photograph in Wallraff & Wallraff, 1997). Scale bar, 1 cm.

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), and IGCP 493 (“The Rise and Fall of the Vendian Biota”). AZ benefited from the grants MI042/2006, Depto. de Ciencia, Tecnología y Universidad (Gobierno de Aragón) and CB 3/08 Programa Europa XXI de Estancias de Investigación (CAI–CONAI+D) 2008.

References

- Hua, H., Zhang, L.-Y., Zhang, Z.-F. & Wang, J.-P. 2000. Fossil evidences of latest Neoproterozoic Gaojiashan biota and their characteristics. *Acta Palaeontologica Sinica* **39**, 507-515.
- Kuzdzal-Fick, J.J., Foster, K.R., Queller, D.C. & Strassmann, J.E. 2007. Exploiting new terrain: an advantage to sociality in the slime mold *Dictyostelium discoideum*. *Behavioral Ecology* **18**, 433-437.
- Semikhatov, M.A., Komar, V.A. & Serebryakov, S.N. 1970. The Yudoma Complex in the stratotype area. *Trudy Geologicheskogo instituta Akademii nauk SSSR* **210**, 1-207.
- Wallraff, E. & Wallraff, H.G. 1997. Migrating and bidirectional phototaxis in *Dictyostelium discoideum* slugs lacking the action cross-linking 120 kDa gelation factor. *Journal of Experimental Biology* **200**, 3213-3220.
- Zhuravlev, A.Yu., Gámez Vintaned, J.A. & Ivantsov, A.Yu. 2009. First finds of problematic Ediacaran fossil *Gaojiashania* in Siberia and its origin. *Geological Magazine* **146** (5).

Comunicaciones del Proyecto PICG 499

“Interacción marino-continental en el Devónico: evolución de los ecosistemas y del clima”

La estructura septalial de *Iberirhynchia Santaluciensis* Drot & Westbroek, 1966 (braquiópodo rinconélido) y su importancia sistemática

García-Alcalde, J.L.¹

1: Departamento de Geología, Área de Paleontología, Universidad de Oviedo, c/ Jesús Arias de Velasco, s/n, 33005 Oviedo (Asturias). email: jalcalde@geol.uniovi.es

J. Drot y P. Westbroek propusieron en 1966 el nuevo género *Iberirhynchia*, constituido exclusivamente por su especie-tipo *Iberirhynchia santaluciensis* Drot & Westbroek, un pequeño braquiópodo del Orden Rhynchonellida, abundante y característico en niveles de la transición Devónico Inferior-Devónico Medio de la Cordillera Cantábrica. Las referencias posteriores al género en Bohemia (Havlíček & Kukal, 1990, Havlíček, 1992) corresponden a otro u otros taxones diferentes.

En origen, el género se incluyó en la Familia Trigonirhynchiidae Schmidt, 1965, donde fue mantenido por la mayoría de autores posteriores. Savage (2002), en concreto, fijó su posición en el *Treatise on Invertebrate Paleontology* dentro de la Subfamilia Trigonirhynchiinae Schmidt, 1965. *Iberirhynchia*, posee, en efecto, características que lo acercan a los Trigonirhynchiidae: en el exterior, concha pequeña, triangular, completamente costada, con pliegue dorsal y seno ventral desarrollados y comisura dentada, y en el interior, placas dentales verticales y tabique medio dorsal, con estructura septalial cubierta, sin apófisis cardinal. Sin embargo, la estructura interna del tabique medio dorsal, es radicalmente diferente a la de *Trigonirhynchia* Cooper, 1942 y géneros relacionados. En éstos se trata de un auténtico septo, cuya parte axial es una capa delgada de calcita granular (mediotest), de génesis y estructura muy similares a los de la concha primaria, de la que se proyectan anterolateralmente fibras de concha secundaria, flanqueando el septo en toda su longitud (Westbroek, 1967). En cambio, en *Iberirhynchia* dicho tabique tiene su origen en un abombamiento medio del fondo de la valva que va ganando altura y grosor en el curso de la ontogenia por aposición de sucesivas láminas concéntricas de concha secundaria fibrosa. Este tipo de desarrollo se evidencia en el género y en muchos otros con la misma estructura, por la presencia de una marcada depresión longitudinal media, más o menos larga, en el exterior de la valva dorsal, ausente en los trigonirínquidos convencionales.

La copa dorsal, formada por la unión de las placas cardinales internas (placas crurales) al tabique medio dorsal constituido sólo por concha secundaria, lo denominó Rozman (1969) “seudoseptalio” y lo empleó para caracterizar su Subfamilia Rostricellulinae frente a otros taxones de Trigonirhynchiidae con verdadero septo medio.

Havlíček & Storch (1990) concedieron mucha importancia sistemática a la presencia o ausencia de pseudoseptalio, hasta el punto de reasignar numerosos géneros de Trigonirhynchiidae a otra familia, la de los Oligorhynchiidae Cooper, 1956, muy alejada de la anterior y considerada hoy día, incluso, perteneciente a una Superfamilia distinta, Ancistrorhynchoidea Cooper, 1956. En la misma línea, García-Alcalde (1998), incluyó en Oligorhynchiidae, entre otros, al antiguo taxón trigonirínquido, *Iberirhynchia*, y al nuevo género *Tectogonotoechia* García-Alcalde, 1998.

La reorganización sistemática propuesta por Savage (1996, 2002) ha limitado el concepto de Oligorhynchiidae a rinconélidos muy pequeños, paucicostados y alargados, carentes de cualquier estructura septalial o pseudoseptalial, aunque con tendencia a la formación de un abombamiento mediodorsal de concha secundaria fibrosa (pseudosepto). Por ello, la drástica enmienda propuesta por Havlíček & Storch (1990) para aquella Familia, que seguimos en su día (García-Alcalde, 1998), no parece ahora adecuada para reflejar la realidad sistemática de las formas discutidas.

Savage (1996, 2002), sin embargo, ha obviado las observaciones de Rozman (1969) y Havlíček & Storch (1990), distribuyendo entre las diferentes subfamilias de Trigonirhynchiidae las formas con pseudoseptalio. Estimamos, sin embargo, que existe una diferencia anatómica profunda, señalada en parte por Westbroek (1967), entre el repliegamiento profundo del epitelio externo a lo largo del plano de simetría en la valva dorsal, que da lugar al septo trigonirínquido convencional, y la simple secreción diferencial en dicha parte de la valva de mayor cantidad de concha secundaria, que conduciría a la formación de un pseudosepto. Esta diferencia sería comparable a la que presentarían con las anteriores formas carentes de diferenciación media sin ningún tipo de tabique medio, característica a la que el propio Savage (1996, 2002), entre otros autores, concede importancia sistemática frecuentemente supragenérica, incluso suprafamiliar.

Por esa razón, provisionalmente, asignamos todas las formas con pseudoseptalio o pseudosepto a la Superfamilia Ancistrorhynchoidea Cooper, 1956, sin descartar que las que tienen pseudoseptalio completo usualmente cubierto por conectivo y sin apófisis cardinal puedan agruparse en una unidad superfamiliar nueva.

Iberirhynchia Drot & Westbroek, 1966, sería así el tipo de la nueva Familia, Iberirhynchiidae, que combinaría caracteres trigonirínquidos con la presencia de pseudoseptalio bien desarrollado. A dicha Familia y a la Subfamilia Iberirhynchiinae pertenecerían, además del género tipo, al menos, *Tectogonotoechia* García-Alcalde, 1998, *Ancillotoechia* Havlíček, 1959, *Aratoechia* Havlíček, 1982 y *Microsphaeridiorhynchus* Sartenauer, 1970, con estructuras pseudoseptaliales completas, sin apófisis cardinal pero con conectivo completo, placas dentales verticales y ornamentación simple. Otros géneros como *Myrmirhynch* Havlíček, 1982 y *Sufetirhynchia* Havlíček, 1982 podrían integrar una nueva unidad subfamiliar dentro de Iberirhynchiidae, los Mymirhynxiinae, separada de la anterior por la ornamentación radial dividida. Los Rostricellulinae Rozman, 1969 y los Virginiatinae Amsden, 1974 pertenecerían también a la nueva Familia, y se caracterizarían principalmente, los primeros por la ausencia de conectivo y los segundos por la posesión de conectivo parcial, ausente en algunos casos.

Es posible que más géneros incluidos entre los Trigonirhynchiidae, una familia excesivamente comprensiva (ver Savage, 2002), posean pseudoseptalio y deban reasignarse a Iberirhynchiidae o a otros taxones ancistrorincoideos, pero para acreditarlo habría que realizar

una revisión detallada de las características internas dorsales de todas las formas de aquella Familia, en particular de las menos conocidas, que está fuera del alcance del presente trabajo.

A tenor de las edades y distribución paleogeográfica de los géneros discutidos, los Iberirhynchiidae nov. fam. pudieron originarse en el Ordovícico Medio (Darriwiliense), con un tronco basal constituido por el cosmopolita *Rostricellula* Ulrich Cooper, 1942 y los Rostricellulinae Rozman, 1969, del Ordovícico Medio al Silúrico Inferior, de los que derivarían en el Ordovícico superior los Virginiatinae Amsden, 1974, también con amplia distribución paleogeográfica. Más tarde, a lo largo del Silúrico, aparecerían, por una parte, los propios Iberirhynchiinae nov.subfam., siendo *Ancillotoechia* Havlíček, 1959, una forma cosmopolita del Silúrico medio al Devónico más bajo, su forma más generalizada y, probablemente, ancestral, y una rama lateral especializada, de origen oscuro, los Mirmirhynxiinae nov.subfam., del Silúrico medio al superior acantonados en Bohemia. Los Niorhyniidae Savage, 1996, del Silúrico, con pseudoseptalio completo, con o sin conectivo pero careciendo de placas dentales y con ornamentación radial dividida, podría constituir un grupo hermano de los Iberirhynchiidae dentro de los Ancystrorhynchoidea o integrar con ellos una nueva unidad superfamiliar.

La historia y relaciones de *Iberirhynchia*, el género más moderno de la Subfamilia Iberirhynchiinae, con los demás taxones del grupo de Euroamérica y Gondwana: *Microsphaeridiorhynchus*, del Ludloviense al Lochkovense y *Tectogonotoechia*, del Lochkovense y Praguense, no están claras en el estado actual de conocimientos. La aparente desconexión de las formas del Emsiense superior cantábrico con sus posibles raíces es un hecho intrigante que fue puesto también en evidencia en otros grupos de braquiópodos, por ejemplo, en el espiríferido *Boucotiellina* García-Alcalde, 2004, el último género conocido de Cyrtinopsidae (García-Alcalde, 2004, 2005). Este fenómeno, mal conocido aún, parece relacionado, al menos temporalmente, con la reducción, incluso la desaparición, de barreras oceánicas entre Gondwana y los paleocontinentes septentrionales durante el Emsiense superior en el curso de la formación de Pangea Menor.

Agradecimientos

Este trabajo forma parte del proyecto PICG 499 “Evolución de los ecosistemas y climas durante el Devónico” y fue financiado por el proyecto MEC-05-CGL 2005-03715 “Fases de desarrollo de asociaciones de corales y estromatoporoides en el Devónico inferior de la Cordillera Cantábrica (NO de España) y relación de estos sucesos con eventos geo-biológicos” y Fondos FEDER.

Referencias

- Drot, J and Westbroek, P. 1966. *Iberirhynchia santaluciensis*, nouveau rhynchonellacea du Dévonien de Léon (Espagne). *Leidse Geologische Mededelingen* **38**, 165-172.
- García-Alcalde, J.L. 1998. Braquiópodos rinconélidos del Lochkovense (Devónico Inferior) de la Cordillera Cantábrica (Norte de España). *Geobios* **31**, 767-789.
- García-Alcalde, J.L. 2004. Lower Devonian Delthyridoidea (Brachiopoda, Delthyridina) of the Cantabrian Mountains (N Spain). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique* **74**, supplement, 9-38.
- García-Alcalde, J.L. 2005. Paleobiogeografía de Cyrtinopsidae (Braquiópodos Delthyridina del Silúrico y Devónico). *Revista Española de Paleontología* **20**, 169-176.
- Havlíček, V. 1992. New Lower Devonian (Lochkovian-Zlichovian) rhynchonellid brachiopods in the Prague Basin. *Sborník Geologických Věd. Paleontologia* **32**, 55-122.

- Havlíček, V. and Kukal, Z. 1990. Sedimentology, benthic communities, and brachiopods in the Suchomasty (Dalejan) and Acanthopyge (Eifelian) Limestones of the Koneprusy area (Czechoslovakia). *Sborník Geologických Věd. Paleontologia* **31**, 105-205.
- Havlíček, V. & Štorch, P. 1990. Silurian brachiopods and benthic communities in the Prague Basin (Czechoslovakia). *Rozpravy Ústředního ústavu geologického* **48**, 1-275.
- Rozman, Kh. S. 1969. Pozdneordoviskie Brachiopody Sibirskoi Platformy. *Paleontologicheskii Zhurnal* **1969**, 86-108.
- Savage, N.M. 1996. Classification of Paleozoic rhynchonellid brachiopods. In: P. Copper & J. Jin (eds.) *Brachiopods*, Proceedings 3 International Brachiopod Congress, Sudbury, Ontario, Canada, 2-5 septiembre 1995. Balkema/Rotterdam/Brookfield, 249-260.
- Savage, N.M. 2002. Rhynchotrematoidea. In: R.L. Kaesler (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*, H4, Rhynchonelliformea (part) revised, 1047-1091.
- Westbroek, P. 1967. Morphological observations with systematic implications on some Palaeozoic Rhynchonellida from Europe, with special emphasis on the Uncinulidae. *Leidse Geologische Mededelingen* **41**, 1-82.

Nuevos datos lito-biostratigráficos de la sección Basibé, Pirineo Aragonés

Liao, J.-C.^{1,2} y Valenzuela Ríos, J.I.²

1: Dpto. de Paleontología. Universidad Complutense de Madrid; c/José Antonio Novais, 2, E-28040 Madrid, España.

2: Dpto. de Geología, Universitat de València, c/Dr. Moliner 50, E-46100 Burjasot, España.

El conocimiento estratigráfico del Devónico Medio y Superior de la Subfacies Sierra Negra en el Pirineo Central Español es aún muy escaso (Valenzuela-Ríos & Liao, 2006); por lo tanto, toda información contrastada es de gran valor para la reconstrucción de la historia geológica de esta subfacies y de su relación con otras áreas. Tales informaciones se han registrado en dos secciones en los alrededores de Benasque, las secciones Ampriú y Basibé. La primera sección ha sido destruida recientemente debido al acondicionamiento y mejora del estado de la carretera para el acceso a un área de estación de ski; la segunda probablemente sufrirá las mismas consecuencias que el anterior, pero esta vez, sería debido a un proyecto megalómano que consistirá en la construcción en el Pirineo de la mayor estación de ski española, conectando varias estaciones previamente aisladas.

La importancia de la sección Basibé se debe a la existencia de una asociación faunística única de las primeras formas tempranas del género *Ancyrodella*, incluyendo las especies *Ad. binodosa*, *Ad. pristina*, *Ad. soluta* y dos nuevas formas que se caracterizan por la presencia de dos nodos a ambos lados de la plataforma con variación morfológica según la disposición de estos nodos. En algunos ejemplares las carenas anterior y posterior forman un ángulo casi recto con respecto a las secundarias, confiriéndoles un aspecto cruciforme. Se han descrito recientemente especímenes con uno o dos grandes nodos a ambos lados de la plataforma, concretamente *Ad. postbinodosa* (Uyeno y Wendte, 2005), pero este taxón difiere claramente de las formas pirenaicas en algunos aspectos diagnósticos de la ornamentación.

La posición estratigráfica de estas nuevas formas correspondería a las zonas MN1 y MN2 y sus aspectos morfológicos son claves para entender la evolución de las primeras formas del género *Ancyrodella*.

Además de la importancia para la interpretación filogenética de este grupo, esta sección es

relevante para el esclarecimiento de la estratigrafía del Devónico Superior de la Subfacies Sierra Negra, y su comparación con otras subfacies, y permite claramente separarla de la Subfacies Renanué.

Por lo tanto, la investigación en esta área es de prioridad máxima ya que muchas veces, las actuaciones humanas impulsadas por intereses económicos actúan causando daños irreversibles al patrimonio científico.

Agradecimientos

Esta comunicación es una contribución del Grupo de Trabajo Español del proyecto PICG nº 499, acogida a la ACI2008-0796, del MICINN.

Referencias

- Uyeno, T.T. y Wendte, J.C. 2005. Conodont Biostratigraphy and physical stratigraphy in two wells of the Beaverhill Lake Group, upper Middle to lower Upper Devonian, Central Alberta, Canada. *Bulletin of American Paleontology* **369**, 151-171.
- Valenzuela-Ríos, J. I. y Liao, J.C. 2006. Annotations to Devonian Correlation Table, R 357-360 di-ds 06: Spanish Central Pyrenees, southern part. *Senckenbergiana lethaea* **86**, 105-107.

Análisis cluster de doble entrada para el estudio de paleocomunidades: un ejemplo del Devónico Inferior de Celtiberia, España

Manzanares, E.¹ y Botella, H.²

1: Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biología Evolutiva, Burjassot 46100. Valencia. España. estmanu@alumni.uv.es.

2: Dpto. Geología. Universitat de València, Burjassot, 46100.Valencia.España. hector.botella@uv.es.

La Depresión Axial del Río Cámaras (DARC, Carls, 1988) se localiza en la parte sureste de la Cordillera Ibérica, siendo una de las ocho áreas con afloramientos Devónicos reconocidas en Celtiberia por Carls (1999). En la DARC encontramos afloramientos de sedimentos marinos, principalmente de plataforma somera, de edades comprendidas entre el Silúrico Superior y el Devónico Superior (aunque faltan algunos tramos). Los trabajos paleontológicos en este área se iniciaron ya en el siglo XIX (e.g. Donayre, 1873) y se intensifican considerablemente a partir de 1960 con el inicio de los estudios del Profesor Peter Carls (Universidad de Braunschweig, Alemania) y su equipo de trabajo, quien desde entonces ha realizado actividades de campo prácticamente cada año. Como resultado de estos trabajos, hoy en día se conoce muy bien la estratigrafía, las condiciones paleoambientales y el contenido fósil de la DARC. Las sucesiones faunísticas de braquiópodos, trilobites, conodontos, ostrácodos, vertebrados y otros varios grupos fósiles que han sido estudiadas en detalle, proporcionan, junto con la información sedimentológica, una información consistente acerca de ciertas variables físicas como por ejemplo batimetría, energía del agua, estabilidad del sustrato o materia suspendida (Dojen, 2005). Este *background* de estudios paleontológicos y estratigráficos convierte a la DARC en un área excepcional para estudios de paleoecología evolutiva. Así pues, hemos iniciado un estudio donde pretendemos identificar y caracterizar paleocomunidades, mediante el uso de técnicas bioinformáticas, con el fin de poder analizar su estructura, evolución y patrones de reemplazamiento en un área concreta (i.e. la DARC) a lo largo de amplios periodos de tiempo (i.e. Devónico Inferior).

El objetivo de esta comunicación es presentar una primera aproximación al uso de métodos de análisis cluster de doble entrada, (con ligeras modificaciones a la metodología propuesta por Sepkoski & Sheehan (1981), y Springer & Bambach (1985)) para la identificación y caracterización de paleocomunidades a lo largo del Lochkoviense (aproximadamente 4,2 ma) de la DARC.

El Lochkoviense en la DARC engloba la parte superior de la Formación Luesma y la parte inferior y media de la formación Nogueras. En general representan ambientes típicos de plataforma, si bien debido a pequeños cambios en el nivel del mar, pasamos de encontrar una amplia representación de especies típicas de aguas someras a una mayor presencia de organismos adaptados a ambientes de plataforma más profunda (Carls, 1999). Los datos faunísticos usados para los análisis fueron originalmente facilitados por el Prof. Carls en forma de una tabla de doble entrada donde se encuentra detallada toda la fauna encontrada a lo largo de décadas de años de trabajos de campo (más de 140 taxones, incluyendo gran número de invertebrados marinos como conodontos, dermosponjas, poliquetos, braquiópodos, bivalvos, ostrácodos, trilobites y equinodermos; así como vertebrados marinos en una menor representación) distribuidos en 68 niveles que abarcan en detalle el intervalo de tiempo estudiado (Lochkoviense). Esta tabla se completa con datos de la literatura (e.g. Dojen, 2005 para los ostrácodos) y con datos propios (especialmente para vertebrados) de los mismos niveles.

Se ha utilizado el programa R para realizar el análisis estadístico del contenido paleontológico de los niveles estudiados a lo largo del Lochkoviense. Mediante los paquetes Biodiversity y fossil se obtuvieron dos cluster: uno para agrupar los estratos según su contenido paleontológico (Q-mode) y otro en el que se agrupan las especies según su presencia o ausencia en cada uno de los estratos de la columna (R-mode). En ambos casos se ha utilizado el índice de Jaccard para construir las matrices de similitud y el anillamiento se obtuvo por consenso de distintos dendogramas obtenidos a partir de distintos índices (*complete*, *MGUVA*). Posteriormente, ambos cluster fueron enfrentados para construir el cluster de doble entrada, que nos proporciona información de la relación entre las especies (R-mode) y las muestras (Q-mode) la cual no se puede obtener a partir de dendogramas individuales; obteniéndose así las posibles comunidades que existieron durante este tiempo. Los resultados preliminares de nuestros datos permiten identificar al menos cuatro paleocomunidades a lo largo del intervalo de estudio usando un índice de 0.4 o mayor para determinar los agrupamientos. La caracterización de estas paleocomunidades y su distribución temporal permite evaluar posibles cambios en la estructura y complejidad de las redes tróficas durante el Lochkoviense en la DARC.

Agradecimientos

Agradecemos al Prof. Peter Carls por facilitarnos los datos taxonómicos utilizados en este estudio. Esta comunicación es una contribución del Grupo de Trabajo Español del proyecto PICG nº 499.

Referencias

- Carls, P., 1988. The Devonian of Celtiberia (Spain) and Devonian paleogeography of SW Europe. . In: *Devonian of the World*, (N.J. McMillan, A.F. Embry and D.J. Glass editores). Memoir of the Canadian Society of Petroleum Geologist, Calgary. 421-466.
- Carls, P., 1999. El Devónico de Celtiberia y sus fósiles. In: *Memorias de las VI Jornadas Aragonesas de Paleontología. "25 Años de Paleontología Aragonesa" Homenaje al Prof. Leandro Sequeiros J.A. Gómez Vintaned and E. Liñan* (editors). Institución Fernando el Católico. 101-164.

- Dojen, C., 2005. Early Devonian ostracods of Celtiberia (NE Spain)-Taxonomy, palaeoecology, biostratigraphy and biogeography, Technische Universität, Braunschweig, 256 pp.
- Donayre, F.M., 1873. Bosquejo de una descripción física y geológica de la provincia de Teruel. *Memorias de la comisión del Mapa Geológico de España* **1**, 1-125.
- Sepkoski, J. J. Jr., & P. M. Sheehan. 1983. Diversification, faunal change, and community replacement during the Ordovician radiations. In: *Biotic interactions in Recent and fossil benthic communities* (M. J. S. Tevesz and P. L. McCall (editores)) . Plenum, New York. 673-718.
- Springer, D.A. & Bamabch, R.K. 1985. Gradient versus cluster analysis of fossil assemblages: a comparison from the Ordovician of southwestern Virginia. *Lethaia* **18**, 181-198.

Conodontos del Emsiense (Dévónico Inferior) en las subfacies Baliera (Pirineos Aragoneses)

Martínez-Pérez, C.¹ y Valenzuela-Ríos, J.I.¹

1: Departamento de Geología, Universitat de València. C/Dr. Moliner, 50. CP. 46100, Burjassot (Valencia, España). Carlos.Martinez-Pérez@uv.es, Jose.I.Valenzuela@uv.es.

El pasado año, la Subcomisión Internacional del Devónico (SDS) decidió revisar el límite inferior del Piso Emsiense, para acercarlo lo más posible al sentido original tradicional. Este nuevo límite se basará también en conodontos, dentro del linaje del grupo de *Polygnathus excavatus*. En los Pirineos y referente a este límite destacan dos secciones en la Subfacies Baliera (Isábena 1 y Baliera 6), cuyo contenido en conodontos comprende el límite Praguense/Emsiense (P/E). El objetivo de este trabajo es, por tanto, la descripción e interpretación de esta secuencia de conodontos en los alrededores del P/E.

Ambas secciones se han levantado en materiales de la Fm. Basibé, y más específicamente en su miembro superior (Mb. Llaviéro), caracterizado por calizas organógenas tableadas algo dolomitizadas de color negro y azul.

La sección Isábena 1 consta de 16 tramos y tiene una potencia de unos 18 m. El primer nivel que proporcionó conodontos fue la capa 5 con *Polygnathus pireneae* e *Icriodus curvicauda*. Ligeramente por encima, en la capa 6, aparece el primer registro de *Ic. celtibericus*, mientras que en la capa 7b se registra *Pandorinellina?* sp. En la siguiente capa (8) se registran por primera vez *Po. kitabicus* y "*Ozarkodina*" *miae*, indicando la primera aparición de *Po. kitabicus* el comienzo de la zona *kitabicus*, así como el actual límite de la base del Emsiense según la SDS (Yolkin *et al.*, 1994). Los siguientes registros significativos se dan en la capa 10C, donde destaca la primera aparición de *Po. exc. excavatus*, junto con otros taxones como *Po. pireneae*, *Po. kitabicus*, *Ic. curvicauda*, *Ic. celtibericus*, "*Ozarkodina*" *miae* y *Pandorinellina?* sp, siendo *Po. exc. excavatus* el indicador de la siguiente biozona (zona *excavatus* inferior). Ligeramente por encima, capa 10J, destaca el único registro en la sección de *Po. sokolovi*. El siguiente nivel con una abundante fauna de conodontos es la capa 10M, donde se ha registrado un gran número de taxones, destacando el primer registro de *Po. pannonicus*, taxón que se cita por primera vez en los Pirineos. Por otro lado, en este mismo nivel se produce la última aparición de *Po. kitabicus* y *Pandorinellina?* sp.

En la siguiente capa (11), a unos 135 cm de la base de la misma, se registra por primera vez *Po. excavatus* ssp. 114, especie que indica el comienzo de la zona *excavatus* media,

siendo este taxón el índice bioestratigráfico sugerido por Carls *et al.* (2008) para definir la base del Emsiense en su futura redefinición. Además de *Po. excavatus* ssp. 114, también se han registrado en esta capa *Po. pireneae* e *Ic. celtibericus*. Por otro lado, en la capa 13 se ha registrado *Po. exc. excavatus* junto a los últimos registros de *Po. pireneae*, *Po. pannonicus*, *Ic. curvicauda* e *Ic. celtibericus*, y en la base de la capa 14 destaca el primer registro de *Ic. sigmoidalis* junto a *Po. exc. excavatus* (Valenzuela-Ríos, 1994, 2001). Por último, los registros más altos de la sección se han obtenidos en la capa 16c, donde se han registrado conjuntamente *Po. exc. excavatus*, *Ic. sigmoidalis* y el primer y único registro de *Ic. bilatericrescens* (Valenzuela-Ríos, 1994, 2001), perteneciendo todavía estos niveles a la zona *excavatus* media.

La sección Baliera 6 comienza en la parte inferior del Mb. LLaviero de la Fm. Basibé, cerca del contacto con el miembro infrayacente (Mb. San Silvestre). Consiste en unos 28 metros de calizas gris-azuladas tableadas de espesores decimétricos con algunos tramos de calizas masivas, donde se han podido distinguir un total de 64 tramos. De estos 64 tramos, el primer nivel que ha proporcionado conodontos es el 1b, donde han aparecido conjuntamente *Po. pireneae* e *Ic. curvicauda*, asociación que puede pertenecer tanto al Praguense terminal como al Emsiense basal (zonas *pireneae* o *kitabicus*). Sin embargo, la presencia en la capa 3 de *Po. exc. excavatus*, el indicador del comienzo de la zona *excavatus* inferior, podría indicar que los niveles inferiores pertenecerían ya a la zona *kitabicus*, aunque el primer registro del taxón nominal, *Po. kitabicus*, no se produce hasta la capa 8. El siguiente nivel con registros significativos se produce en la capa 12 con *Po. excavatus* ssp. 114, indicando el comienzo de la zona *excavatus* media (*sensu* Yolkin *et al.*, 1994), siendo este taxón, como ya hemos comentado, el sugerido por Carls *et al.* (2008) para redefinir la base del Emsiense. Por encima, en la capa 14, destaca el primer registro de *Po. pannonicus*, taxón descrito por primera vez en esta sección.

El siguiente nivel que ha proporcionado un registro abundante de conodontos es el nivel 23, donde destaca la primera aparición de *Ic. bilatericrescens*. En la capa 34, se produce el último registro de *Po. pireneae*, solapando ampliamente con el rango de *Po. exc. excavatus*. Por otro lado, y ligeramente por encima, en la capa 37, se identifica la primera aparición de *Pandorinellina?* sp. Los siguientes registros significativos se dan en la capa 48, donde destaca el primer registro de *Po. gronbergi*, siendo éste el indicador del comienzo de la zona *gronbergi*. Los registros de *Po. gronbergi* se extienden hasta la capa 49, donde destaca el primer registro de *Po. nothoperbonus*, el indicador de la siguiente biozona (zona *nothoperbonus*). En esta misma capa se produce la única aparición en esta sección de *Ic. gracilis* y el primer registro de *Criteriognathus steinhornensis* ssp. En esta capa 49, se produce además el último registro de *Po. pannonicus*, *Ic. curvicauda* e *Ic. bilatericrescens*. Inmediatamente por encima, en la capa 50, se producen los últimos registros con abundantes conodontos, reconociéndose por última vez en la sección taxones como *Po. exc. excavatus*, *Po. excavatus* ssp. 114, *Po. nothoperbonus*, *Pandorinellina?* sp. y *Cr. steinhornensis* ssp.

Los conodontos de las secciones Isábena 1 y Baliera 6, son de gran importancia para la bioestratigrafía local y suprarregional, habiéndose reconocido en la sección Isábena 1 el actual límite P/E y las biozonas *pireneae*, *kitabicus*, *excavatus* inferior y media. En la sección Baliera 6 se reconocen las biozonas *excavatus* inferior y media, y *nothoperbonus*, aproximándose la biozona *kitabicus*. lo que nos permite una estrecha correlación entre ambas secciones.

Estos datos permiten una estrecha correlación entre ambas secciones, demostrando su potencial en la contribución al mejor entendimiento del actual y futuro límite P/E.

Agradecimientos

Esta comunicación es una contribución del Grupo de Trabajo Español del proyecto PICG nº 499: “Devonian land-sea interaction: evolution of ecosystems and climate” (DEVEC), acogida a la ACI2008-0796, del MICINN.

Referencias

- Carls, P., Slavík, L. & Valenzuela-Ríos, J.I. 2008. Comments on the GSSP for the basal Emsian stage boundary: the need for its redefinition. *Bulletin of Geosciences* **83**, 383–390.
- Valenzuela-Ríos, J.I. 1994. Conodontos del Lochkoviense y Praguense (Devónico Inferior) del Pirineo Central español. *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza* **5**, 178 pp.
- Valenzuela-Ríos, J.I. 2001. Polygnátidos primitivos en los Pirineos; un argumento más en contra del actual límite Praguense/Emsiense (Devónico Inferior) en Zinzilbán (Uzbekistán). In: G. Melendez, Z. Herrera, G. Delvene & B. Azanza (eds.), *Los fósiles y la Paleogeografía. Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza (SEPAZ)* **5.2**, 571-577.
- Yolkin, E.A., Weddige, K., Izokh, N.G. & Erina, M.V. 1994. New Emsian conodont zonation (Lower Devonian). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* **168**, 139-157.

Corales y estromatopóridos de Devónico Inferior de los Alpes Cárnicos

May, A.¹ y Pohler, S.M.L.²

1: C/ Cañada, 69, 5ºB, 28850 Madrid. España. may_devonian@yahoo.es

2: Marine Studies, University of the South Pacific, Suva. Fiji. pohler_s@usp.ac.fj

Aunque en el Devónico Medio los arrecifes tenían una amplia distribución (casi mundial), durante el Praguense (Devónico Inferior), los arrecifes fueron escasos. En la formación “Calizas de Hohe Warte” en el Macizo de Seewarte y Hohe Warte en los Alpes Cárnicos (Hubmann *et al.*, 2003), en la frontera entre Austria e Italia está representado uno de estos pocos arrecifes praguenses.

Se estudia la formación “Calizas de Hohe Warte” en los afloramientos situados en la base del acantilado de la Seewarte. Esta formación representa al Praguense y una parte del Emsiense inferior (Hubmann *et al.*, 2003). La secuencia empieza con calizas de crinoideos; sobre ellas se desarrollan estructuras arrecifales; especialmente en la parte superior se observan arrecifes parches bien desarrollados. Los bioconstructores son estromatopóridos, corales tabulados, corales rugosos y *Fistulella undosa* Shuysky, que se interpreta como un hidrozoo problemático. La facies de las “Calizas de Hohe Warte” ha sido descrita por Pohler *et al.* (2007). A continuación, se proporciona una lista con los fósiles identificados en las láminas delgadas:

Corales tabulados:

Heliolites aff. *wernerii* Oekentorp & Brühl, 1999

Helioplasma aff. *aliena* Galle, 1973

Favosites styriacus Penecke, 1894

Platyaxum (Roseoporella) altechedatense (Dubatolov, 1959)

Scoliopora (Protoscoliopora) puberulus (Janet in Dubatolov et al., 1968) (muy frecuente)

Coenites falsus Dubatolov, 1963

Aulopora (Mastopora) sp.

Corales rugosos:

Fasciphyllum sp.

Stauromatidium aff. marylandicum (Swartz, 1913)

Cystimorpha indet.

Estromatopóridos:

Actinostroma? ex gr. *clathratum* Nicholson, 1886 ?

Plectostroma latens (Počta, 1894) (muy frecuente)

Schistodictyon? sp.

Estromatopóridos indet.

Microproblemática:

Fistulella undosa Shuysky, 1973 (muy frecuente)

Renalcis granosus Vologdin, 1932

Distribuciones geográficas y estratigráficas citadas en la literatura

Heliolites wernerii Oekentorp & Brühl, 1999 se conocía hasta ahora solamente del Eifeliense inferior de las montañas del Eifel (Alemania).

Helioplasma aliena Galle, 1973 se conocía hasta ahora solamente del Eifeliense de Koneprusy en Bohemia. Pero *Helioplasma kolihai* Kettnerová, 1933, una especie estrechamente relacionada, se conoce en el Praguense de Koneprusy.

Favosites styriacus Penecke, 1894 se conoce del Emsiense y Eifeliense de Austria, del Emsiense de Francia y Asturias y del Praguense de Vietnam.

Platyaxum (Roseoporella) altechedatense (Dubatolov, 1959) se conocía hasta ahora solamente del Givetiense dudoso del oeste de Siberia.

Scoliopora (Protoscoliopora) puberulus (Janet in Dubatolov et al., 1968) se conocía hasta ahora solamente de una parte superior del Devónico Inferior de los Urales. Pero *Scoliopora (Protoscoliopora) franciscae* Hladil, 1989, una especie estrechamente relacionada, se conoce en el Praguense de Koneprusy.

Coenites falsus Dubatolov, 1963 se conocía hasta ahora solamente de una parte inferior del Devónico Inferior del oeste de Siberia.

Stauromatidium marylandicum (Swartz, 1913); excepto un hallazgo en Asia (Uzbekistán) este género se conocía hasta ahora solamente en el Lochkoviense de América del Norte, (Pedder & Oliver, 1982), donde se registra en ambos grandes dominios paleobiogeográficos, el “Eastern Americas Realm” y el “Old World Realm”.

Actinostroma clathratum Nicholson, 1886 está presente en muchas localidades en Europa, Asia, África del Norte, Australia y Canadá desde el Emsiense hasta el Frasnense. Habiendo sido descritos los más antiguos del Praguense de Koneprusy en Bohemia por May (2005).

Plectostroma latens (Pocta, 1894) se conocía hasta ahora solamente del Praguense de Koneprusy en Bohemia donde es uno de los estromatopóridos más comunes (May, 2005).

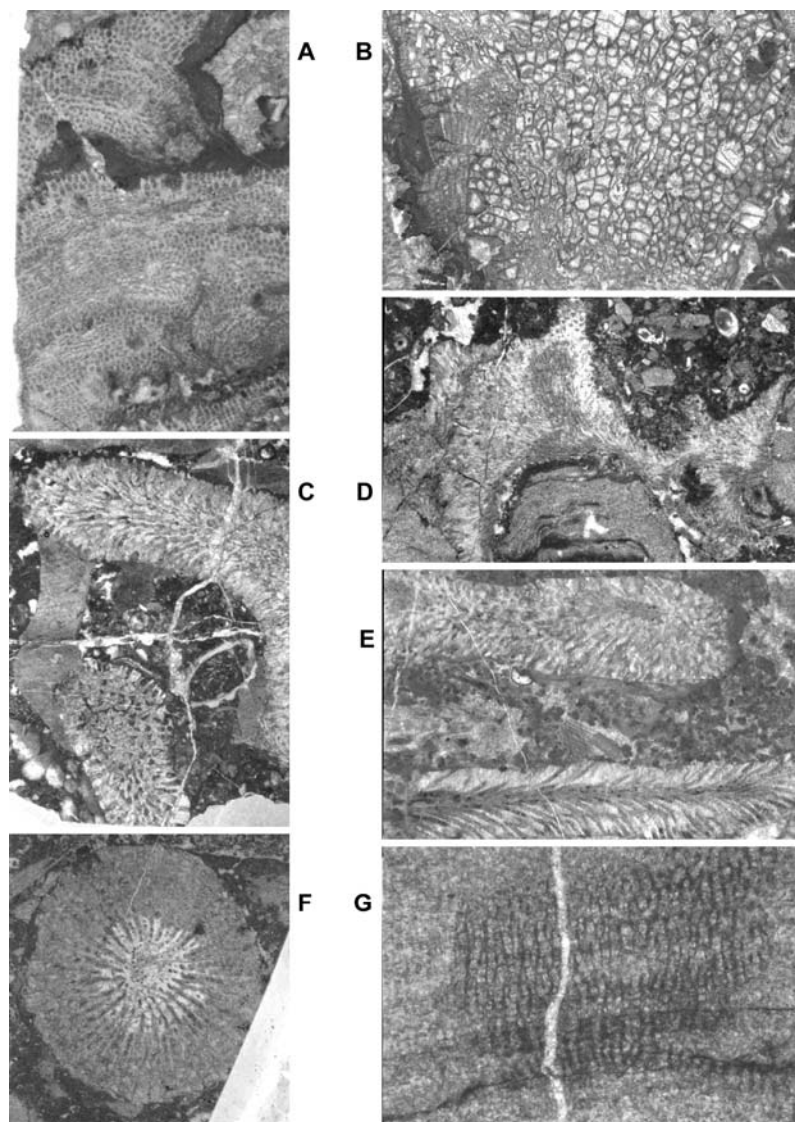


Figura 1. Fotos de láminas delgadas de corales y estromatopóridos de las “Calizas de Hohe Warte” de Seewarte. **A:** *Helioplasma* aff. *aliena* Galle, 1973, x 6,7. **B:** *Heliolites weneri* Oekentorp & Brühl, 1999, x 4,2. **C:** *Scoliopora* (*Protoscoliopora*) *puberulus* (Janet in Dubatolov et al., 1968) , x 4,2. **D:** *Platyaxum* (*Roseoporella*) *altechedatense* (Dubatolov, 1959), x 4,2. **E:** *Coenites falsus* Dubatolov, 1963, x 6,7. **F:** *Stauromatidium* aff. *marylandicum* (Swartz, 1913), x 3,4. **G:** *Plectostroma latens* (Počta, 1894), x 13,4.

Interpretación

Los corales y estromatopóridos confirman una edad desde el Praguense hasta el Emsiense (inferior). Se trata de una fauna típica del “Old World Realm”.

Se observa muchas similitudes entre las “Calizas de Hohe Warte” y el complejo arrecifal del Praguiense de Koneprusy (Bohemia). No solamente en las facies, sino también en las relaciones de la fauna de estromatopóridos y corales. Esto es destacable, porque la investigación sobre los estromatopóridos (May, 2005 y los briozoos (Ernst & May, 2009) de Koneprusy apuntan a un desarrollo independiente y aislado del arrecife de Koneprusy.

Agradecimientos

Esta comunicación es una contribución del Grupo de Trabajo Español del proyecto PICG nº 499.

Referencias

- Hubmann, B., Pohler, S.M.L., Schönlaub, H.-P. & Messner, F., 2003. Paleozoic Coral-Sponge Bearing Successions in Austria. *Berichte der Geologischen Bundesanstalt* **61**, 1-91.
- Ernst, A., & May, A. 2009. Bryozoan fauna from the Koneprusy Limestone (Pragian, Lower Devonian) of Zlatý Kun near Koneprusy (Czech Republic). *Journal of Paleontology* **83** (5), 767–782.
- May, A. 2005. Die Stromatoporen des Devons und Silurs von Zentral-Böhmen (Tschechische Republik) und ihre Kommensalen. *Zitteliana* **B25**, 117-250.
- Pedder, A. E. H. & Oliver, W. A., jr., 1982. *Stauromatidium* and Stauromatidiidae, new genus and family of Upper Silurian and Lower Devonian rugose corals. *Geological Survey of Canada, Bulletin* **352**, 1-43.
- Pohler, S.M.L., & May, A., & Schönlaub, H.-P. 2007. Pragian-Emsian Crinoidal Sand Banks and Stromatoporoid-Hydrozoan Buildups, Carnic Alps, Austria. *Mémoires du Musée d'histoire Naturelle de Paris* **198**, 175-177.

Apousiella (braquiópodos) del Devónico de la Zona Centroibérica meridional (España)

Pardo Alonso, M.V.¹

1: Depto. De Geología. Universitat de València. C/Dr. Moliner, 50. E-46100 Burjassot (Valencia). España. Miguel.V.Pardo@uv.es

El Givetense Superior-Frasniense de la franja meridional de la Zona Centroibérica, se caracteriza por la alternancia de formaciones arenoso-cuarcíticas con otras más potentes de carácter pelítico-arenoso. Tanto en unas como en otras, pero especialmente en las primeras, abundan los braquiópodos rinconélidos, estrofoménidos y espiriféridos, y entre estos últimos, son las especies del género *Apousiella* Carter, 1972 las que se encuentran con más asiduidad y, en ocasiones tan abundantes que llegan a formar verdaderas lumaquelas.

Clásicamente los ejemplares que ahora se atribuyen a este género encontrados en la región, principalmente en el sinclinal de Almadén, se citaron como pertenecientes a una única especie, *Spirifer bouchardi* Murchison 1840, descrita en el Frasniense del Boulonnais (Francia); esta especie posteriormente fue incluida en el género *Mucrospirifer*, hasta su establecimiento como especie tipo del género *Apousiella* por Carter (1972).

Pardo & García-Alcalde (1984) distinguieron en este material centroibérico tres especies diferentes: los ejemplares de las formaciones más jóvenes los mantuvieron como *Apousiella bouchardi*, las formas de las unidades más antiguas (Givetense Superior-Frasniense Inferior) las clasificaron como *Apousiella* cf. *dorlodoti*, y describieron una especie nueva, *Apousiella*

almadenensis, que es típica de las capas intermedias a aquellas en las que se encuentran *A. cf. dordodoti* y *A. bouchardi*.

La extensión de nuestro estudio a otras partes de la Zona Centroibérica meridional, el hallazgo de mucho más material de estas tres especies, y la comparación con material topotípico del Boulonnais, ha permitido más precisiones sobre estos representantes del género en esta región.

Los ejemplares atribuidos a la especie tipo, *A. bouchardi*, difieren en muy pocos caracteres de los descritos por Brice (1988) en la última revisión de esta especie. Únicamente destacar que los ejemplares centroibéricos tienen costillas y cóstulas ligeramente más estrechas de modo que, por término medio, son algo más numerosas que en los ejemplares topotípicos; la interárea dorsal parece también un poco más desarrollada en los ejemplares centroibéricos. La especie se ha encontrado en nuestra zona en el mb. superior de la Fm. Valmayor, y se extiende hasta la parte superior de la Fm. Valdegregorio; se le atribuye una edad Frasnense correspondiente a la parte baja de la Zona de conodontos *Palmatolepis hassi* Inferior. Geográficamente, en nuestra región se extiende desde el flanco norte del sinclinal de Pedroches (área de Cabeza del Buey) hasta el sinclinal de Herrera del Duque.

Respecto de *Apousiella almadensis*, es una especie muy fácil de distinguir de las restantes del género, principalmente por la gran talla, alto número de elementos radiales dentro del género, y el gran desarrollo de las mucronaciones. Su distribución estratigráfica clásicamente estaba restringida al Mb. Puerto del Ciervo, de la Fm. Valmayor, y en ocasiones a la parte baja del mb. superior de esta misma unidad, pero ahora se han encontrado ejemplares muy escasos ya en el techo de la unidad inferior, la Fm. Abulagar; su edad sería Frasnense probablemente equivalente a la Zona de conodontos *P. punctata*, extendiéndose con los nuevos hallazgos a la de *P. transitans*. Es la especie nominal de una biozona definida por Pardo y García-Alcalde (1984), de gran utilidad en las correlaciones del Frasnense de la región, ya que se trata de la especie más ubicua de todas las definidas en la región; así, se ha encontrado en los sinclinales de Herrera del Duque, Almadén, Guadalmez, flanco norte de Pedroches, Sierra de San Pedro y La Codosera-Portalegre (fuera ya de la ZCI), y posiblemente también en Sierra Morena oriental.

Por último, se han estudiado con detalle los ejemplares próximos a la especie francesa *Apousiella dordodoti*, y han poseer unos caracteres que permiten distinguirlos como una especie nueva, diferenciada de aquélla, y que será descrita formalmente en una próxima publicación. Como caracteres distintivos, la especie centroibérica es sensiblemente más ancha, megatirida, y con elementos radiales (costillas y cóstulas) más numerosos (9-11 por flanco, frente a 6-9), siendo la forma francesa más equidimensional y equitirida; algunos ejemplares de *A. dordodoti* tienen contorno semielíptico, bastante cercano al de la forma centroibérica, pero lo más frecuente es que sea subcuadrangular redondeado, por su carácter más equidimensional; la cóstula del seno y el surco del pliegue medio están algo más desarrollados en la nueva especie. Su distribución estratigráfica abarca desde la Fm. Abulagar, cerca de su base, hasta los niveles más bajos de la Fm. Valdegregorio, aunque su mayor frecuencia es en la primera de las citadas; su edad abarca con seguridad desde el Frasnense más bajo o incluso Givetense terminal, hasta la parte baja de la Zona de conodontos *P. hassi* Inferior. Geográficamente, se distribuye ampliamente desde el sinclinal de Almadén hasta el flanco norte del sinclinal de Pedroches; no ha aparecido hasta ahora en el sinclinal de Herrera,

posiblemente porque allí la Fm. Abulagar, unidad en la que es más frecuente su aparición, está escasamente representada.

Agradecimientos

Los trabajos que han dado lugar a esta comunicación han sido financiados por el proyecto BTE 2003-02065, de la Dirección General de Investigación (Secretaría de Estado de Política Científica y Tecnológica), y es una aportación al Proyecto PICG 499 *Devonian land-sea interaction: evolution of ecosystems and climate* (DEVEC).

Referencias

- Carter, J.L. 1972. Two new genera of lamellose Spiriferacean brachiopods. *Journal of Paleontology* **46**, 729-734
- Pardo M.V. y García-Alcalde, J.L. 1984. Biostratigrafía del Devónico de la región de Almadén (Ciudad Real, España). *Trabajos de Geología* **14**, 79-120.

Brazos howellellidos en el intervalo del límite Silúrico/Devónico y su importancia para la evolución de los espiriferidos delthyridoides

Schemm-Gregory, M.¹

1: Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum, Paläozoologie III, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt am Main, Alemania; Mena.Schemm-Gregory@senckenberg.de

El género cosmopolita *Howellella* Kozłowski, 1946 se considera como la raíz del grupo de braquiópodos espiriferidos delthyridoides, que se caracteriza por costillas gruesas y alas en su mayoría. Durante el Silúrico y el Devónico Inferior, los taxones de *Howellella* estuvieron extendidos sobre todo el mundo y emparentados entre sí. Dentro del Devónico Inferior comenzó el aislamiento faunístico, resultando en provincias y reinos endémicos de braquiópodos cada uno con su rama evolutiva propia. Cada región está caracterizada por eventos de extinciones seguidos de re-colonizaciones de comunidades de braquiópodos. La especie tipo de *Howellella*, *H. elegans* Muir-Wood, 1925, aparece en el Wenlock (Silúrico) de Gotland, Suecia y está caracterizado por especímenes de talla muy pequeña con dos a tres costillas en cada flanco y por micro-ornamentación fimbriada que consiste en filas individuales de micro-espinas en cada margen de lámina de crecimiento. Las especies estratigráficamente más jóvenes muestran un incremento de la talla y del número de costillas y un desarrollo de su micro-ornamentación tanto capilada (con o sin micro-espinas) o fimbriada (con más de una fila de micro-espinas por cada margen de lámina de crecimiento). Algunos linajes filogenéticos reconocidos de *Howellella* son: el linaje *vanuxemi-cycloptera-murchisoni* en Norteamérica Oriental o el linaje *cortazari-salicamensis-arduennensis-mosellanus* en Europa Oriental y Central.

A primera vista, todos los taxones de *Howellella* son muy similares, pero ya Carls (1985) y Carls *et al.* (1993) indicaban que se podía subdividir *Howellella* en subgéneros basándose en sus observaciones de especímenes recolectados en Europa.

Todos los linajes considerados se caracterizan por el incremento de la talla de los especímenes. Uno de los ejemplos más espectaculares es la relación de la talla de *Howellella* y de *Euryspirifer* Wedekind, 1926. Sin embargo, es destacable ver como el *Quiringites* Struve, 1992 un morfotipo parecido a *Howellella*, pertenece en Europa al Eifeliense

(Devónico Medio inferior) y más tarde también en el Givetiense de Marruecos (Devónico Medio superior).

Según Johnson & Hou (2006) en el *Treatise on Invertebrate Paleontology* revisado, los descendientes de *Howellella* sobrevivieron a través del género *Xenospirifer* Hou & Xian, 1975 hasta el principio del Devónico Medio inferior en Asia. Después de la comparación detallada con otros esperiféridos delthyridoides se desprende que *Xenospirifer* forma parte de una familia nueva dentro del clado de esperiferidas delthyridoides asiáticas (“Asian delthyridoid spiriferid clade, clado que es también el origen de *Howellella*”).

Agradecimientos

Los estudios son parte del proyecto de DFG JA 987/6-1: “*Biohistoric evolution of spiriferid brachiopods: A model study of a globally distributed Devonian clade*”. Este trabajo es una contribución al IGCP proyecto 499 “*Devonian land-sea interaction: evolution of ecosystems and climate – DEVEC*”.

Referencias

- Carls, P. 1985. *Howellella (Hysterohowellella) knetschi* (Brachiopoda, Spiriferacea) aus dem tiefen Unter-Gedinnium Keltiberiens. *Senckenbergiana lethaea* **65**, 297-326.
- Carls, P., Meyn, H. & Vespermann, J. 1993. Lebensraum, Entstehung und Nachfahren von *Howellella (Iberohowellella) hollmanni* n. sg., n. sp. (Spiriferacea; Lochkovium, Unter-Devon). *Senckenbergiana lethaea* **73**, 227-267.
- Johnson, J.G. & Hongfei, H. 2006. Delthyridoidea. In *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda 5 (revised)* (Coord. R.L. Kaesler). Geological Society of America & University of Kansas, Lawrence, Kansas, 1825-1847.

***Leonispirifer* nom. nud. – un nuevo género de braquiópodos de la Montaña Cantábrica (Spiriferida, Devónico Inferior)**

Schemm-Gregory, M.¹

1: Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum, Paläozoologie III, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt am Main, Alemania; e-mail: Mena.Schemm-Gregory@senckenberg.de

Leonispirifer nom. nud., es un nuevo género de braquiópodos spiriféridos delthyridoides con micro-ornamentación capilada y micro-espinas en los márgenes de lámelas de crecimiento que se describe para el Emsiense del Grupo La Vid, en la región tipo de las Montañas Cantábricas del norte de España. Este nuevo género está caracterizado por pocas costillas y un braquidio que se compone de espirales con diámetro pequeño y orientado posteriormente. En este trabajo, la especie tipo, *Leonispirifer leonensis* nom. nud., se atribuye por su origen filogenético. *Leonispirifer* está considerado como miembro de la familia Filispiriferidae SCHEMM-GREGORY, 2008 por su micro-ornamentación capilada, sus costillas gruesas y su marcada convexidad. En el pasado, los especímenes de *Leonispirifer* se asignaban al género *Acrospirifer* HELMBRECHT & WEDEKIND, 1923. Sin embargo, *Leonispirifer* se diferencia de *Acrospirifer* por la micro-ornamentación, fimbriada *versus* capilada, por menos costillas y por la falta de la costilla media en el sinus. Las primeras reconstrucciones tridimensionales de *Filispirifer* JANSEN 2001, el género tipo de Filispiriferidae, y de *Leonispirifer* muestran una orientación lateral diferente del *versus*

posterior, de las espirales del braquidio de estos dos géneros. La reconstrucción de la manera de vivir de *Leonispirifer* sugiere que la misma estuvo basada en el sistema de filtración del lofóforo de este género. Debido a la convexidad de la concha dorsal, y la falta de mucronaciones, *Leonispirifer* está considerado como “tipo *Paraspirifer*”. Si se compara el “tipo-*Paraspirifer*” de *Leonispirifer* y el *Paraspirifer* destaca la forma de sus costillas, de la convexidad de la concha dorsal, del engrosamiento de la concha en la región apical ventral y de la orientación de las espirales del braquidio. Debido a que el material del *Paraspirifer* en el Emsiense de la región Alemana está muy deformado, el braquidio de estas especies es desconocido. Este morfotipo se encuentra en el Emsiense y en el Eifeliense (Devónico Inferior superior a Devónico Medio inferior). Por otra parte, *Leonispirifer* es conocido hasta ahora solamente en el Emsiense de la Formación La Pedrosa en el norte de España y probablemente en el Siegeniense de la Formación Assa (“Rich 1”) del Llano Dra (“Dra Plains”), Montaña Anti-Atlas, Marruecos. Basado en palaeobiogeografía indicada por las faunas de braquiópodos, estas dos regiones distantes habrían formado parte de la misma plataforma continental del norte de Gondwana.

Agradecimientos

Los estudios son parte de la concesión de la DFG JA 987/6-1: “*Biohistoric evolution of spiriferid brachiopods: A model study of a globally distributed Devonian clade*”. Este trabajo es una contribución al IGCP proyecto 499 “*Devonian land-sea interaction: evolution of ecosystems and climate – DEVEC*”.

El origen de *Cyrtospirifer* en el Devónico Medio del Sahara occidental (Noroeste de África)

Schemm-Gregory, M.¹

1: Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum, Paläozoologie III, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt am Main, Alemania; e-mail: Mena.Schemm-Gregory@senckenberg.de

El muestreo paleontológico realizado en el flanco sudoriental del Sinclinal de Tindouf, cerca de la ciudad de Smara (Sahara occidental), en el contexto del proyecto de cooperación entre Marruecos y Alemania “Génesis de arrecifes devónicos”, permitió obtener una colección variada de braquiópodos en las rocas clásticas y carbonatadas del Givetense. Dicha fauna, según correlaciones con la Formación Portilla (Norte de España), Formación Blacourt (Norte de Francia) y Grupo Hamilton (Este de Norteamérica), correspondería al Givetense Medio o Superior. Entre los elementos de la fauna se describe una nueva especie de *Cyrtospirifer*, *C. tindoufensis* n. sp., que difiere de otras especies givetenses del género, como *C. verneuili*, *C. verneuiliiformis* y *C. syringothyriiformis*, por su perfil biconvexo y su menor número de costillas y más gruesas en sus flancos y parte media de la concha. Las citadas especies son todas europeas y se interpretan como descendientes de *C. tindoufensis* n. sp. Se discuten además, las implicaciones de la filogenia propuesta, que afecta al origen y distribución de las formas más primitivas de cirtospiriféridos. De acuerdo con los nuevos datos, el origen de *Cyrtospirifer* se encontraría en Gondwana septentrional. La distribución paleogeográfica de los cirtospiriféridos a fines del Givetense en el Noroeste de África y en Europa, y más tarde durante el Frasnense en Europa y Norteamérica, puede ser explicada en relación a ciclos globales Transgresivo-Regresivos.

Agradecimientos

Los estudios son parte del proyecto de DFG JA 987/6-1: “*Biohistoric evolution of spiriferid brachiopods: A model study of a globally distributed Devonian clade*”. Este trabajo es una contribución al IGCP proyecto 499 “*Devonian land-sea interaction: evolution of ecosystems and climate – DEVEC*”.

El Silúrico del Goldsteintal (Rheinisches Schiefergebirge, Alemania)

Schemm-Gregory, M.¹ y Jansen, U.¹

1: Mena Schemm-Gregory, Ulrich Jansen, Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum, Paläozoologie III, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt am Main, Alemania; Mena.Schemm-Gregory@senckenberg.de, Ulrich.Jansen@senckenberg.de

El yacimiento clásico en el Goldsteintal (“Valle de Piedra dorada”) cerca de la ciudad de Wiesbaden en las Montaña Taunus del Sur de las Rheinisches Schiefergebirge y en otros yacimientos cercanos, en la Formación Kellerskopf (también conocida como “Graue Phyllite” o “Filitas Grises” en publicaciones anteriores) ha brindado una modesta fauna de corales, braquiópodos, trilobites, crinoides fragmentarios, briozoos y bivalvos (Struve 1973). Debido a una notable deformación tectónica y un débil metamorfismo durante la orogénesis variscica, la mayoría de los fósiles están muy mal preservados. Por consiguiente, la edad de los mismos fue causa de controversias por mucho tiempo, asignándoseles edades desde el Silúrico superior (Dahmer 1946) hasta el Devónico inferior (Fuchs 1929, Shirley 1962, Struve 1973). Nuevos hallazgos confirman la identificación del braquiópodo *Dayia shirleyi* Alvarez & Racheboeuf, 1986 permitiendo su correlación con la parte más superior de la Formación Noulette de Artois (France), Formación Köbbinghausen del Ebbe Anticlinal (Norte del Rheinisches Schiefergebirge, Alemania) y la Formación Muno inferior de los Ardenas (Bélgica) (cp. Godefroid 1995, Godefroid & Cravatte 1999). Por ello aquí se propone una edad Silúrico superior (Pridoliense) para las faunas de la Formación Kellerskopf, ya que nunca se ha observado una edad Silúrico superior (Pridoliense) porque nunca se observó el género *Dayia* cruzando el límite Silúrico/Devónico. La presencia de *Quadrifarius dumontianus* (de Koninck, 1876) y de *Shaleria rigida* (de Koninck, 1876) apoya esta asignación, mientras que la presencia de *Platyorthis* señalaría una edad de Devónico Inferior. Los dos primeros taxa permiten una correlación con la Formación Weismes (=Grès de Goumont) del Hautes Fagnes (Ardenas) y con la Formación Silberberg del Müssener Horst (Norte del Rheinisches Schiefergebirge). Los hallazgos en el Goldsteintal se relacionan con un escenario con una amplia “plataforma continentaldumontiana”(=“*dumontianus* Shelf”) (Carls 2001) durante el Pridoliense, representando la primera transgresión después de la orogénesis Caledonia de las Rheinisches Schiefergebirge y marcando el principio del ciclo Variscico.

Agradecimientos

Este trabajo representa una contribución al PICG 499 “*Devonian land-sea interaction: evolution of ecosystems and climate – DEVEC*”.

Referencias

Carls, P. 2001. Kritik der Plattenkinematik um das Rheinhercynikum bis zum frühen Devon. *Braunschweiger geowissenschaftliche Arbeiten* **24**, 27-108.

- Dahmer, G. 1946. Gotlandium mit *Dayia navicula* im Taunus. Seine Beziehungen zu den Köbbinghäuser (*Dayia*-) Schichten des Ebbe- und Remscheider Sattels und zu den Schichten von Weismes. *Senckenbergiana* **27**, 76-84.
- Fuchs, A. 1929. Die unteren Gedinneschichten der Gegend von Wiesbaden. *Jahrbuch des Nassauischen Vereins für Naturkunde* **80**, 74-86.
- Godefroid, J. 1995. *Dayia shirleyi* Alvarez & Racheboeuf, 1986, un brachiopode silurien dans les "Schistes de Mondrepuis" à Muno (sud de la Belgique). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique: Sciences de la Terre* **65**, 269-272.
- Godefroid, J. & Cravatte, T. 1999. Les brachiopodes et la limite Silurien/Dévonien à Muno (sud de la Belgique). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique: Sciences de la Terre* **69**, 5-26.
- Shirley, J. 1962. Review of the correlation of the supposed Silurian strata of Artois, Westphalia, the Taunus and Polish Podolia. In: *Symposium Silur/Devon-Grenze 1960* (Coord. H.K. Erben), 234-242.
- Struve, W. 1973. Die ältesten Taunus-Fossilien. *Natur und Museum* **103**, 349-359.

El Devónico Medio y Superior del sinclinal Tor-Casamanya (Andorra)

Valenzuela-Ríos, J.I.¹, Liao, J-C.^{1,2}, Clariana, P.³ y Gil, I.³

1:Depto. De Geología. Universitat de València. C/Dr. Moliner, 50. E-46100 Burjassot (Valencia). jose.i.valenzuela@uv.es

2: Dpto. de Paleontología. Universidad Complutense de Madrid; c/José Antonio Novais, 2, E-28040 Madrid, España.

3: Instituto Geológico y Minero de España. c/ Ríos Rosas 23; 2E-8003 Madrid, España.

En Andorra afloran numerosas rocas paleozoicas que comprenden desde el Cámbrico al Carbonífero, con abundantes afloramientos de materiales devónicos. En la subdivisión de la Facies de Área sur en cuatro subfacies, los materiales devónicos de Andorra, y en concreto del Sinclinal Tor-Casamanya, no se asocian a ninguna de ellas, aunque por su posición, se consideraba que podían integrarse dentro de la Subfacies Sierra Negra. Una de las mayores dificultades ha sido la imposibilidad de diferenciar formaciones devónicas en este sinclinal, cuyas rocas han sido frecuentemente referidas como "Devónico indiferenciado".

Ante esta situación un grupo de investigadores del Departamento de Geología de la Universidad de Valencia y del IGME hemos comenzado un estudio detallado en el extremo oriental de este sinclinal, en concreto en la vertiente meridional del Pico Casamanya. El objetivo de esta comunicación es, por lo tanto, la documentación paleontológica de los materiales devónicos de este sinclinal y la discusión de sus implicaciones bioestratigráficas. Además, se comparan los resultados obtenidos con los de otras áreas .

Los hallazgos de conodontos y las características litológicas de algunas rocas, permiten reconocer las tres series (Inferior, Medio y Superior). La primera se reconoce principalmente por las características litológicas que permiten identificar las formaciones Rueda, Castanesa, Mañanet y Civis, que se correlacionan bien con las correspondientes formaciones en Sierra Negra. El Devónico Medio y Superior es datado mediante los hallazgos de importantes faunas de conodontos.

En el Devónico Medio se puede datar el Givetense Medio y Superior por la presencia de las especies *Tortodus bultyncky* y *T. weddigei*. El Frasnense Inferior es datado por la presencia de *Mesotaxis falsiovalis*, *Ancyrodella africana* y *Acd. rotundiloba*. esta asociación

pertenecería a la Zona MN3. Por encima, se encuentran juntos *Ancyrognathus triangularis* y *Acd. lobata*. Esta asociación se restringe a la Zona MN11, que es la primera zona del Frasnense Superior. Por encima se reconocen *Ancg. asymmetricus* y la forma tardía de *Acd. curvata*, asociación que caracteriza un intervalo estrecho entre la parte superior de la Zona MN12 y la Zona MN13. Por último la asociación *Scaphignathus velifer* y un taxón del grupo *Palmatolepis labra*, pero que debido a que tiene rota la parte anterior de la plataforma, no se puede identificar con precisión. Esta asociación se situaría muy próxima al límite Famenniense medio-superior.

Estos hallazgos permiten considerar que los materiales pertenecen a la Subfacies Sierra Negra, reconociéndose la secuencia del Devónico Medio y Superior (aunque todavía incompleta) por primera vez. Asimismo se diferencian los materiales del Devónico de Andorra, reconociéndose al menos, 8 unidades litológicas y estableciéndose su secuencia estratigráfica.

El tipo de rocas y la fauna de conodontos difieren de los presentes en la Subfacies Renanué, y por ello, corroboran la opinión que ambas subfacies (Sierra Negra y Renanué) son diferentes, y por tanto, la subfacies Renanué no puede ser la parte superior de la subfacies Sierra Negra. Los hallazgos de conodontos del Frasnense Inferior son congruentes con los obtenidos en secciones aisladas de la Subfacies Sierra Negra (Ampriú, Basibé), hecho que refuerza la asignación de estos materiales andorranos a la Subfacies Sierra Negra.

Agradecimientos

Este trabajo es una aportación al Proyecto PICG 499 *Devonian land-sea interaction: evolution of ecosystems and climate* (DEVEC), acogida a la ACI2008-0796, del MICINN.

Comunicaciones del Proyecto PICG 506

“Jurásico marino y no marino: correlación global y grandes eventos geológicos”

Morphologic evolution of the coccolith genus *Lotharingius* during the Upper Pliensbachian – Lower Toarcian interval in the Rodiles section (Asturias, Northern Spain)

Fraguas, A.¹ y Young, J.R.²

1: Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, Avenida José Antonio Novais, 2, 28040, Madrid. arfragua@geo.ucm.es

2: Paleontology Department, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5DB, UK. j.young@nhm.ac.uk

In the last two decades, evolution of coccoliths has been the subject of numerous papers. The majority of these evolutionary studies have been carried out on Cenozoic coccoliths. By contrast, there have been relatively few evolutionary schemes proposed for Lower Jurassic coccoliths, and only two of them deal with *Lotharingius* lineage (Cobianchi *et al.*, 1992; Mattioli, 1996).

The genus *Lotharingius* includes the oldest known imbricating placolith coccoliths (Bown, 1987). In Northern Spain, the first occurrence of this genus is recorded in the Margaritatus Zone (Perilli *et al.*, in press), and its expansion in terms of both abundance and diversity takes place during the Pliensbachian-Toarcian zonal boundary. Moreover, the genus *Lotharingius* is important for biostratigraphy since the first occurrence (FO) of *L. hauffii* is used for the division of the NJ4/NJ5 calcareous nannofossil Zones, and in some cases, the subdivision of the NJ5a/NJ5b Subzones is based on the FO of *L. sigillatus*.

The aim of this study is to understand the morphologic evolution of the *Lotharingius* lineage during the Upper Pliensbachian – Lower Toarcian interval in the Rodiles section and to determine whether the specimens analysed correspond to different species, or to ecophenotypes or morphotypes of the same species with overlapping stratigraphic ranges. Moreover, the influence of the paleoenvironmental conditions on the genus *Lotharingius* during the Lower Toarcian extinction event has been investigated.

The Rodiles section crops out in a coastal cliff in the Eastern part of Asturias (Northern Spain) and, based on high-resolution ammonite biostratigraphy (Goy *et al.*, 1997), spans from the Apyrenum Subzone (Spinatum Zone) to the Falciferum Subzone (Serpentinum Zone). This superbly exposed, continuous and well-dated succession is made up of a near 14 m thick alternation of marls and limestones with organic-rich black shales, which were deposited on a carbonate ramp. Some black shale levels have been recognized, with TOC values usually higher than 0.5 % t.w. However, the highest TOC values, comprised between 1.4 and 3.2 % t.w., are recorded around the Tenuicostatum–Serpentinum zonal boundary coinciding with a transgressive peak and a negative excursion in the $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ curve (Gómez *et al.*, 2008).

18 marly samples were selected for this study, based on having abundant and well-preserved specimens of the genus *Lotharingius*. According to the ammonite zonation established in Asturias (Goy *et al.*, 1997), 6 of the analysed samples were from the Spinatum Zone, 5 from the Tenuicostatum Zone and 7 from the Serpentinum Zone. In terms of calcareous nannofossil zones, 10 samples belong to the NJ5 *Lotharingius hauffii* Zone and 8 to the NJ6 *Carinolithus superbus* (Fig. 1).

Smear slides were prepared following the standard technique (Bown and Young, 1998) and analysed using a Zeiss Axioplan microscope equipped with a Leica DFC 280 digital camera, at 1600x magnification. The first 150 specimens of the genus *Lotharingius* were randomly selected and images of them were captured, at 45° to the polarizers. The length and width of the coccoliths and of their central area were then measured, using the image analyses program ImageJ (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>), obtaining a total of 10800 measurements. On the system used 1 µm corresponds to 30.72 pixels.

The 2700 specimens analysed were initially assigned to species considering the conventional qualitative criteria which are the coccolith and central area sizes, the detailed structure of the central area, if present, and their optical properties under LM microscope based on the birefringence colours and brightness of the coccoliths. Morphometric analyses were carried out in order to test this initial subjective species separation.

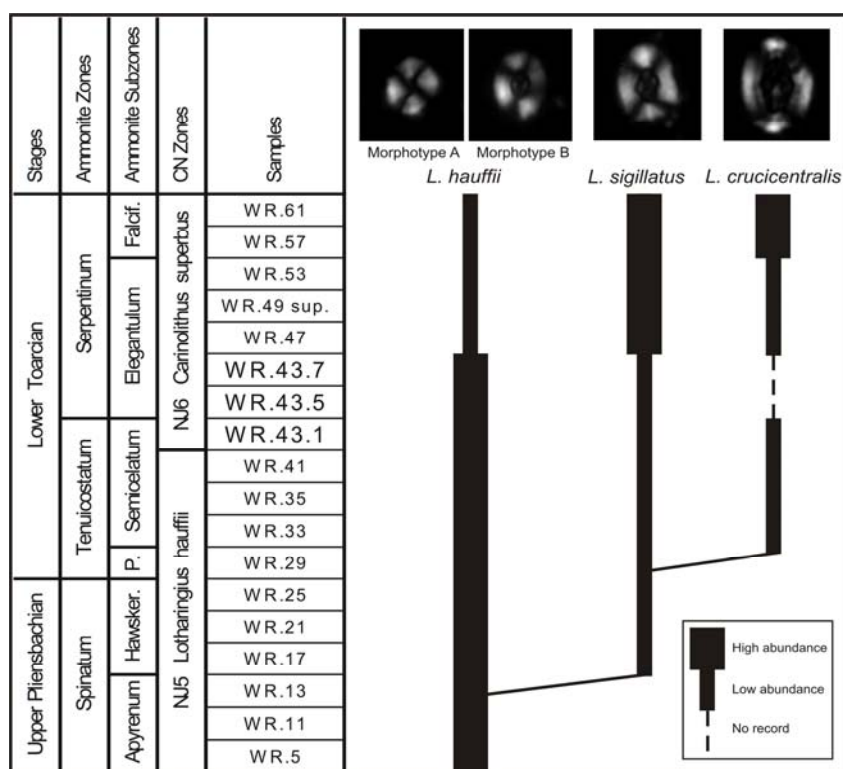


Figure 1. Evolutionary scheme of the *Lotharingius* lineage for the Upper Pliensbachian – Lower Toarcian time interval in the Rodiles section. The samples corresponding to the Lower Toarcian extinction event has been written with bigger letters. Hawsker.=Hawskerense, P.=Paltum, Falcif.=Falciferum, CN Zones=Calcareous Nannofossil Zones. *L. hauffii* Morphotype A (Sample WR.11); *L. hauffii* Morphotype B (Sample WR.43.5); *L. sigillatus* (Sample WR.13); *L. crucecentralis* (Sample WR.47). All micrographs, approximately x4000.

Three different species of the genus *Lotharingius* have been typified in this study: *L. hauffii*, *L. sigillatus* and *L. crucicentralis* (Fig. 1), although the identification of these species has been difficult in certain cases, due to the presence of transitional forms.

The species *L. hauffii* is present throughout the studied section, showing fluctuations in its abundance. The species *L. sigillatus* appears in the Apyrenum Subzone (Spinatum Zone) and is especially abundant in the Serpentinum Zone. The FO of *L. crucicentralis* is located slightly below the Spinatum-Tenuicostatum zonal boundary and its abundance progressively increases throughout the succession, reaching values higher than 30% in samples from the Serpentinum Zone. *L. hauffii* dominates the assemblage throughout the section, showing abundances commonly higher than 75% in samples from the Spinatum and Tenuicostatum Zones. Its abundance decreases during the Serpentinum Zone, when *L. sigillatus* and *L. crucicentralis* become more abundant (Fig.1). Due to its extremely low abundance in the studied samples, the species *L. barozii* has not been considered for this study.

Two morphotypes of the species *L. hauffii* have been differentiated based on central area size (Fig. 1). Morphotype A (127 specimens measured) is sub-circular and has a very small central area: length 1.35 to 0.62 μm (mean 0.93 μm) and width 1.07 to 0.47 μm (mean 0.74 μm). Morphotype B (1364 specimens measured) is sub-elliptical and has a relatively wide central area filled by two small bars aligned with the minor axis of the coccolith, that sometimes looks like a cross, whose size is: length 1.87 to 0.74 μm (mean 1.25 μm) and width 1.46 to 0.60 μm (mean 0.95 μm). However, no significant differences have been observed between the two morphotypes widths, whilst the coccolith length is smaller in the Morphotype A than in the Morphotype B, with values ranging from 4.33 to 2.72 μm (mean 3.35 μm) and from 4.79 to 2.46 μm (mean 3.59 μm), respectively. These two morphotypes of *L. hauffii* could respectively correspond to the species *L. umbriensis* and *L. frodoi* described by Mattioli (1996).

The species *L. sigillatus* (978 specimens measured) is elliptical with a sub-elliptical central area filled by a complex structure which forms a cross. *L. sigillatus* dimensions are: length 5.16 to 2.90 μm (mean 3.92 μm), width 4.60 to 2.32 μm (mean 3.25 μm), central area length 2.70 to 1.20 μm (mean 1.63 μm) and central area width 1.72 to 0.87 μm (mean 1.18 μm).

L. crucicentralis (231 specimens measured) is elliptical and has a wide and elliptical central area filled by a robust and wide cross. *L. crucicentralis* dimensions are: length 5.79 to 3.68 μm (mean 4.63 μm), width 4.94 to 2.79 μm (mean 3.66 μm), central area length 3.38 to 1.93 μm (mean 2.56 μm) and central area width 2.41 to 0.98 μm (mean 1.64 μm).

Frequency histograms with the typified species: *L. hauffii* Morphotype A (plotted in black), *L. hauffii* Morphotype B (plotted in grey), *L. sigillatus* (plotted in white) and *L. crucicentralis* (plotted with oblique lines), show unimodal distributions for all the parameters measured, with an enormous overlap between the species (Fig. 2). Therefore, it is worth noting that the species and morphotypes are not recognized in terms of bimodality. The clusters corresponding to the two morphotypes of *L. hauffii* overlap considerably. The Morphotype B of *L. hauffii* partially overlaps with *L. sigillatus*. However, *L. crucicentralis* can be well-separated although slightly overlaps with the larger specimens of *L. sigillatus*. In the frequency histogram corresponding to the central area length the three species can be perfectly separated, and for this reason this parameter is considered the most significant

parameter for separation of the species. These data suggest a progressive increase of both coccolith overall size and central area sizes along time.

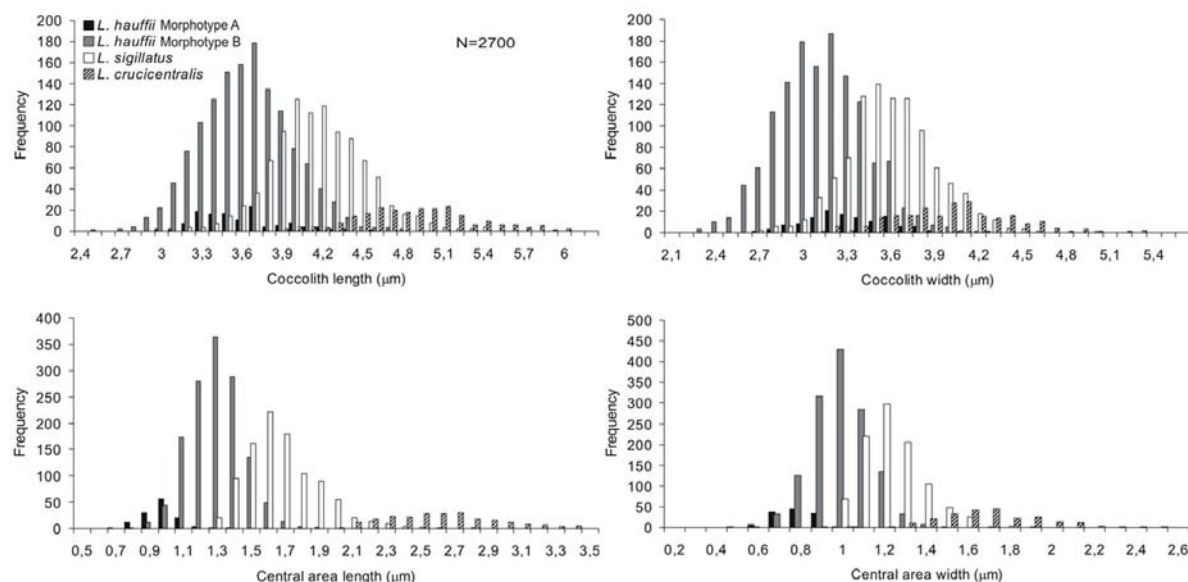


Figure 2. Frequency distribution of length, width, central area length and central area width of the 2700 specimens measured, separated in *L. hauffii* morphotypes, *L. sigillatus* and *L. crucicentralis*.

The evolutionary trends observed in the *Lotharingius* lineage during the Upper Pliensbachian – Lower Toarcian interval in the Rodiles section are: 1) an increase in coccolith size throughout the studied section; 2) a higher increase of the central area size with respect to the coccolith overall size of the different species; 3) gradual morphological variations of central area structures, developing more complex systems in the youngest species *L. sigillatus* and *L. crucicentralis*.

During the Lower Toarcian, especially around the Tenuicostatum–Serpentinum zonal boundary, one of the most important mass extinction events took place. In the Rodiles section, this time interval is represented by black shale facies and coincides with a rise in seawater temperature, a transgressive peak and a $\delta^{13}\text{C}$ negative anomaly (Gómez *et al.*, 2008). The samples corresponding to the extinction event are WR.43.1, WR.43.5 and WR.43.7, and the results of the morphometric analyses show a drastic decrease in the size of the three species differentiated in this study. Moreover, the largest species *L. crucicentralis*, has not been identified in the samples 43.5 and 43.7. Hence, these changes in size and abundance of the species belonging to the genus *Lotharingius* could be related with the unfavourable palaeoenvironmental conditions for the biomineralization of their coccoliths present during the Lower Toarcian extinction event. This assumption needs to be further investigated, but it is important noting that a sharp decrease in size and abundance has also been observed in other coccoliths during the Lower Toarcian event.

Acknowledgements

We wish to thank the valuable suggestions and comments of María José Comas Rengifo who have contributed to improve this abstract. This work was supported by the Spanish research projects CCG07-UCM/AMB-2478 and CGL2008-03112/BTE, and a UCM research fellowship. This

communication is a contribution of the “Grupo de Trabajo Español” of the Spanish Project PICG nº506, which have recourse to the ACI2008-0796, of the MICINN.

References

- Bown, P.R. 1987. Taxonomy, evolution, and biostratigraphy of Late Triassic-Early Jurassic calcareous nannofossils. *Special Papers in Palaeontology* **38**, 1-118.
- Bown, P.R. & Young, J.R. 1998. Techniques. In: *Calcareous Nannofossil Biostratigraphy* (Coord. P.R. Bown). Kluwer Academic, London, 16-29.
- Cobianchi, M., Erba, E. & Pirini Radrizzani, C. 1992. Evolutionary trends of calcareous nannofossil genera *Lotharingius* and *Watznaueria* during the Early and Middle Jurassic. *Memorie di Scienze Geologiche* **43**: 19-25.
- Gómez J.J., Goy, A. & Canales, M.L. 2008. Seawater temperature and carbon isotope variations in belemnites linked to mass extinction during the Toarcian (Early Jurassic) in Central and Northern Spain. Comparison with other European sections. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **258** (1): 28-58.
- Goy, A., Gómez, J.J., Herrero, C. & Suárez-Vega, L.C. 1997. El Toarciense inferior en el sector comprendido entre Rodiles y Lastres (Asturias). In: *Comunicaciones IV Congreso de Jurásico de España, Alcañiz (Teruel). 14-19 de septiembre de 1997.* (Coord. G. Meléndez & I. Pérez-Urresti) Alcañiz, Teruel, 81-82.
- Mattioli, E. 1996. New calcareous nannofossil species from the Early Jurassic of Tethys. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* **102** (3): 397-412.
- Perilli, N., Fraguas, A. & Comas-Rengifo, M.J. in press. Reproducibility and reliability of the Pliensbachian calcareous nannofossil biohorizons from the Basque-Cantabrian Basin (N Spain). *Geobios*.

Diferenciación paleobiogeográfica de los braquiópodos del Toarciense Superior (Jurásico) en los bordes Norte y Este de la Meseta Ibérica

García Joral, F.¹ y Goy, A.¹

1: Departamento y UEI de Paleontología UCM-CSIC, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid e Instituto de Geología Económica, c/ José Antonio Novais, 2, E-28040 Madrid, España.

El Toarciense representa un intervalo de tiempo en el que la diversidad de los braquiópodos alcanza uno de los valores más bajos a nivel global de toda la historia del grupo (*cfr.* Vörös, 1984, Manceñido, 2002, entre otros). Tras la importante extinción del Toarciense Inferior, algunas cuencas del Tethys Occidental son ocupadas por la llamada “Fauna Española” (García Joral & Goy, 2000, 2004) mientras que en otras áreas los braquiópodos desaparecen del registro. En el Toarciense Superior tiene lugar una renovación muy importante, que va a dar lugar a las ricas asociaciones del Jurásico Medio. En este trabajo se describen cuatro secciones del Toarciense Superior representativas de las plataformas que rodean la Meseta Ibérica por el norte y por el este (Fig. 1) en las que esta renovación se registra con asociaciones diferentes.

En el norte (Asturias y Región Vasco-Cantábrica, representadas por las secciones de Santa Mera – El Puntal y Cillamayor, respectivamente), tras el evento de extinción del Toarciense Inferior no hay registro de braquiópodos en las Zonas Serpentinum, Bifrons y parte de la Zona Variabilis. La asociación que coloniza de nuevo estas cuencas está dominada por

Soaresirhynchia renzi (Choffat in Alméras, 1994), acompañada por *Pseudogibbirhynchia bothenhamptonensis* (Walter, 1892). Es notable la similitud de esta asociación con la que coloniza amplias áreas del Tethys Occidental en la Zona Serpentinum, inmediatamente después del evento de extinción citado anteriormente (cfr. García Joral & Goy, 2000), en la que la especie dominante es *Soaresirhynchia bouchardi* (Davidson, 1852) acompañada ocasionalmente por *Pseudogibbirhynchia jurensis* (Quenstedt, 1858). Ambas especies de *Soaresirhynchia* muestran una morfología relativamente simple y muy variable, junto con otros caracteres que indican una estrategia oportunista. En la Zona Insigne aparecen escasos representantes de *Neozeilleria lycetti* (Davidson, 1851); y en el techo de esta misma zona y en la Zona Pseudoradosa se registra *Praemonticlarrella* sp. El registro de *P. bothenhamptonensis* continua hasta la Zona Aalensis, donde se encuentra también *Neozeilleria nuskae* Andrade 2006, en Asturias y *Homoeorhynchia cynocephala* (Richard, 1840) en Cillamayor.

En la Cordillera Ibérica (representada por las secciones de Castrovido, en el Sector Noroccidental, y Ariño, en el Sector Central) las asociaciones de braquiópodos del Toarciense Superior son muy diferentes. El registro en estas secciones es continuo durante todo el Toarciense, y la renovación posterior a la “Fauna Española” tiene lugar en la Subzona Bifrons (cfr. García Joral & Goy, 2000). En el Toarciense Superior (Zonas Thouarsense a Insigne) se registra una asociación con *Rhynchonelloidea? marini* (Rousselle, 1975), *Choffatirhynchia turolensis* García Joral & Goy, 2004, y *Stroudithyris infraoolithica* (Deslongchamps, 1871), junto con escasos ejemplares de *Neozeilleria lycetti*. En las Zonas Pseudoradosa y Aalensis las especies dominantes son *Stroudithyris stephanoides* Alméras & Moulan, 1982, y *Rhynchonelloidea goyi* García Joral, 1983, acompañadas en Ariño y otras secciones del sector central de la cordillera por *Aulacothyris blakei* (Davidson, 1878). En la parte alta de la Zona Aalensis se encuentra una nueva asociación, con *Homoeorhynchia cynocephala* y *Stroudithyris pisolithica* (Buckman, 1886) como especies más representativas.

Las notables diferencias en la composición de las asociaciones del Toarciense Superior entre las cuencas del norte y del este del Macizo Ibérico (*N. lycetti* es la única especie común) se interpretan como debidas a la existencia de algún tipo de barrera que impidió la dispersión de los braquiópodos entre ellas. En la Cordillera Ibérica se produce la renovación de las diferentes asociaciones a partir de taxones ya existentes en la cuenca: *Choffatirhynchia vasconcellosi* da lugar a *C. turolensis*; *Sphaeroidothyris perfida* a *S. vari*; *Telothyris* a *Stroudithyris*, etc. Estos taxones no alcanzan las cuencas del norte, que son colonizadas probablemente desde el Atlántico, teniendo en cuenta la notable similitud de sus asociaciones con las descritas por Alméras (1994, 1996) y Andrade (2006) en la parte distal de la cuenca Lusitánica. Esta similitud, que ya ha sido señalada por García Joral & Goy (2009) para el Toarciense de Asturias, puede ser ampliada a toda la región Vasco-Cantábrica y, de acuerdo con los datos de Alméras & Fauré (2000) hasta la región de Peñaforca y del Alto Ampurdán en la parte oriental de los Pirineos.

Referencias

- Alméras, Y. 1994. Le genre *Soaresirhynchia* nov. (Brachiopoda, Rhynchonellacea, Wellerellidae) dans le Toarcien du sous-bassin nord-lusitanien (Portugal). *Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon*, **130**, 1-135.
- Alméras, Y., 1996. The genus *Pseudogibbirhynchia* (Brachiopoda, Rhynchonellacea) from the Toarcian of Portugal. In Cooper, P. & Jin, J. (eds.). *Proceedings of the third International Brachiopod Congress 7-12*. Balkema.

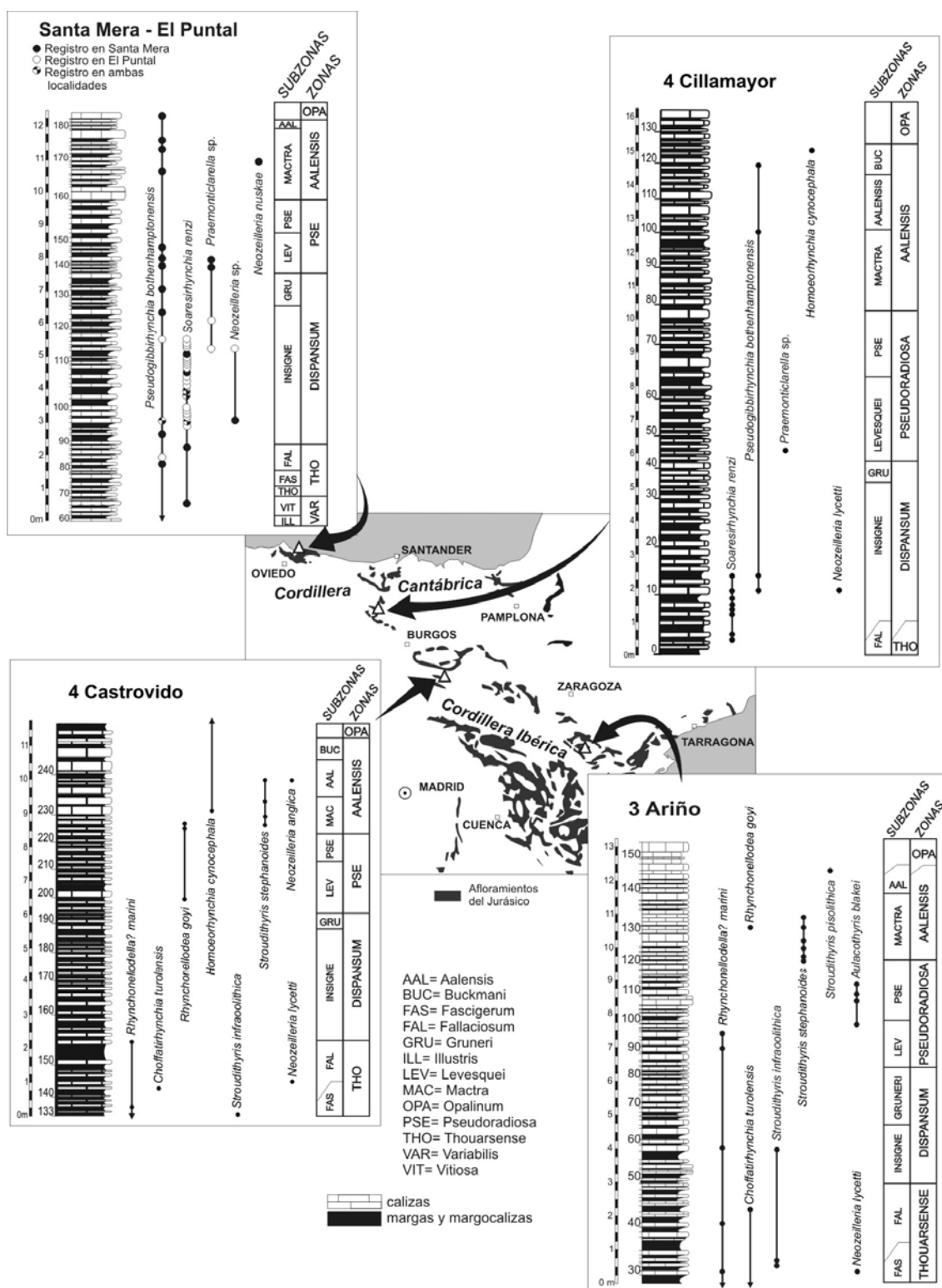


Figura 1. Columnas estratigráficas de las secciones estudiadas, con la distribución de las especies de braquiópodos reconocidas. Columna de Santa Mera – El Puntal, según García Joral & Goy, 2009; columnas de 4 Cillamayor, 4 Castrovido y 3 Ariño, nuevas. Biocronoestratigrafía basada en ammonioideos, de acuerdo con la escala estándar de la Provincia del NW de Europa (cfr. Elmi *et al.* 1997).

- Alm  ras, Y. & Faur  , P. 2000. Les Brachiopodes liasiques des Pyr  n  es. *Pal  ontologie, Biostratigraphie, Pal  obiog  ographie et Pal  oenvironnements. Strata, s  rie 2 : M  moires* **36**, 1-395.
- Andrade, B., 2006. Los braqui  podos del tr  nsito Jur  sico Inferior – Jur  sico Medio de la Cuenca Lusit  nica (Portugal). *Coloquios de Paleontolog  a* **56**, 5-194.
- Elmi, S., Rulleau, L., Gabilly, J. & Mouterde, R., 1997. Toarcien. In: Cariou, E. & Hantzpergue, P. (Eds.), *Grupe Fran  ais d'  tudes du Jurassique: Biostratigraphie du Jurassique oust-europ  en et medite rran  en. Zonation parall  le et distribution des inv  rtebr  es et microf  siles. Bulletin du Centre de recherches Elf Exploration Production* **17**, 25-36.
- Garc  a Joral, F. & Goy, A. 2000. Stratigraphic Distribution of Toarcian Brachiopods from the Iberian Range (Spain) and its Relation to Depositional Sequences. *GeoResearch Forum* **6**, 381-386.
- Garc  a Joral, F. & Goy, A. 2004. Caracterizaci  n de *Choffatirhynchia* nov. gen. (Brachiopoda, Rhynchonellida) en el Toarciense (Jur  sico) de la Cordillera Ib  rica (Esp   a). *Bolet  n de la Real Sociedad Espa  ola de Historia Natural (Geolog  a)* **99**, 237-250.
- Garc  a Joral, F. & Goy, A. 2009. Toarcian (lower Jurassic) brachiopods in Asturias (Northern Spain): Stratigraphic distribution, critical events and palaeobiogeography. *Geobios* **42**, 255-264.
- Mance  ido, M.O., 2002. Paleobiogeography of Mesozoic brachiopod faunas from Andean-Patagonian areas in a global context. *Geobios* **35**: 176-192.
- V  r  s, A., 1984. Lower and Middle Jurassic brachiopod provinces in the western Tethys. *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando E  tv  s nominatae, Sectio Geologica* **24**, 207-233.

Tratamiento muse  stico de los f  siles tri  sicos de la “Colecci  n Ana M  rquez” en el Museo de Geolog  a de la Universitat de Val  ncia (MGUV)

M  rquez-Aliaga, A.¹, Garc  a-Forner, A.¹, Gil, U.¹ y Verd  , F.J.¹

1: Departamento de Geolog  a e ICBiBE, Universidad de Valencia, Dr. Moliner, 50 Burjassot, 46100 Valencia, Espa  a. Ana.Marquez@uv.es, Anna.Garcia@uv.es

El Museo de Geolog  a de la Universitat de Val  ncia (MGUV) naci   como respuesta a la necesidad de organizar un volumen, cada vez mayor, de materiales geol  gicos y paleontol  gicos (rocas, minerales, f  siles) e instrumentos cient  ficos, acumulados en el Departamento de Geolog  a, con el objeto de su utilizaci  n para fines docentes y de investigaci  n. El car  cter de una instituci  n museol  gica viene definido por m  ltiples factores; se suele referir al uso y tratamiento que se da a las colecciones y viene determinado por la calidad de sus fondos, el tipo de instituci  n, la clase de p  blico, el personal de que se dispone para el manejo de las colecciones y el presupuesto propio, entre otros. Concretamente, el MGUV por su condici  n de “Museo Universitario”, tiene bien definidas sus principales funciones: la de investigaci  n y la de docencia. Sin embargo, es un ejemplo muy claro de una instituci  n donde la funci  n m  s destacable es la de investigaci  n. Ello es debido a la calidad de sus fondos, los cuales proceden de colecciones obtenidas por los propios investigadores durante la realizaci  n de Tesis y/o Proyectos. Con ello, la documentaci  n e informaci  n que acompa  a a cada ejemplar depositado en el museo es bastante fiable y completa. Es decir, se dispone del historial de todos los procesos, los cuales empiezan antes incluso de obtenci  n de los ejemplares en el campo (documentaci  n del yacimiento, permisos de excavaci  n,...) hasta su dep  sito final, pasando por todo su seguimiento (tratamientos, publicaciones, consultas, movimientos, posibles exposiciones...). La gesti  n de las colecciones en el MGUV comienza con el “Dep  sito del Material” en las

dependencias propias. Las colecciones de investigación realizan su ingreso tras acabar la excavación por parte del investigador y/o equipo, cuando todavía se desconocen muchos detalles de las piezas extraídas. En el depósito (temporal, o indefinido, dependiendo de su procedencia), se efectúa en primer lugar una reserva de “Números de Registro” a petición del investigador que deposita el material y acorde con el mismo, dicha reserva queda reflejada en el “Libro de Registro” haciendo constar los datos que se conocen hasta la fecha (yacimientos, campaña, tipo de material, nº de excavación, responsable del material durante la investigación, fecha,...). El material queda a disposición del investigador (constando así en el acta de depósito, y siempre que no haya nada que lo impida) durante el tiempo necesario para el estudio del mismo. Dicha acta de depósito es exigida por la Dirección General de Patrimonio, organismo que ha autorizado la excavación y determinado la institución de depósito. Una vez terminado el estudio, o incluso durante el proceso de investigación, los ejemplares resultantes son siglados e inventariados en la “Base de Datos del Museo”, pudiéndose completar entonces los datos en el libro de registro. La citada base de datos, ha sido diseñada específicamente por la conservadora del museo (A.G-F) para su adecuación a los materiales que se custodian. Del mismo modo, hay libros de registro independientes debido a la diversidad de los materiales (Rocas y Minerales, Fósiles e Instrumentos Científicos) y también se han elaborado distintas fichas informáticas que responden mejor a las características de cada material, pero conservando tanto el interfaz como aquellos campos que puedan ser comunes. Dichas bases de datos han sido desarrolladas utilizando el programa Access por motivos de compatibilidad, disponibilidad y manejo; siendo varias las instituciones que han adoptado estas fichas como bases propias para informatizar sus fondos.

La “*Colección Ana Márquez*” ha de considerarse como una sub-colección de otra más amplia, y en preparación, la “*Colección del Triásico del MGUV*”. La misma contendrá, entre otras, la colección de conodontos hispanos estudiados por Pablo Plasencia; así como otros subconjuntos de fósiles triásicos de gran interés. Para el caso concreto de la colección que nos ocupa queremos destacar algunas peculiaridades. Está formada por Bivalvos en su gran mayoría y algunos Cefalópodos, Gasterópodos, Braquiópodos junto con otros macrofósiles. Se inició el año 1975, cuando uno de nosotros (M-A, A.) comenzó las investigaciones paleontológicas del Triásico de la Cordillera Ibérica y ha seguido ampliándose hasta la actualidad alcanzando un tamaño superior al de 2000 ejemplares (unos 10,000 fósiles) debido a la continua donación, aportación y/o hallazgo de registros del Triásico de la Península Ibérica y de otras localidades triásicas de distintos países. Sin embargo, aunque el material se hallaba depositado en el MGUV las fichas previas carecían de muchos datos ya que se hallaban en estudio o pendientes de inclusión. Gracias a la colaboración de los becarios Javier Verdú y Úrsula Gil y a la concesión de una licencia de año sabático a Ana Márquez se pudo acometer la necesaria pero costosa actualización museológica. En primer lugar, se ha procedido a la elaboración de varios “Repositorios” o tipos de inventario, por sección estratigráfica y/o por posición sistemática, en el programa Excel, que permite visualizar todos los múltiples datos de cada entrada. En los mismos, se han ordenado junto al número de cada ejemplar, previamente limpio, siglado y determinado taxonómicamente, todos los datos relativos a su procedencia estratigráfica, siglas previas, determinación previa, publicación y figuración, nueva determinación, número de archivo digital de su fotografía, así como observaciones tafonómicas, sedimentológicas y otras. En segundo lugar, se completan manualmente los libros de registro del MGUV. En tercer lugar, se incluyen los datos en la ficha oficial informática del MGUV como parte de la base de datos de sus fondos. Por último,

se pretende que la comunidad científica disponga de esta colección de manera virtual y sencilla. Para ello, se hace necesaria su inclusión en la web del MGUV con diferentes niveles de acceso. Los unos que permitan la descarga en PDF de las fotos de los correspondientes ejemplares. Los otros que permitan el acceso a la “Base de Datos Bibliográfica del Triásico” (BDBT- elaborada por Ana Márquez y Sonia Ros) en donde constan la gran mayoría de los trabajos de la literatura en donde se ha citado la especie en consulta. Esta última fase se halla en vías de ejecución y experimentación pero constituye, sin duda, nuestro gran reto. Es el salto de un siglo que nos lleva desde la consulta personalizada de las colecciones de comparación a la consulta virtual a través de la red y con acceso global. Nos gustaría, con este incipiente proyecto, llamar la atención a muchos otros especialistas que, tal como nos consta, disponen de completas colecciones de fósiles procedentes de hallazgos y estudios de muchos años, pero no han puesto a disposición de la comunidad científica tan valioso patrimonio. Provocar un pequeño acicate, en este sentido, a los paleontólogos colegas y valorar el importante papel de los museos universitarios constituye el objetivo del presente trabajo.

Agradecimientos

A los Dres. Pablo Pasencia y Sonia Ros que son parte de este proyecto. Trabajo incluido en el proyecto CGL 2008-00093 y en el PICG 506.

Middle and upper Oxfordian ammonites from central and southern Hungary: their taxonomic, biostratigraphic and biogeographic relevance.

Meléndez, G.¹ y Fözy, I.²

1: Dpto. de Geología (Paleontología). Universidad de Zaragoza. c/ Pedro Cerbuna 12, E-50009 Zaragoza (España). gmelende@unizar.es

2: Hungarian Natural History Museum, Budapest, fozy@nhmus.hu

Introduction

Oxfordian ammonites from Hungary have been studied in recent times by Fözy & Meléndez (1996), Fözy *et al.* (1997) and Meléndez *et al.* (2006, *in litt*). A recent study funded by the *Synthesis Project Foundation* (NH Museum, London), in 2008, allowed developing a detailed taxonomic and biogeographic study of the rich Oxfordian ammonite collections housed at the Palaeontology Lab of the Natural History Museum Budapest, and collected over the past 20 years, mainly by I. Fözy, and other colleagues.

The studied ammonite collections come from some classical Upper Jurassic localities in the different mountain ranges of Hungary: the Pilis Mountains and the Gerecse Mountains, in the Transdanubian Range (Bakony Unit) and the Mecsek Mountains in southern Hungary (Fig. 1). A whole of 147 specimens from seven classical Upper Jurassic sections have been revised and studied.

Gerecse Mountains

In the Gerecse Mts, the ammonite collections studied come from five classical Oxfordian localities. These are, from SW to NE, the sections of Paprét, Margit Hill, Domoszló, Tölgyhát, and Dogger Quarry (see Fig. 1). In the Paprét section, the recorded ammonite collection (12 specimens) includes, besides two doubtful specimens of *Paraspidoceras cf. sparsispinum* (Waagen) and *Clambites (Neaspidoceras) sp.*, two well-preserved specimens of

Gregoryceras fouquei (Kilian), and four specimens of *Passendorferia teresiformis* Brochwicz-Lewiński. As a whole, this recorded association clearly characterizes the Teresiformis Biohorizon within the Bifurcatus Biozone, Grossouvrei Subbiozone, or perhaps a slightly higher interval.

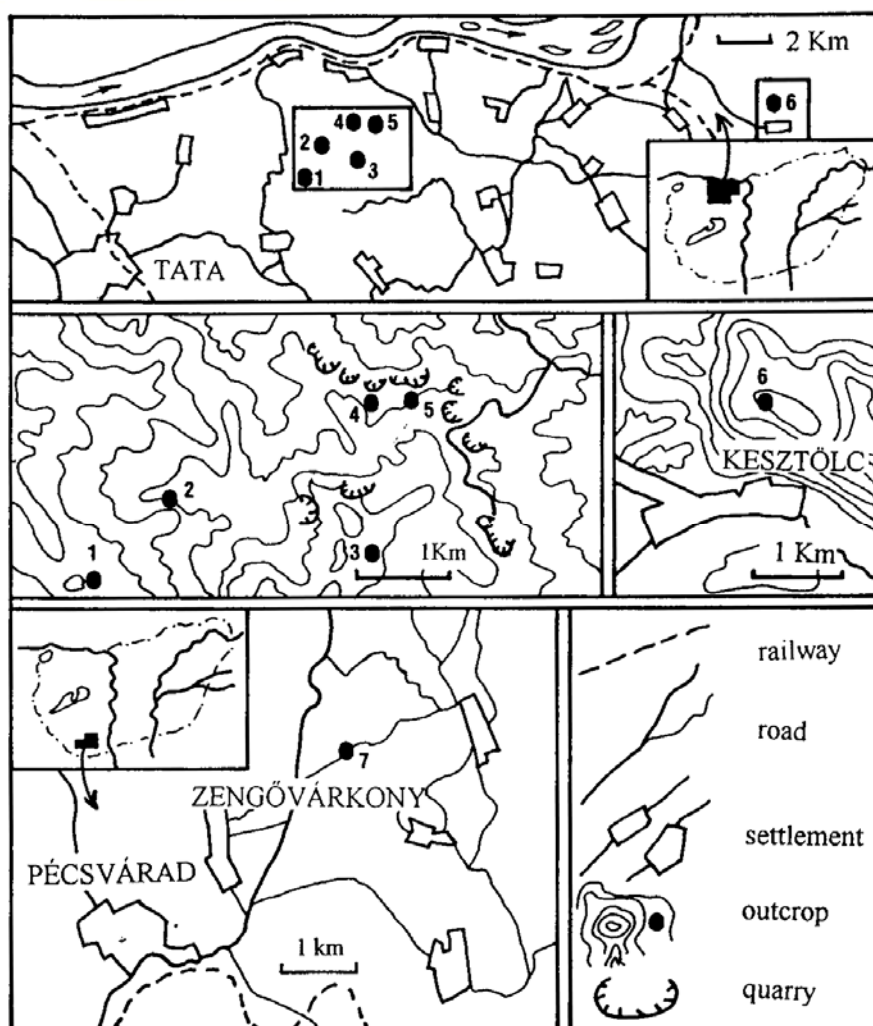


Figure 1. Sketch map of the studied areas in northern and southern Hungary (Bakony Unit and Mecsek Mountains respectively) showing the detailed location of studied sections. 1: Paprét, 2: Margit Hill, 3: Domszló, 4: Tölgyhát, 5: Dogger Quarry, in the Gerecse Mts. 6: Velka Skala. In the Pilis Mts. 7: Zengővárkony, in the Mecsek Mts.

In the outcrop of Margyt Hill (Margyt Hegy section), middle Oxfordian deposits form a 0,7 m thick calcareous nodular limestone breccia interbedded in a radiolarite sequence. Ammonite collection from this breccia level includes 17 specimens belonging mainly to *Passendorferia teresiformis* Brochwicz-Lewiński (quite typical) and more characteristic specimens of *Gregoryceras fouquei* (Kilian). This recorded assemblage clearly characterizes the Teresiformis Biohorizon within the Bifurcatus Biozone, Grossouvrei Subbiozone.

Oxfordian ammonites from Domszló section come mostly from old collections and only partly from more recent sampling (see Fözy & Meléndez, *loc. cit.* and references therein). No outcrop or recorded sequence is available at present. The recorded specimens come from a red

nodular limestone interval in a stratigraphic unallocated position, the only stratigraphic references are some sparse remains of the chert, which, by correlation with the near sections of Margyt Hill and Tölgyhát, are supposed to underlie the Oxfordian limestones. The available collection includes a whole of 48 specimens (reelaborated, phragmented moulds) among phylloceratids, aspidoceratids, peltoceratids (*Gregoryceras* including the form *G. aff. fouquei* (Kilian) and some representatives of true *G. fouquei* (Kilian) and perisphinctids (*Passendorferia*; *Orthosphinctes*). The studied assemblage suggest that it might represent a condensed recorded association including elements characteristic of two successive horizons of the Bifurcatus Biozone, Grossouvrei Subbiozone, and perhaps, of a basal biohorizon of the Hypselum Biozone (the Ariniensis Biohorizon).

From the section of Tölgyhát comes a collection of 23 specimens, 8 of which belong to Liostraca: One specimen to suborder Lytoceratina (*Lytoceras gr. gastaldti* (Gemmellaro)) and seven to suborder Phylloceratina. All specimens are incomplete phragmocones of adult individuals. Among the remaining specimens, it is worth noting the presence of two adult, wholly septate representatives of *Gregoryceras* close to the *G. fouquei* (Kilian) group, and five specimens of *Passendorferia* of the *P. teresiformis* Brochwicz-Lewiński group. The presence of one single specimen of *Perisphinctes* (M) *malinowskiae* Brochwicz-Lewiński confirms that this recorded association characterizes an upper biohorizon of the Bifurcatus Biozone, Grossouvrei Subbiozone.

From the section of Dogger Quarry comes one specimen of *Passendorferia* (M) showing intermediate features between *P. erycensis* Meléndez and *P. torcalense* (Kilian). According to data from other outcrops, this record might represent a slightly lower horizon in the middle Oxfordian than the rest of the studied sections. However, some reservation should be made, as the studied specimen is a nucleus (incomplete phragmocone) of a macroconch.

Pilis Mountains

The Pilis Mountains chain constitutes the easternmost block within the Transdanubian Range, northern Hungary. The section of Velka Szkala is located in a Jurassic outcrop, which is no longer exposed today. A decimetric (less than 1 m) thick sequence of light grey nodular limestones contains an ammonite recorded association of Kimmeridgian-Tithonian age. The lower levels of this interval, however, have yielded a collection of upper Oxfordian, lower Hypselum Biozone ammonites (31 specimens) including *Passendorferia rozaki* Meléndez and *Orthosphinctes* of the *ariniensis* (Meléndez) – *kirkdalenensis*, (Enay) (non Arkell) groups. Representatives of Liostraca include one specimen of Lytoceratina (*Lytoceras gr. gastaldti* (Gemmellaro)) one specimen of *Phylloceras cf. kudernatschi* (Hauer) and five specimens of *Holcophylloceras zygnodianum* (D'Orbigny). All specimens are incomplete phragmocones of adult individuals.

Mecsek Mountains

Oxfordian ammonites from the Mecsek Mountains, in southern Hungary, come from the section of Zengövarkony, not far from the city of Pésc. This classical outcrop, the only recorded Oxfordian section in this region, is nowadays hardly accessible; jet it has yielded a rich Oxfordian ammonite recorded association (Fözy, 1993), including 16 specimens, all reelaborated, phragmented or disarticulated internal moulds. The specimens characterize the Hypselum Biozone, most probably, the upper, “Kirkdalensis” or Gygi, subbiozone; roughly equivalent to the Berrense Subbiozone of the Submediterranean Province. This is confirmed

by the record of common representatives (8 specimens) of *Orthosphinctes* of the *kirkdalensis*, (Enay) (non Arkell) group, including one single specimen that might constitute a well-preserved, remarkably complete adult microconch of this species. Also the presence of common representatives of *Euaspidoceras* of the *hypsolum* (Oppel) group and one specimen of *Passendorferia gygii* Brochwicz-Lewiński supports this recorded association to represent the *Gygii Taxorrecord* (cfr. Fernández-López, 1986). However, the biostratigraphic assignment of the lithological interval containing this association could be higher, probably Bimammatum Biozone, as it is suggested by the record of a single, resedimented (= non-reelaborated) specimen of *Orthosphinctes* of the *laufenensis* (Siemiradzki) group.

Conclusions

The studied Oxfordian ammonite assemblages from Hungary show the clear true Mediterranean affinity of the area of the Transdanubian Range during the Upper Jurassic, Oxfordian times. In southern Hungary, in the area of Mecsek Mountains, the Oxfordian ammonite record so far seems to show a closer Submediterranean affinity, including an ammonite succession entirely comparable to those recorded from Iberian Range, SE France, S Germany or Swiss Jura. The biostratigraphic position of the studied assemblages, a well-defined interval at the middle-upper part of the Bifurcatus Chronozone, widely coincides with similar dating in many other Mediterranean areas across the Tethyan Province, from Betic ranges and Sicily to Greece (Meléndez *et al.*, 2007), indicating a generalized takeover of open marine conditions and carbonate sedimentation in the middle Oxfordian, at the turn of the Transversarium-Bifurcatus Chronozone boundary. However, the clear dominance of adult elements, of all recorded groups, in the studied recorded associations, indicates that these epiocceanic platform environments were in fact never, or only very rarely, and in very localized areas, colonized by true ammonite biological populations.

Acknowledgements

This paper benefitted from a Synthesis Project Nr: HU-TAF-4217 for the study of Oxfordian ammonite collections from the Natural History Museum, Budapest. It is also a part of the research projects: OTKA 65843 (Hungary); CGL2008-01273/BTE (MICIIN) (Univ. Complutense Foundation, Madrid, Spain) and the Consolidated team project: “*Patrimonio y Museo Paleontológico*” (DGA, Aragón) Spain.

References

- Fernández-López, S. 1986. Sucesiones paleobiológicas y sucesiones registráticas (nuevos conceptos paleontológicos). *Revista Española de Paleontología* **1**, 29-45.
- Fözy I. 1993. Upper Jurassic biostratigraphy in the Mecsek Mts., Southern Hungary – *Földtani Közlöny* **123/2**, 195-205.
- Fözy I., Meléndez G. 1996. Oxfordian ammonites from Hungary. *Geo Research Forum* **1-2**, 187-194.
- Fözy I., Pérez-Urresti I., Meléndez G. 1997. Middle and Upper Oxfordian ammonite successions from the Transdanubian Central Range and from the Mecsek Mountains (Hungary): Biostratigraphy and Palaeobiogeographic affinities. *Comunicación 4º Congreso de Jurásico de España*. Alcañiz (Abstract volume) 69-72.
- Meléndez, G., Atrops, F., Bello, J., Brochwicz-Lewiński, W., D’Arpa, C., Fözy, I., Pérez-Urresti, I., Ramajo, J., & Sequeiros, L. 2006. On the origin and palaeobiogeographic spread of the Oxfordian ammonite genus *Passendorferia* and Tethyan subfamily Passendorferiinae Meléndez. *Volumina Jurassica* **4**, 240.
- Meléndez, G., Atrops, F., Bello, J., Brochwicz-Lewiński, W., D’Arpa, C., Fözy, I., Pérez-Urresti, I., Ramajo, J., & Sequeiros, L. (*in litt*). Oxfordian ammonite genus *Passendorferia* Brochwicz-

Lewiński and Tethyan subfamily Passendorferiinae Meléndez: origin and palaeobiogeography. *Volumina Jurassica* 7, (2009).

Meléndez, G., Ramajo, J., Bello, J., D'Arpa, C., Di Stefano, P., Fermeli, G., Karakitsios, V., Scherreicks, R., & Zarcone, G. 2007. Palaeogeographic and palaeontologic event across the Tethys in the Submediterranean and Mediterranean platforms at the Callovian-Oxfordian transition. *XXIII Jornadas, Sociedad Española de Paleontología*; Abstract volume, 139-140.

La ultraestructura del esmaltoide en dientes de condriactos del Ladinense (Triásico Medio) de la Sección de Bugarra (Valencia, España). Adaptaciones a nuevas estrategias tróficas

Pla, C.¹, Plasencia, P.¹, Márquez-Aliaga, A.¹ y Botella, H.¹

1: Departamento de Geología e Instituto Cavanilles de Biodiversidad Evolutiva. Universitat de Valencia. Avda. Doctor moliner, 50. 46100. Burjassot (Valencia). España. maplaga@alumni.uv.es, pablo.plasencia@uv.es, ana.marquez@uv.es, hector.botella@uv.es

El Triásico es un periodo esencial en la historia evolutiva de los condriactos. En este periodo aparecen las primeras faunas de tiburones modernos, neoseláceos, los cuales desarrollaron una serie de estrategias alimentarias complejas (no presentes en los grupos más primitivos), posiblemente en respuesta al aumento en cantidad y diversidad de presas (Thies & Reif, 1985). Así mientras la dentición de los neoseláceos presenta una gran diversidad de formas ligadas a distintas adaptaciones tróficas (vg., de agarre, de arranque, cortadores, moledores; ver Cappetta, 1987), los dientes multicuspidados presentes en los tiburones no neoseláceos (vg., Cladodontos, Xenacantidos, Hibodontos, Ctenacantidos) sugieren una adaptación, casi exclusiva, para clavar y/o agarrar presas.

Esta diversificación de estrategias alimentarias en los neoseláceos ha sido tradicionalmente ligada a la presencia, en sus dientes, de un esmaltoide organizado en tres capas, que les proporciona una resistencia especial frente al estrés, previniendo posibles roturas (Preuschoft *et al.*, 1974). Este esmaltoide tricapa es considerado una sinapomorfia del grupo de los neoseláceos y no está presente en ninguno de los linajes de tiburones no neoseláceos, que mayoritariamente presentan un esmaltoide monocapa, que consiste en cristales de hidroxiapatito individuales orientados al azar (Gillis & Donoghue, 2007; Botella *et al.*, 2009). Sin embargo, Botella *et al.* (en prensa) y Duffin & Cuny (2008) han mostrado que, durante el Triásico y el Cretácico, varios taxa de tiburones no neoseláceos desarrollaron dientes cortantes, en ausencia del esmaltoide organizado en tres capas característico de los neoseláceos. La ultraestructura de estos taxa presenta, sin embargo, también ciertas diferencias significativas respecto a la estructura del esmaltoide presente en otros tiburones no neoseláceos.

En este trabajo presentamos un estudio de la estructura del esmaltoide para los distintos taxa de condriactos (*Homalodontus* sp., Hybodontoidae indet. sp. 1 y 2, *Pseudodalatias henarejensis* y un Synechodontiforme indet.) identificados anteriormente por Pla *et al.* (2009) procedentes de la disolución de muestras de niveles carbonáticos de la Sección de Bugarra (Cordillera Ibérica, Valencia; Márquez-Aliaga *et al.*, 1984), de Edad Ladinense (Triásico Medio).

Para este estudio los dientes se incluyeron en una resina de polyester transparente y se

seccionaron en planos transversales y longitudinales. Posteriormente, las superficies expuestas fueron pulidas y atacadas con HCl 0,1 M durante 5-10 s. Cada muestra fue repulida y atacada tantas veces como fue necesario para elucidar la microestructura interna del diente. Adicionalmente, la ultraestructura del esmaltoide fue también estudiada produciendo fracturas en los dientes con una aguja entomológica. Los ejemplares preparados fueron estudiados y fotografiados usando un microscopio electrónico de barrido Philips XL-30. Todo el material estudiado se encuentra depositado en el Museo de Geología de la Universidad de Valencia.

La ultraestructura del esmaltoide en los taxa estudiados será descrita en detalle. Los resultados más significativos de nuestro estudio evidencian la presencia de esmaltoide organizado en tres capas en los dientes cortantes del Synechodontiforme. Por otro lado, la dentición cortadora y de agarre (*cutting-clutching*), presente en el tiburón no neoseláceo *Pseudodalatias henarejensis* (Botella *et al.*, en prensa), muestra un esmaltoide formado por cristales muy pequeños y alargados (aprox. 0,5 µm de largo), que se encuentran altamente empaquetados en la parte más interna de la capa, mientras que en la parte externa están organizados en paralelo a la superficie. *Pseudodalatias* es el único tiburón que ha desarrollado una dentición cutting-clutching (presente en neoseláceos) sin poseer el esmaltoide organizado en tres capas. Sin embargo, la ultraestructura del esmaltoide presente en este taxón evidencia la necesidad de la compactación (y posiblemente también la orientación) de los cristallitos de hidroxiapatito para la evolución de denticiones cortantes en tiburones no neoseláceos, como ha sido propuesto por Duffin & Cuny (2008).

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el programa 458.10/2007 y /2008 de la Direcció General Patrimoni Cultural Valencià (Conselleria de Cultura, Educació i Esports), y el proyecto GV2008-057, ambos de la Generalitat Valenciana.

Referencias

- Botella, H., Plasencia, P., Márquez-Aliaga, A., Cuny, G. & Dorka, M. (en prensa). *Pseudodalatias henarejensis* nov. sp. A new pseudodalatid (Elasmobranchii) from the Middle Triassic of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Cappetta, H. 1987. Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii, 38, 1- 193. In: *Handbook of Paleoichthyology*, vol. 3B, H. P. Schultze (Ed.). Gustav Fischer Verlag; Stuttgart - New York. 193 pp.
- Duffin, C.J. & G. Cuny. 2008. *Carcharopsis prototypus* and the adaptations of single crystallite enameloid in cutting dentitions. *Acta Geologica Polonica* **58**, 181-184.
- Gillis, J.A. & Donoghue, P.C.J. 2007. The homology and phylogeny of chondrichthyan tooth enameloid. *Journal of Morphology* **268**, 33-49.
- Márquez-Aliaga, A. & López, J. 1989. Paleontología y ambientes de sedimentación del Triásico Medio, Muschelkalk, de la Cordillera Ibérica. I: Cuenca y Valencia, España. *Estudios Geológicos* **45**, 387-398.
- Pla, C., Botella, H. & Plasencia, P. 2009. Estudio preliminar de los condricios del Ladinense (Triásico Medio) de la sección Bugarra (Valencia, España). *Paleolusitania* **1**, 177-182.
- Preuschoft, H., Reif, W.-E. & Müller, W.H. 1974. Funktionsanpassungen in form und struktur an haifischzähnen. *Z. Anat. Entwickl.-Gesch.* **143**, 315-344.
- Thies, D., Reif, W.-E. 1985. Phylogeny and evolutionary ecology of Mesozoic Neoselachii. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* **169**, 333-361.

Aspectos paleobiológicos del conodonto *Pseudofurnishius murcianus* (Van den Boogaard) del Triásico Medio de la Península Ibérica

Plasencia, P.¹ Márquez-Aliaga, A.¹ y Hirsch, F.²

1: Departamento de Geología e ICBiBE, Universidad de Valencia, Dr. Moliner, 50 Burjassot, 46100 Valencia, España. Pablo.Plasencia@uv.es, Ana.Marquez@uv.es

2: Laboratory of Geology, Naruto University of Education, Naruto, 772-8502, Japan. abafran@hotmail.com

Entre los conodontos del Triásico Medio la especie *Pseudofurnishius murcianus* Van den Boogaard se considera la más característica de la Provincia Sefardí, que constituye parte del dominio meridional del Neo-Tethys. En el extremo más occidental de esta cuenca y en correspondencia con ambientes marinos someros se registran los sedimentos triásicos carbonatados de la Península Ibérica, de donde proviene el material estudiado. Se han obtenido *Pseudofurnishius* en una veintena de secciones de materiales datados como del Anisiense superior al Ladiniense de las Cordilleras Pirenaica, Costero-Catalana, Ibérica y Bética. Se han podido aislar unos 1500 especímenes del elemento P₁, y ello a pesar de la conocida escasez de fósiles en los materiales triásicos hispanos. La amplitud de la muestra, sus características taxonómicas y la presencia de poblaciones abundantes procedentes de niveles monoespecíficos, ha permitido el establecimiento de algunas consideraciones paleobiológicas inéditas.

Desde el punto de vista ontogénico, el primer estado de desarrollo que hemos identificado consiste en un elemento con cinco denticulos en la lámina y un único denticulo en forma de gancho y dirigido hacia arriba en el lado interno del ejemplar. El crecimiento se produce al ir añadiéndose denticulos en la lámina y en el lado interno desarrollándose una plataforma discreta. En bastantes ejemplares (pero no todos) uno o más denticulos pueden estar presentes en el lado externo. En los más desarrollados se pueden formar una plataforma externa de mayor tamaño que la interna. Ambas plataformas muestran una amplia variabilidad morfológica. Los ejemplares más desarrollados tienen hasta 14 denticulos en la lámina, hasta 9 denticulos en la lámina interna y un número similar en la externa (Fig.1).

El estudio de la ontogenia de *P. murcianus* ha permitido reconocer la gran variabilidad de la especie, la resolución de varias sinonimias frecuentemente citadas en la literatura (*P. huddlei* van den Boogaard & Simon, *P. murcianus praecursor* Gullo & Kozur, *P. murcianus murcianus* Kozur y *P. murcianus* n. ssp. *B* Kozur) y ampliar tanto su rango estratigráfico como su distribución paleogeográfica.

Agradecimientos

Esta comunicación es una contribución del Grupo de Trabajo Español de los proyectos CGL2008-00093 y PICG 506 y acogida a la ACI2008-0796, del MICINN.

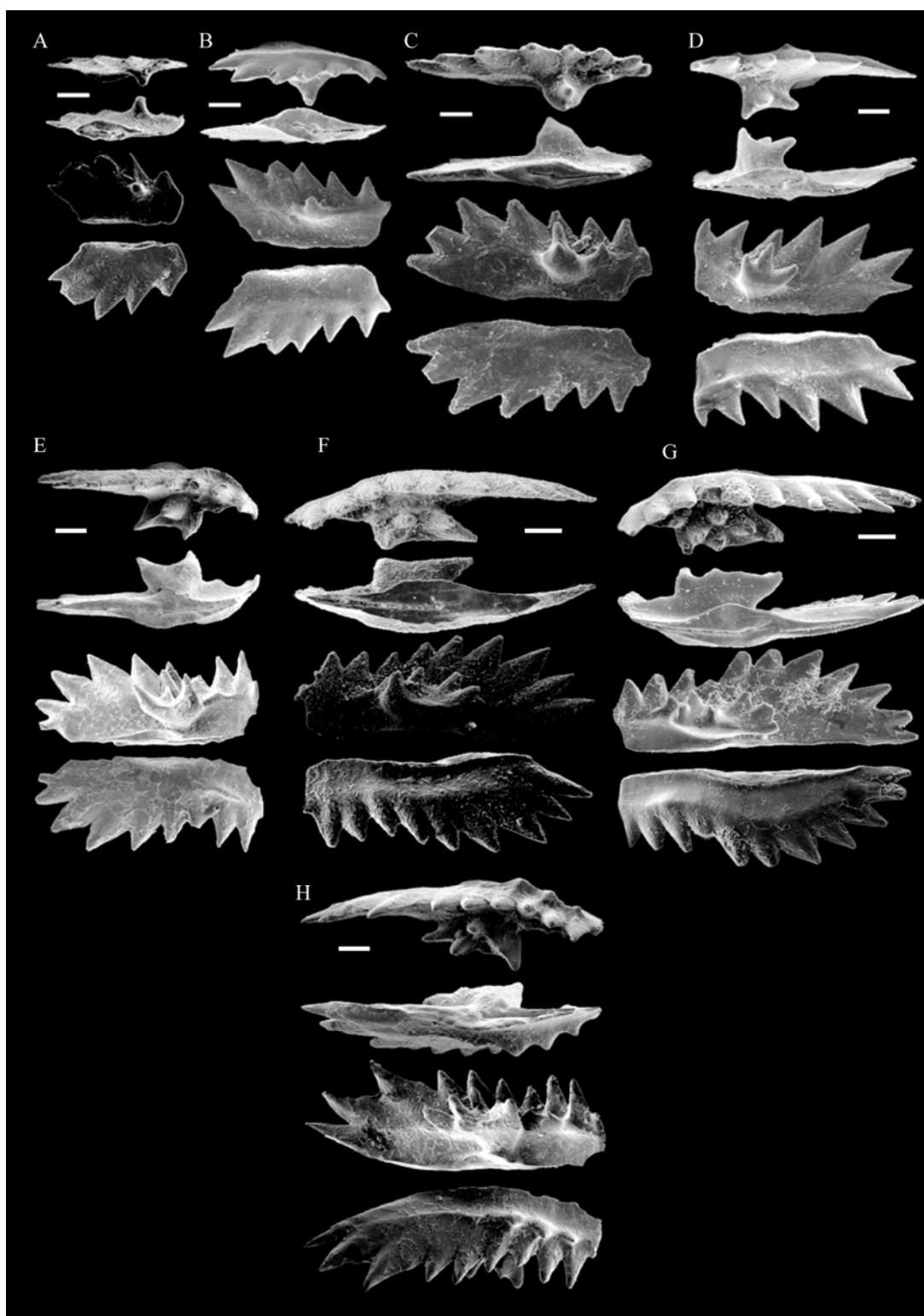


Figura 1. Elementos P1 con distinto desarrollo de *Pseudofurnishius murcianus* (Van den Boogaard). Vistas, oral, aboral, interna y externa. Barra = 50µm. **A:** MGUV-10193. He-18, Henarejos, Cuenca. **B:** MGUV-10232. He-18, Henarejos, Cuenca. **C:** MGUV-19933. Li-8, Libros, Teruel. **D:** MGUV-10222. He-18, Henarejos, Cuenca. **E:** MGUV-19882. Li-8, Libros, Teruel. **F:** MGUV-10399. Bu-pl, Bugarra, Valencia. **G:** MGUV-10334. GCLP-14.2, Calasparra, Murcia. **H:** MGUV-19866. Li-8, Libros, Teruel.

Análisis tafonómico de las asociaciones de cefalópodos de hardgrounds del Jurásico medio (Subbético Externo, provincia de Murcia)

Reolid, M.¹, Nieto, L.M.¹ y Rey, J.²

1: Departamento de Geología, Universidad de Jaén, Campus Las Lagunillas s/n, 23071 Jaén (España). mreolid@ujaen.es, lmnieto@ujaen.es

2: Departamento de Geología, Escuela Politécnica Superior de Linares, Alfonso X El Sabio 18, 23700 Linares (España). jrey@ujaen.es

Introducción

Los afloramientos estudiados se sitúan en las unidades de Lúgar-Corque y Sierra de Quípar, ambas pertenecientes al Subbético Externo de la provincia de Murcia, que durante el Jurásico medio constituían sendos umbrales pelágicos. Desde el punto de vista estratigráfico, los hardgrounds analizados se disponen separando los miembros inferior y superior de la Fm Ammonítico Rosso Superior, que está constituida por facies ammonítico rosso. El techo del miembro inferior es una superficie heterocrónica cuya edad oscila entre el Bathoniense inferior y el Bathoniense medio (Sandoval, 1983; Rey, 1993; Nieto, 1997). El muro del miembro superior es otra superficie heterocrónica cuya edad oscila entre el Oxfordiense inferior y la parte baja del Oxfordiense superior (Rey, 1993; Nieto, 1997). Entre ambas superficies se observan al menos dos hardgrounds separados por un nivel condensado, con una facies calcarenítica, que ha sido datado como Calloviense (op. cit.). El hardground dispuesto a techo del miembro inferior se denomina hardground intrabathoniense, mientras que el situado en el techo del nivel calcarenítico se considera intracalloviense. En algunos afloramientos el nivel calcarenítico no se observa, superponiéndose ambos hardgrounds.

A partir del estudio de 250 especímenes, se han analizado los siguientes rasgos tafonómicos: estado de preservación, tamaño del especimen/fragmento, posición en el estrato, corrosión, fragmentación, encostramiento y orientación. Con los datos obtenidos se podrán elaborar modelos sedimentarios y paleogeográficos más detallados sobre los procesos de formación de hardgrounds en general y, específicamente, sobre el medio sedimentario imperante para este intervalo de tiempo en los umbrales pelágicos del Subbético Externo.

Resultados

La asociación de macroinvertebrados fósiles analizada está principalmente compuesta por ammonoideos en proporciones que oscilan entre 73 y 86% en el hardground intrabathoniense y 98% en el hardground intracalloviense. El resto de la asociación está constituida por belemnites y escasos gasterópodos.

Respecto al estado de preservación, los restos comprenden mayoritariamente conchas de calcita neomórfica tanto en el hardground intrabathoniense como en el intracalloviense. En algunos casos existen diferencias entre la composición del sedimento del molde y el sedimento circundante. Normalmente el sedimento del molde es un wackestone de filamentos o un wackestone de Globuligerina. En el hardground intrabathoniense en la Sierra de Quípar los ammonoideos más grandes presentan relleno geopetal en las cámaras más internas del fragmocono. Algunos de estos ammonoideos presentan cámaras sin rellenar donde se formaron geodas de calcita.

Los especímenes son generalmente grandes, con un tamaño medio para los ammonoideos de 11.3 cm en el hardground intrabathoniense y 6.6 cm en el intracalloviense. Los belemnites

tienen un tamaño medio de 15.1 cm. El índice de fragmentación (s. Olóriz et al., 2002) para el hardground intrabathonense es de 33%, mientras que aumenta en el hardground intracallovense (44%). La fragmentación, cuando ocurre, suele afectar a la cámara de habitación y vueltas más externas del fragmocono. Las piezas mandibulares de ammonites (aptychi) poseen por lo general un registro escaso. Los ammonoideos suelen encontrarse mayoritariamente en posición sub-horizontal en ambos hardgrounds (>62%), mientras que en los belemnites la proporción de ejemplares en esta posición se aproxima al 100%. Se ha observado que el tamaño medio de los ejemplares registrados en posición sub-horizontal es superior al de los ejemplares en posiciones inclinadas o verticales. Se ha medido la orientación de los belemnites y ammonoideos, lo que ha permitido constatar la existencia de ciertas orientaciones preferentes para el caso del hardground intrabathonense. Aunque para comparar las distintas estaciones de muestreo habría que corregir el grado de buzamiento, puede afirmarse que existe una orientación preferente próxima a una dirección N-S. Sin embargo, un estudio más detallado indica que la orientación de los restos fue diferente para aquellos de tamaño < 40 mm que para los de tamaño > 40 mm.

La corrosión es frecuente en el hardground intrabathonense, siendo su efecto más evidente el desgaste del flanco superior de las carcasas de ammonoideos que varía desde la eliminación de la ornamentación a la desaparición casi completa del flanco superior con preservación solamente del flanco inferior. La parte más vulnerable a la corrosión es la cámara de habitación. Además en el hardground intrabathonense se han registrado numerosos ammonoideos con facetas de truncamiento (facetas de anclaje) lo que se considera criterio de exhumación, ya que el plano que corta el resto fósil se extiende lateralmente y coincide con la superficie de hardground circundante. Algunas facetas de truncamiento se han observado en los ejemplares del hardground intracallovense presentando orientaciones incompatibles con su posición en el estrato y algunos de estos moldes facetados han sido revestidos por encostramientos ferruginosos microbianos, siendo estas características indicativas de reelaboración.

Un parámetro especialmente interesante es el índice de encostramiento de las carcasas de ammonoideos que varía entre el 14.5 % del hardground intrabathonense y el 66.6% del intracallovense. En el caso del hardground observado en la Sierra de Lúgar, los valores son intermedios ya que en él coinciden los dos hardgrounds en la misma superficie. Estos encostramientos son básicamente envueltas concéntricas microbianas de oxihidróxidos de hierro que dan lugar a macrooncoides y que se encuentran muy bien desarrollados en el hardground intracallovense. El tamaño de los macrooncoides ferruginosos es 5 cm, mientras que el diámetro medio de los ammonoideos que forman el núcleo es de 4.4 cm. El análisis detallado de estos encostramientos en lámina delgada ha permitido diferenciar fábricas laminadas planares y arborescentes, así como la participación de numerosos foraminíferos encostrantes. El estudio en microscopio electrónico de barrido ha permitido identificar una comunidad bentónica microbiana compuesta mayoritariamente por micelios de hongos (Reolid y Nieto, 2009).

Interpretación

En general a la hora de interpretar los datos tafonómicos es fundamental tener en cuenta que estos hardgrounds se encuentran en un contexto donde la sedimentación fue mayoritariamente de calizas nodulosas condensadas, en facies ammonítico rosso. Por lo tanto los rasgos tafonómicos que muestran los restos van a estar en buena medida condicionados por la baja o

muy baja tasa de sedimentación, largo periodo de exposición de los restos en el fondo y time-averaging alto a muy alto.

En este contexto, la preservación de las conchas de ammonoideos como calcita neomórfica obedece a la diagénesis temprana que ocurre en los hardgrounds. Sin embargo la presencia de grandes ejemplares de ammonoideos en el hardground intrabathonense en los que las cámaras más internas del fragmocono están huecas o presentan cementos esparíticos es indicativa de un enterramiento rápido que dificulta la entrada de sedimento y el relleno de la concha que favorecen la bioerosión, corrosión o fragmentación. El relleno de sedimento de las cámaras del fragmocono más externas se produjo a través del canal sifonal (Caracuel, 1996). El sedimento en un primer estadio, probablemente no estuvo muy consolidado dado el registro de algunos ejemplares de ammonoideos de gran tamaño en posición inclinada o vertical. No obstante los ammonoideos fueron más estables sobre el sustrato reposando sobre uno de los flancos, como se deduce del gran número de restos dispuestos en posición sub-horizontal. Dependiendo del grosor de espira de los ammonoideos, su exposición previa al enterramiento fue más o menos larga, lo que determinó las posibilidades de corrosión. Una vez detenida la sedimentación, lo que dio lugar a un hardground incipiente, las carcassas y el sedimento circundante sufrieron una diagénesis temprana casi simultánea a los crecimientos de cementos esparíticos que rellenan algunas cámaras de los ammonoideos.

Los procesos de corrosión se debieron al dilatado lapso de tiempo que previsiblemente permanecieron los restos expuestos sobre el fondo. A causa de la escasa tasa de sedimentación, la exhumación, facetado y reelaboración de las carcassas fue habitual. La condensación a techo del hardground finibathonense vino marcada por el incremento súbito y discontinuo del by-passing o por omisiones que producen corrosión y exhumación de los restos previamente enterrados. Las conchas de menor tamaño se orientaron de acuerdo con corrientes más débiles, posiblemente más constantes, mientras que las de mayor tamaño preservan la orientación de corrientes de mayor intensidad probablemente relacionadas con eventos energéticos.

Posteriormente se reanudó la sedimentación depositándose el delgado nivel condesado de facies calcareníticas, con macrooncoides ferruginosos al que se incorporaron algunos ammonoideos reelaborados desde el hardground intrabathonense. Durante el depósito de esta capa se dieron las condiciones favorables para el desarrollo de comunidades bentónicas microbianas posiblemente con un comportamiento quimiorganotrófico que favorecieron la fijación del Fe y Mn alrededor de los ammonoideos. El desarrollo de estas comunidades se vio favorecido por: a) la baja tasa de sedimentación, b) el aporte de grandes cantidades de Fe, Mn, determinados elementos traza y tierras raras relacionado con actividad volcánica submarina contemporánea en el Subbético Medio (Vera et al., 1997), y c) un posible incremento en la batimetría de estos umbrales pelágicos.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido llevado a cabo gracias a la financiación de los proyectos UJA_07_16_23 y P08-RNM-3715.

Referencias

Caracuel, J.E. 1996. *Asociaciones de megainvertebrados, evolución ecosedimentaria e interpretaciones ecoestratigráficas en umbrales epiocénicos del Tethys occidental (Jurásico superior)*. Tesis Doctoral Universidad de Granada, 458 pp.

- Nieto, L.M. 1997. *La Cuenca subbética mesozoica en el sector oriental de las Cordilleras Béticas*. Tesis Doctoral, Univ. Granada, 556 pp.
- Olóriz, F., Reolid, M. & Rodríguez-Tovar, F.J. 2002. Fossil assemblages, lithofacies, taphofacies and interpreting depositional dynamics in the epicontinental Oxfordian of the Prebetic Zone, Betic Cordillera, southern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **185**, 53-75.
- Reolid, M. & Nieto, L.M. 2009. Jurassic Fe-Mn macro-oncoids from pelagic swells of the External Subbetic (Spain): evidences of microbial origin. *Geologica Acta* (en prensa).
- Rey, J. 1993. *Análisis de la cuenca subbética durante el Jurásico y Cretácico en la transversal Caravaca de la Cruz – Vélez Rubio*. Tesis Doctoral, Univ. Granada, 460 pp.
- Sandoval, J. 1983. *Bioestratigrafía y paleontología (Stephanocerataceae y Perisphinctidae) del Bajocense y Bathonense de las Cordilleras Béticas*. Tesis Doctoral, Univ. Granada, 613 p.
- Vera, J.A., Molina, J.M., Montero, P. & Bea, F., 1997. Jurassic guyots on the Southern Iberian Continental Margin: a model of isolated carbonate platforms on volcanic submarine edifices. *Terra Nova* **9**, 163-166.

Exceptional preservation of phosphatic wood remains of the Middle Jurassic from Spitsbergen (Arctic Realm)

Reolid, M.¹, Philippe, M.², Abad, I.¹ y Nagy, J.³

1: Departamento de Geología, Universidad de Jaén, Campus Las Lagunillas sn, 23071 Jaén Spain; mreolid@ujaen.es, miabad@ujaen.es

2: UMR5125 (PEPS) of the CNRS, France, Université Lyon1 (Campus de la Doua, Darwin A) F69622 Villeurbanne cedex, France; philippe@cismisun.univ-lyon1.fr

3: Institutt for geofag, Universitetet i Oslo, Postbox 1047, Blindern, N-0316 Oslo, Norway; jeno.nagy@geo.uio.no

Introduction

Exceptionally well-preserved wood remains from the Middle Jurassic of Spitsbergen (Norway) have been studied from the taphonomic point of view. These remains were recovered from the Brentskardhaugen Bed (≈ 60 cm), a conglomerate with common phosphate-quartz nodules. The fossil assemblage registered from the Brentskardhaugen Bed is constituted mainly by bivalves and cephalopods (ammonoids and coleoids), associated with some brachiopods, gastropods, wood remains and isolated vertebrate remains. Bäckström and Nagy (1985) interpreted that the assemblage is a mixture of species representing the Toarcian-Early Bathonian stratigraphic interval. They constitute the record of the eroded deposits corresponding to the Toarcian - Early Bathonian gap. The fossils are registered in the core of the phosphate-quartz nodules.

This study is based on field data and samples collected from the localities analysed by Bäckström and Nagy (1985) and on new data collected by the professor Nagy later. A total of 11 localities were analysed (Fig. 1). The mineral composition of the nodules and the fossils was determined by X-ray diffractometry (XRD) and the textural analysis has been carried out with petrographic microscopy. The analysis of the internal ultrastructure and crystal morphology were carried out under the scanning electron microscopy (SEM) using secondary electrons.

Results

The phosphate concretions present a variable shape from spherical to oval with 2 cm to 15 cm. The morphology of the nodules is related to the shape of the fossil enclosed inside. They

are formed by sand-size grains of quartz and less common glauconite and plagioclase, which are cemented by drusy apatite and Sr-apatite, in turn. Some concretions show poorly-developed concentric lamination around the core. The SEM analysis has allowed the identification of phosphatic biofilms in the phosphate-quartz nodules similar to microbial mats.

The wood fragments are elongated pieces (<9 cm) preserved in phosphate (francolite) and rarely as charcoals in the core of the nodules (Fig. 2). There is nothing left of original organic matter. The phosphatic wood is actually made of internal casts of tracheids. The exceptional preservation allow us to identify xenoxylloid cross-fields pits and xenoxylean pitting on the radial wall of tracheid characterizing the specie *Xenoxylon phyllocladoides* Gothan. The pits, which are delicate structures, often show an absence of deformation or compression features.

The charcoals show a reduction in individual cell diameter accompanied by a reduction in cell wall thickness. The walls are vitrified and they correspond to a lignitic wood in a quite evolved stage. Also, an apparent fusion of the neighbouring cell walls by removal of anatomical features of the middle lamella zone is observed. However, the xylem structure is well-preserved. Gypsum crystals grew in the spaces of the xylem. Only locally the wood is well-preserved in francolite patches.

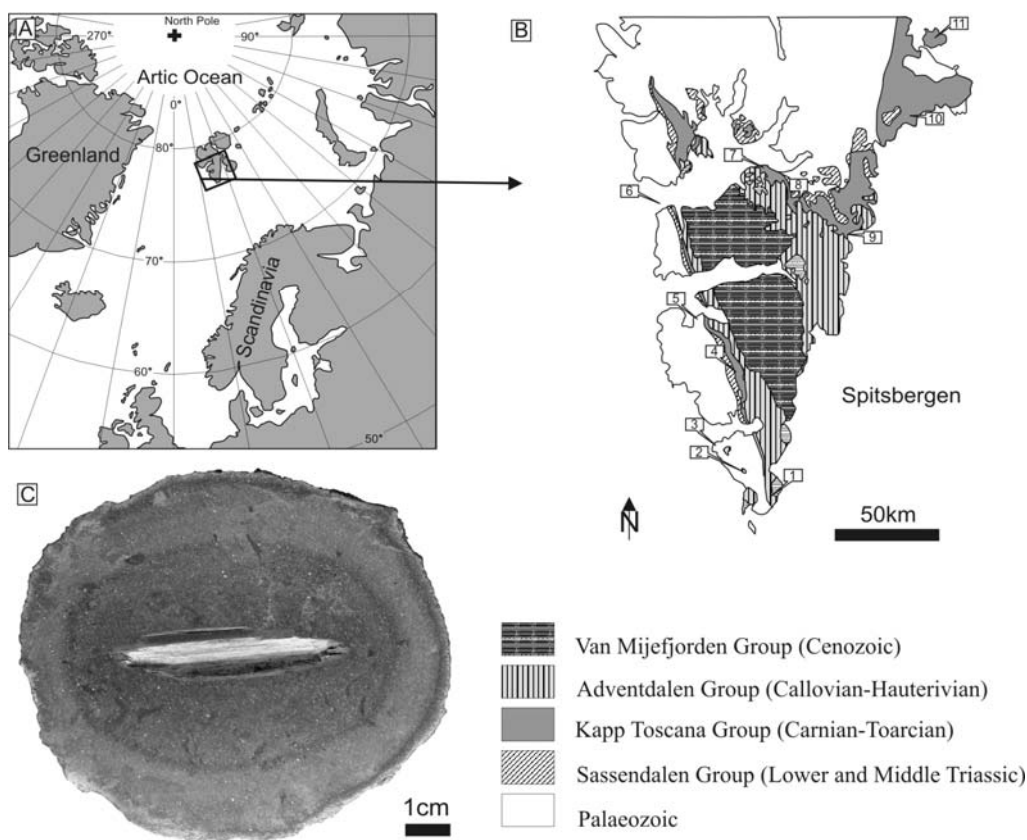


Figure 1. A: Location map of Spitsbergen. B: Geological map with the position of the localities where Brentskardhaugen Bed has been sampled (1. Kistefjellet, 2. Karentoppen, 3. Lidfjellet, 4. Lågryggen, 5. Leinryggen, 6. Festningen, 7. Sassenfjorden, 8. Brentskardet, 9. Agardbukta, 10. Hellwaldfjellet and 11. Wilhelmøya). C: Phosphatic wood remain as core of a phosphate-quartz nodule from Wilhelmøya.

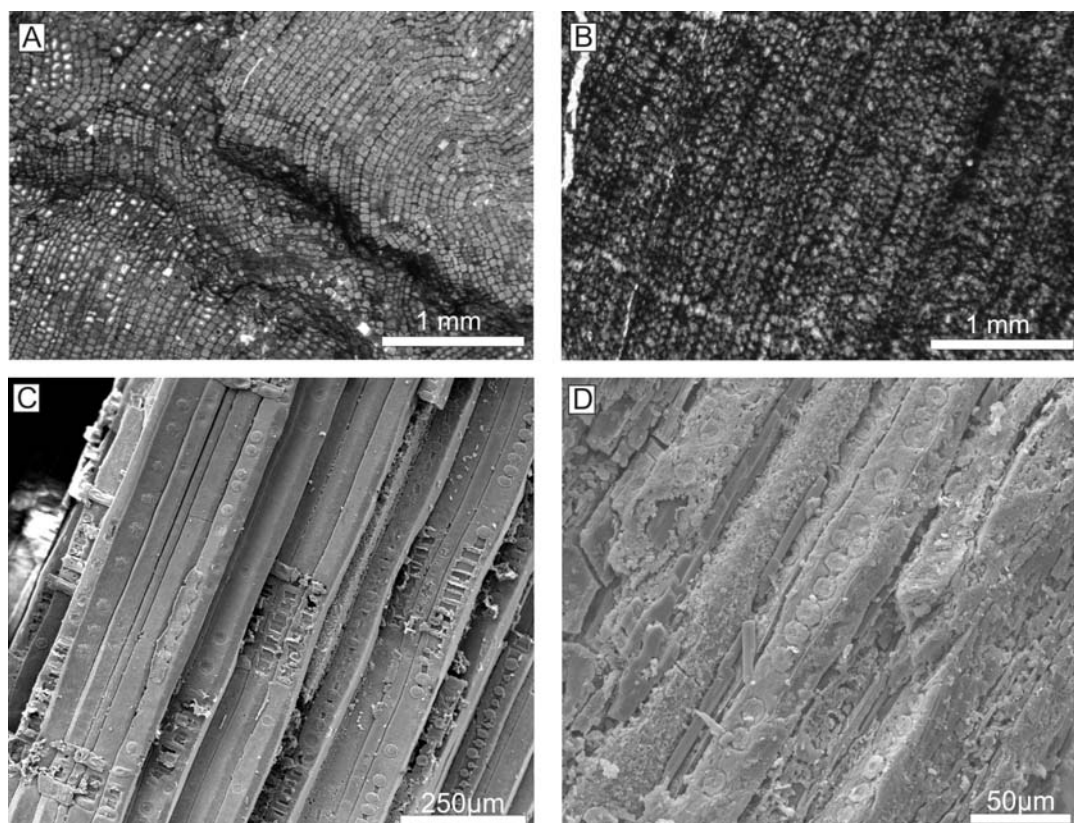


Figure 2: Fossil wood remains under petrographic microscope and SEM. **A:** Isolated pieces of phosphatic wood composed by secondary xylem made of tracheids. **B:** Carbonized wood and gypsum infilling under petrographic microscope. **C:** Phosphatic wood with radial pitting pattern, with pits on tracheid radial walls. **D:** Carbonized wood showing a fibrous structure with long row of uniseriate areolate pits and a single pair of opposite biseriate pits.

Interpretation

The phosphate-quartz nodules were developed and reworked during the transgressive-regressive cycle of the Toarcian-Early Bathonian as well as during the final transgression of the Late Bathonian-Earliest Callovian which resulted in a lag deposits, the Brentskardhaugen Bed. These nodules originated as the result of early phosphate precipitation infilling the inter-particle pore space of the sandy quartz sediment around the wood fragments at the sediment-water interface. Phosphatization of wood remains involved the sudden burial in the sea-bottom and the subsequent decay of the lignin and a fast growth of the clusters of acicular francolite forming phosphatic inner moulds. The microbial mat preserved in the phosphatic-quartz nodules clearly acted as a barrier to the diffusion of dissolved phosphorous, perhaps by controlling the redox boundary or promoting transitory fixation in the organic material. The exceptional preservation needed of a rapid fossilization that occurred prior to significant alteration of organic tissues and delicate structures and before the compression of the remains. The dissolution/decay of the lignin was not possible in carbonized wood and francolite casts were not developed. Some remains were not totally charred and the lignin preserved only in reduced relicts which were later replaced by phosphate. The phosphate cementation occurred in diverse punctuated episodes as a result of distinct sea-level rises and the associated nutrification of the shelf occurred during the Toarcian-Callovian.

Acknowledgements

This research was carried out with the financial support of Projects UJA_07_16_23 and P08-RNM-3715.

References

Bäckström, S.A. & Nagy, J. 1985. Depositional history and fauna of a Jurassic phosphorite conglomerate (the Brentskardhaugen Bed) in Spitsbergen. *Norsk Polarinstitutt Skrifter* **183**, 61 pp.

Incidence of Milankovitch forcing to Late Jurassic planktonic versus benthic foraminiferal assemblages from the Betic Cordillera

Rodríguez-Tovar, F.J.¹, Reolid, M.² y Pardo-Iguzquiza, E.³

1: Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Universidad de Granada, Fuentenueva sn, 18071 Granada (Spain); fjrtovar@ugr.es

2: Departamento de Geología, Universidad de Jaén, Campus Las Lagunillas sn, 23071 Jaén (Spain); mreolid@ujaen.es

3: Departamento de Geodinámica, Universidad de Granada, Fuentenueva sn, 18071 Granada (Spain); pardoiguzquiza@ugr.es

Introduction

Upper Jurassic cyclostratigraphic analysis from the western Tethyan realm, mainly performed on the abiotic components, shows the influence of the Milankovitch forcing during the Late Jurassic. Oxfordian successions from the Betic Cordillera (southern Spain) are unfavourable for cyclostratigraphic research based only on the abiotic component; in this case, the analysis of the foraminiferal assemblages reveals more appropriate to approach cyclic patterns. The Navalperal section is located in the Internal Prebetic (Betic Cordillera), corresponding to distal epicontinental shelf areas during the Oxfordian (Fig. 1). The studied succession (8.4 m thick) consists of irregular bedding nodular-like limestones (lumpy-oncolitic lithofacies) with different condensation degrees. Ammonoid biostratigraphy has provided the identification of the *Bifurcatoides*/*Stenocycloides* and the *Grossouvrei* subzones (*Bifurcatus* Zone, Upper Oxfordian).

A total of 24 sampling stations and around 5700 specimens of foraminifera were recognized on thin-section analysis and classified in two major categories: planktonic and benthic. The abundance of foraminifera (number of specimens/cm²) was calculated for both categories and the cyclic pattern was studied by spectral analysis. The Lomb-Scargle periodogram together with a permutation test were used for performing the high resolution spectral analysis, being particularly well suited for working with short time series and uneven sampling.

Results

The foraminiferal assemblage is characterized by a great abundance of *Globuligerina* and nubeculariids, together with a high diversity of vagile benthic foraminifera dominated by uniserial agglutinated forms (mainly *Ammobaculites* and *Reophax*). Vagile calcitic forms consist of *Spirillinina* (*Spirillina*), *Lagenina* (mainly *Lenticulina* and *Nodosaria*), and *Miliolina* (mainly *Ophthalmidium*). Aragonitic forms (*Epistomina*) and agglutinated sessile foraminifera are subordinate.

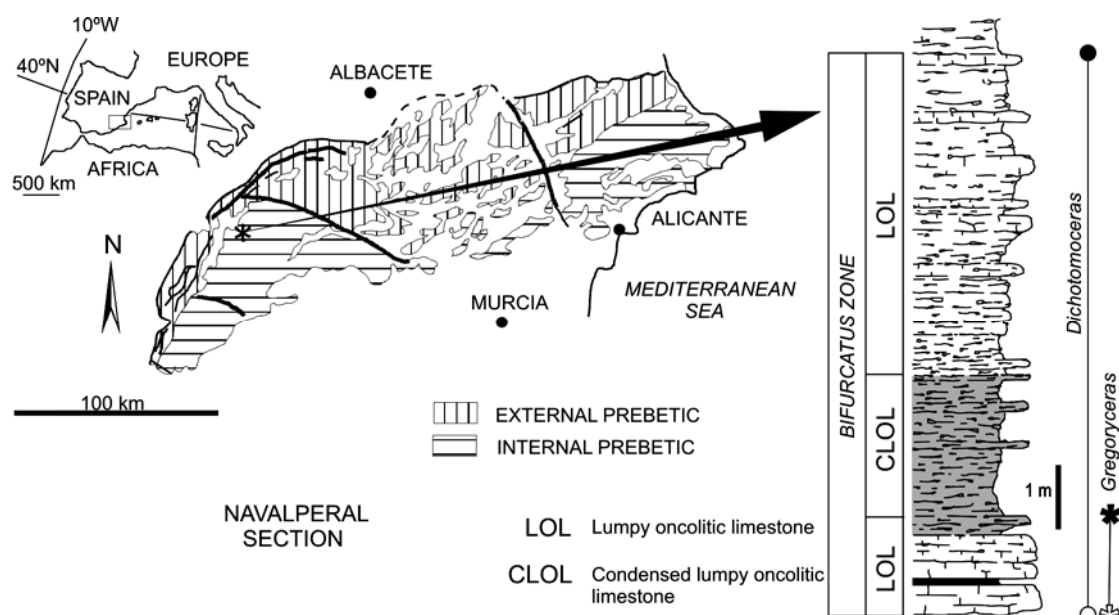


Figure 1: Location of the Navalperal section, lithological column, biostratigraphy and stratigraphic distribution of selected ammonite genera.

Cyclostratigraphic analysis shows evident cyclicity in the time series data of the absolute abundance of foraminifera, with several peaks of varying significance (Fig. 2). According a sedimentation rate of 1.5 cm/ky (considering a time span of 0.52-0.55 Ma for the Bifurcatus chron corresponding to the 840 cm-thick studied succession), some cycles in the range of Milankovitch-scale cyclicity have been differentiated:

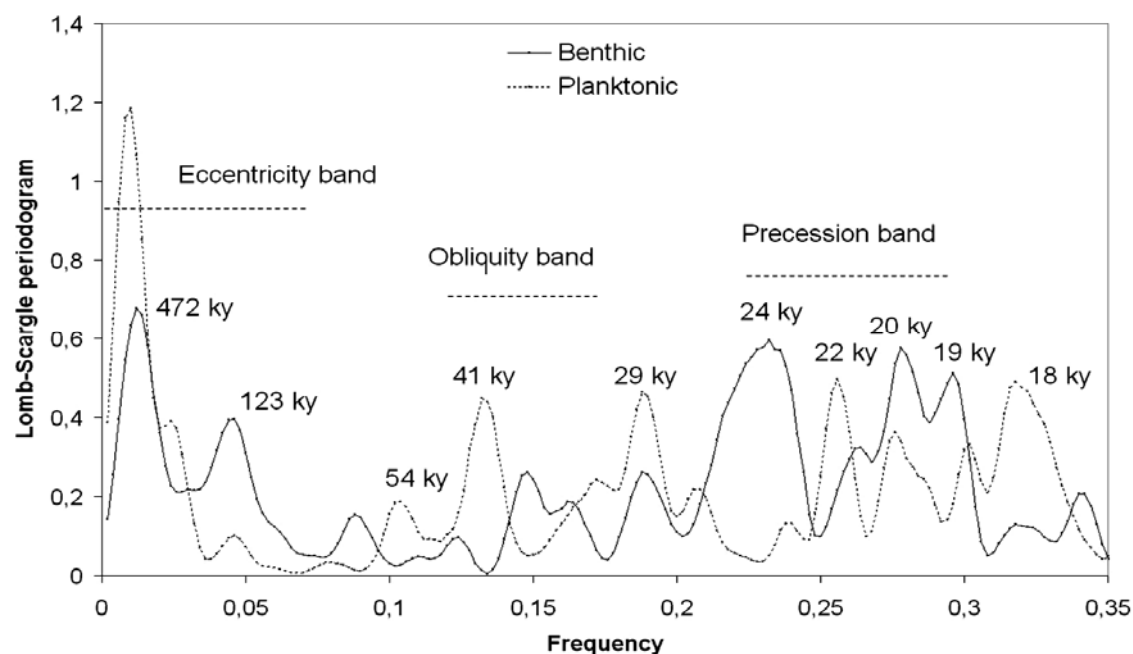


Figure 2: Lomb-Scargle periodogram of the benthic and planktonic abundance time series.

At the short eccentricity band (Fig. 2), a cycle calibrated as 123 ky is present in the power spectrum of both the benthic and the planktonic foraminifera, showing higher amplitude in the benthic foraminifera spectrum than in the planktonic foraminifera one. This may be because it

is obscured by the high amplitude of the trend component peak in the planktonic time series. From a statistical point of view, this cycle is not within the 90 % confidence level.

In the obliquity band several cycles are registered (Fig. 2), mainly in the planktonic component. From those, the 41 ky is seen to be within the 90 % confidence level.

The precession band register numerous and well differentiated cycles, mainly from 24 to 18 ky (Fig. 2), with a higher significance in the benthic group (cycles at 24, 20 and 19 ky), respect to the planktonic foraminifera (cycles at 22 and 18 ky). All of these peaks are inside the 95 % confidence level.

A comparatively less significant peak around 54 ky in the planktonic group (Fig. 2) could signal a combination tone.

Interpretation

A possible incidence of orbital-scale Milankovitch variability on foraminiferal composition during Oxfordian times in the western Tethys can be interpreted based on cyclostratigraphic analysis. Obliquity and precession signals reveals significant while short eccentricity is only weakly recognized. Benthic foraminifera are mainly affected by precession and, in secondary terms, by short eccentricity variability. Planktonic foraminifera mainly records the obliquity signal, and secondarily precession less significantly than in the benthic group.

The well expressed obliquity signal in the planktonic foraminifera could be directly related with palaeoceanographic changes affecting marine ecological parameters in the upper waters (e.g., productivity, temperature, etc.). On a low latitude area such as the Tethys the obliquity cycle mainly determines variations in temperature, thereby affecting the environment of planktonic foraminifera, whose abundance would then mimic the obliquity cycles.

The significant record of the precession cycle in the benthic foraminifera would be related to the incidence of high-frequency Milankovitch climatic variations on relative sea-level changes. In a general context of low-energy, oligotrophic conditions and relatively stable and consistent substrates interpreted for the mid-late Oxfordian in the South-Iberian palaeomargin (Olóriz *et al.*, 2006), benthic ecosystem is controlled by sedimentation rate, nutrients and oxygenation. Relative sea-level changes coupled to orbitally-forced climatic fluctuations might determine terrigenous input variations from source areas landwards, and therefore changes in the alluded benthic environmental controlling parameters.

Acknowledgements

This research was carried out with the financial support of Projects P08-RNM-3715, CGL2005-01316/BTE and CGL2008-03007/CLI, and the RNM-178 Group (Junta de Andalucía).

References

- Olóriz, F., Reolid, M. & Rodríguez-Tovar, F.J., 2006. Approaching trophic structure in Late Jurassic neritic shelves: A western Tethys example from southern Iberia. *Earth-Science Reviews* **79**, 101-139.

***Parainoceramus* Cox, 1954 [ex Voronetz, 1936] partim (Bivalvia, Jurásico): un grupo de especies en busca de género**

Ros, S.¹, Damborenea, S.E.² y Márquez-Aliaga, A.¹

1: Departamento de Geología e Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Universidad de Valencia. Avda. Dr. Moliner, 50, 46100, Burjassot (Valencia), España. Sonia.ros@uv.es, Marqueza@uv.es

2: Departamento de Paleontología de Invertebrados, Museo de Ciencias Naturales de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900, La Plata, Argentina. sdambore@fcnym.unlp.edu.ar

En el Jurásico de todo el mundo se conocen varias especies de bivalvos pterioideos que han sido referidas por distintos autores al género *Parainoceramus*, lo cual ha resultado ser inadecuado por varias razones. El género *Parainoceramus* fue propuesto por Voronetz (1936), sin designar especie tipo, para cuatro especies provenientes de depósitos considerados inicialmente como Carnienses del Norte de Siberia. Ya Cox (1954) había advertido la necesidad de un taxón distinto para reunir a esas especies jurásicas, pero prefirió referirlas a *Parainoceramus* en lugar de proponer un nuevo género. Al mismo tiempo, Cox completó los requisitos para la disponibilidad del nombre *Parainoceramus* (ICZN, Art. 13b, 50) al designar como especie tipo a *P. bulkurensis*, una de las descritas por Voronetz (1936), e incorporó al mismo dos especies más, ampliamente distribuidas en el Jurásico europeo. Basándose en estas últimas, Cox amplió el concepto del género con respecto a la diagnosis original de Voronetz agregando la presencia de una aurícula anterior y dientes anteriores en algunas especies, mientras que la descripción original solo incluía formas edéntulas. Este criterio de Cox sobre el género *Parainoceramus* fue aceptado por la mayoría de los investigadores posteriores, y así se agregaron a *Parainoceramus* varias especies jurásicas del resto del mundo (Hayami, 1960; Speden, 1970; Duff, 1978; Damborenea, 1987, entre otros). Pero esta solución adoptada por Cox debe ahora replantearse. En primer lugar, los sedimentos que en un principio se atribuyeron al Carniense fueron redatados como del Pérmico Superior (Murontseva, 1979; Astafieva, 1986). Esto implica que *Parainoceramus* estaba presente en el Pérmico Superior de Siberia, no se registra durante todo el Triásico y posteriormente, durante el Jurásico, habría tenido una distribución prácticamente cosmopolita. Por otra parte, Speden (1970) y Astafieva (1986, p. 23) opinaron que las especies descritas por Voronetz no están relacionadas con las jurásicas incluidas por Cox (1954) y autores posteriores. Astafieva argumentó que, debido a que la especie tipo de *Parainoceramus* es indistinguible de la de *Kolymia* Likharev, 1941 (*Kolymia inoceramiformis* Likharev, 1941), *Parainoceramus* ha de ser considerado sinónimo subjetivo de este último (Astafieva también discutió la prioridad de *Kolymia* sobre *Parainoceramus*). Aunque *Kolymia* había sido considerado sinónimo junior de *Atomodesma* von Beyrich por Cox *et al.* (1969), Kauffman y Runnegar (1975) mantienen que se trata un género independiente dado que muestra claras diferencias con *Atomodesma*: “carece de septo umbonal y tiene una aurícula bien desarrollada en cada valva y una apertura bisal conspicua”. Astafieva (1986, 1993) propuso incluir en *Kolymia* solo algunas de las especies atribuidas a *Parainoceramus*, entre ellas la especie tipo, con lo cual el resto de especies jurásicas asignadas al género *sensu* Cox (1954) no tendrían cabida en ese taxón, y han quedado sin género al cual ser referidas. Por tanto, hemos considerado necesario revisar las especies jurásicas y aportar un nuevo taxón genérico para ellas, caracterizado por conchas equivalvas con aurículas posterior y en algunos casos también una pequeña aurícula anterior, ligamento multivincular y charnela con dientes posteriores y posiblemente también anteriores (ver diagnosis en Speden, 1970 y Duff, 1978). En ocasiones en las que los ejemplares no están

bien conservados y no pueden observarse las características de la charnela, es difícil distinguir entre el nuevo taxón y *Pseudomytiloides* Cox, 1969 (Aberhan, 1998; Stiller, 2006), y el género *Parainoceramus* fue utilizado a menudo con poco fundamento, sobre todo por autores occidentales (G. López, com. pers., 2005).

Con este criterio, la primera aparición de este nuevo género corresponde al Hetangiense, extendiéndose hasta el Tithoniense (ver discusión en Ros, 2009). Las especies pérmicas de *Parainoceramus* descritas originalmente por Voronetz (1936), incluida la especie tipo, se asignan al género *Kolymia*, mientras que gran parte de las especies jurásicas referidas posteriormente a *Parainoceramus* formarían parte del nuevo género. La revisión exhaustiva de este género para permitir su mejor caracterización y alcance se abordará en un futuro próximo.

Agradecimientos

Esta comunicación es una contribución del Grupo de Trabajo Español del proyecto PICG nº 506, acogida a la ACI2008-0796, del MICINN. Agradecemos la colaboración de los doctores Miguel Manceñido y Fernando Robles por su ayuda y continuos consejos en nomenclatura taxonómica.

Referencias

- Aberhan, M. 1998. Early Jurassic Bivalvia of western Canada. Part I. Subclasses Palaeotaxodonta, Pteriomorpha, and Isofilibranchia. *Beringeria* **21**, 57-150. Würzburg.
- Astafieva, M.M. 1986. The Permian bivalved molluscs *Parainoceramus* and *Kolymia*. *Paleontological Journal* **20**, 23-31.
- Astafieva, M.M. 1993. *Permskie inoceramopododnye mollyuski Rossii* [Permian Inoceramus-like bivalve molluscs of Russia]. Moskva: Izdatel'stvo "Nauka", 128 pp. Moscú. (en ruso)
- Cox, L.R. 1954. Taxonomic notes on Isognomonidae and Bakevellidae. *Proceedings of the Malacological Society of London* **31**, 46-49. Londres.
- Cox, L.R. et al. 1969. Mollusca 6. Bivalvia. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology* (ed. R. C. Moore). Part N. I: 1-489, II, 490-952. University of Kansas Press & Geological Society of America. Kansas.
- Damborenea, S.E. 1987. Early Jurassic Bivalvia of Argentina. Part 2: Superfamilies Pteriacea, Buchiacea and part of Pectinacea. *Palaeontographica A* **199** (4-6), 113-216. Pl. 1-14. Stuttgart.
- Duff, K.L. 1978. Bivalvia from the English Lower Oxford Clay (Middle Jurassic). *Palaeontographical Society Monograph* **132**, 1-137. Pl. 1-13. Londres.
- Hayami, I. 1960. Jurassic Inoceramids in Japan. *Journal of the Faculty of Sciences, University of Tokyo, Section 2* **12**, 277-328, pl. 15-18. Tokyo.
- Kauffman, E.G. y Runnegar, B. 1975. *Atomodesma* (Bivalvia), and Permian species of the United States. *Journal of Paleontology* **49**, 23-41.
- Muromtseva, M.A. 1979. Inoceramid representatives in the Upper Permian deposits of the Verkhoyan Region. *Sb. tr. Nauchno-Issled. Inst. Geol. Arktiki*, 34-38. Leningrado. (en ruso).
- Ros, S. 2009. *Dinámica de la Paleodiversidad de los Bivalvos del Triásico y Jurásico Inferior*. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia, 564 pp. (inérita)
- Speden, I.G. 1970. Three new inoceramid species from the Jurassic of New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* **13**, 825-851. Wellington.
- Stiller, F. 2006. Early Jurassic shallow-marine bivalves from Xiaping, southern Hunan, China. *Palaeontographica A* **274**, 1-70. Stuttgart.
- Voronetz, N. S. 1936. Mezozoiskaya fauna Kharaulakhskogo khrebtá [= The Mesozoic fauna of the Kharaulakh mountain range]. *Transactions Srctic Institute* **37**, 22-23, 30-36. Pl. 1-4. Moscú.

Los bivalvos del intervalo Triásico Inferior – Jurásico Inferior: desarrollo de bases de datos para el estudio de la paleodiversidad

Ros, S.¹, Márquez-Aliaga, A.¹ y Damborenea, S.E.²

1: Departamento de Geología e Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva. Universidad de Valencia. Avda. Dr. Moliner, 50, 46100, Burjassot (Valencia), España. Sonia.ros@uv.es, Marqueza@uv.es

2: Departamento de Paleontología de Invertebrados, Museo de Ciencias Naturales de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900, La Plata, Argentina. sdambore@fcnym.unlp.edu.ar

Los bivalvos son un grupo de invertebrados muy utilizado para el estudio de dinámicas evolutivas, dado que su concha los hace buenos candidatos para la fosilización y son abundantes en el registro fósil. Con el objetivo de estudiar la paleodiversidad genérica de los bivalvos marinos en el intervalo Induense (Triásico Inferior) – Sinemuriense (Jurásico Inferior) [In-Sin], que comienza con la recuperación de la extinción del límite Pérmico – Triásico (P/T) y termina con la recuperación de la extinción del Triásico – Jurásico (T/J), se ha elaborado una base de datos crítica donde se actualizan y discuten los datos sobre cada uno de los géneros que se encuentra disponible en Ros (2009), cuyo objetivo no fue solo ofrecer un *Compendium* de datos extraídos de la bibliografía, si no ofrecer estos datos tras una revisión crítica de toda la información disponible para cada uno de los géneros.

Se realiza una revisión de todos los géneros de bivalvos marinos que han sido descritos en el Triásico y el Jurásico Inferior a nivel mundial, en cuanto a su validez, su rango estratigráfico, su distribución paleogeográfica, su modo de vida y la mineralogía de su concha.

La metodología empleada ha sido la siguiente:

1.- Realización de búsquedas para localizar todos los géneros descritos en el intervalo de tiempo considerado en distintas compilaciones de datos y bibliografía (*Zoological Record*, *GeoRef*, *Nomenclator Zoologicus*, *PaleoBiological Database*, *Compendium of Fossil Marine Animal Genera*, *Treatise of Fossil Invertebrates*, etc).

2.- Recopilación de toda la bibliografía necesaria para la revisión de los géneros en los aspectos anteriormente mencionados.

3.- Elaboración de una base de datos para poder manejar de forma rápida y eficaz el amplio volumen de bibliografía y de datos manejados en este trabajo. Esta base de datos ha sido elaborada en el programa informático Filemaker Pro 8.5, Inc. y consta de cuatro presentaciones con una serie de campos que se van combinando según la necesidad de cada una de ellas. La primera consta de información bibliográfica de cada uno de los artículos consultados y los campos incluidos son los siguientes: número de registro, autor/es, año, título, revista, volumen y paginas, país, región, edad (piso y subpiso), palabras clave, ubicación del artículo, un campo sumatorio de especies que están incluidas en la segunda presentación y un campo contenedor donde se incluye el archivo PDF del artículo cuando éste está disponible. La segunda presentación consta de algunos de los campos enumerados en la primera presentación, pero además se incluyen todos los géneros (y especies citadas) estudiados en los artículos con su rango estratigráfico y geográfico. También consta de un campo de notas, donde se incluye un pequeño resumen del artículo y toda la información sobre paleoecología y mineralogía. La tercera es una presentación que nos permite hacer listados de las fichas seleccionadas, muy útil a la hora de localizar los artículos referentes a la

búsqueda efectuada. La cuarta presentación consta de un solo campo donde se suman el de autor, año, título, publicación, volumen y paginas para poder obtener fácilmente la cita de cada una de las publicaciones consultadas. La función de esta base de datos es poder acceder a todos los datos para cada género estudiado con rapidez y sin omisión de la información que tenemos disponible ya que consta de unos 3000 registros.

Es muy importante la introducción de las especies en la base de datos, en lugar de sólo los géneros, ya que nos permite controlar las distintas asignaciones que se les ha ido dando a lo largo del tiempo. Por ejemplo, la especie *decidens*, Bittner, 1899, fue descrita en el género *Pseudomonotis*, asignada posteriormente según autores a *Streblochondria* y *Claraia*, para al final ser asignada por Newell & Boyd (1995) a *Crittendenia* y como especie tipo de *Claraia* (*Bittnericlaraia*) asignada por Gavrilova (1996). Si no hubiésemos introducido las especies en la base de datos, habría sido imposible seguir la historia de este taxón y habríamos tenido en cuenta la cita de la misma en cuatro géneros distintos.

4.- Revisión exhaustiva de la bibliografía para decidir cuáles son los géneros considerados (intentando minimizar los errores de la práctica taxonómica), discutir sus distribuciones estratigráficas y paleogeográficas y asignar las categorías concernientes al modo de vida y la mineralogía de la concha.

Todos los datos han sido tomados de trabajos bibliográficos que contuvieran imágenes y/o descripciones de los taxones con el objetivo de contrastar las asignaciones. Se justifica la exclusión de los taxones no considerados presentes o válidos en el intervalo In-Sin.

El método de trabajo ha sido el siguiente, en un primer momento se han considerado todos los géneros que en algún momento se han descrito en nuestro intervalo de estudio. Mediante el estudio minucioso de la literatura se han eliminado todos aquellos que por una u otra razón no son considerados y/o sus citas en nuestro intervalo de estudio no han podido ser verificadas. Concretamente, no han sido contemplados: 1) los géneros puestos en sinonimia por motivos suficientemente justificados, 2) los subgéneros que en muchos casos se utilizan en la literatura como géneros pero para los que no se ha localizado ningún trabajo que los elevara de categoría taxonómica, 3) los géneros que aun siendo citados en el rango de estudio no ha sido verificada su presencia en el mismo y 4) los géneros invalidados por haberles dado nombres que ya estaban siendo utilizados por otros taxones de invertebrados (homonimias).

Los datos taxonómicos han sido revisados hasta donde ha sido posible teniendo en cuenta que sólo disponíamos de bibliografía con el objetivo de asignar los datos al género correcto. Para ello, se han comparado las diagnósticos de los géneros con las descripciones y figuraciones ofrecidas por los trabajos y se ha procedido a la consulta de distintos especialistas. Hay que tener en cuenta que aun con todo el esfuerzo realizado es imposible eliminar todos los errores taxonómicos y las decisiones tomadas son siempre subjetivas siguiendo a uno u otro autor (indicado en la discusión de cada uno de los géneros).

En cuanto al rango estratigráfico hay que destacar que los rangos ofrecidos son observados, es decir, la primera y la última aparición de un taxón son los límites del rango estratigráfico observado, el cual es una aproximación al real y por tanto también a los momentos de originación y extinción. Los efectos del muestreo, los hiatos estratigráficos, los efectos de las transgresiones y las regresiones, entre otros factores, pueden modificar nuestra realidad a este respecto. Además, tenemos que tener presente que los bivalvos son fósiles especialmente

dependientes de facies. En cuanto al rango estratigráfico, se ha elaborado una comparación con Cox *et al.* (1969) y con Sepkoski (2002).

Para cada género se da la distribución paleogeográfica que tenía exclusivamente para el intervalo de tiempo considerado en este trabajo, habiendo revisado previamente que las distintas citas atribuidas a cada género sean correctas en la medida de lo posible. La distribución de cada uno de los géneros en el espacio y en el tiempo se muestra en tres mapas, uno para el límite Pérmico – Triásico, otro para el Triásico Medio y uno más para el límite Triásico – Jurásico. Estos mapas han sido dibujados por el ilustrador científico D. Oscar Sanisidro, bajo nuestras indicaciones y basado en los datos de varias fuentes. La distribución paleogeográfica para cada uno de los géneros se da por países que hemos agrupado en los siguientes dominios paleogeográficos: Tethys, Circumpacífico, Boreal y Austral. La distribución de los diferentes géneros se ha organizado para los distintos dominios mencionados, y en cada uno de ellos se indican los países en los que ha sido hallado el género con las correspondientes citas de las cuales se ha extraído la información.

En lo que al modo de vida se refiere, se han tenido en cuenta diversos aspectos como son la posición de vida con respecto a la columna de agua y al sustrato, la estrategia alimentaria y el grado de movilidad y/o fijación. Los modos de vida de los géneros considerados en el presente estudio han sido asignados siguiendo la bibliografía disponible para casos concretos y cuando esto no ha sido posible se han inferido bien por morfología funcional o por analogía con especies actuales relacionadas.

Y finalmente, para los datos de mineralogía hemos considerado tres categorías: *aragonítica*, cuando las capas de concha están totalmente formadas por este polimorfo del carbonato cálcico; *bimineralica*, cuando al menos una de las capas es calcítica y las demás aragoníticas; y *calcítica* cuando todas las capas que componen la concha están totalmente formadas por este otro polimorfo del carbonato cálcico en el que los bivalvos construyen sus conchas. Aunque es sabido que ningún bivalvo actual tiene la concha totalmente calcítica, ya que el miostraco es invariablemente aragonítico, pero en nuestro caso solo hemos considerado la mineralogía de las tres capas que componen la concha en la mayoría de los bivalvos (en algunos, solo se observan dos capas): la interna (endostraco), la media (mesostraco) y la externa (ectostraco).

Los resultados y conclusiones obtenidos han sido:

1) Se han considerado válidos 269 géneros para nuestro estudio en el intervalo que va desde el Triásico Inferior al Jurásico Inferior (hasta el Sinemuriense incluido), para los cuales se han establecido los rangos estratigráficos, las distribuciones paleogeográficas, los modos de vida y la mineralogía de la concha. Además se han discutido 126 géneros que no han sido considerados aportando los motivos de su exclusión en nuestro estudio.

2) Se ha comparado, en lo referente a rangos estratigráficos, nuestra base de datos con la base de datos ofrecida por Sepkoski (2002). De los 319 géneros considerados en el rango anteriormente mencionado por Sepkoski (2002), 113 se han eliminado y 39 añadido por distintos motivos. A 163 géneros se les ha modificado el rango y en 66 géneros hemos confirmado el rango que fue asignado por Sepkoski (2002).

3) Si sumamos los 269 géneros válidos para nuestro estudio, los 126 no considerados y los 37 géneros que no han sido tenidos en cuenta por nosotros pero si por Sepkoski (2002), se han revisado un total de 432 géneros que en algún momento han sido citados en el intervalo de

tiempo considerado, además de haber revisado también los géneros que eran citados en el Jurásico Inferior pero a partir del Pliensbachiense.

4) Los problemas más importantes que hemos encontrado a la hora de tomar decisiones en cuanto a la consideración de los géneros han sido: a) por un lado, en algunos grupos no hay consenso entre los distintos especialistas en cuanto a que caracteres han de ser considerados para discernir a nivel específico o genérico, e incluso, en algunas ocasiones, a nivel de familia (ejemplos de esto podemos encontrarlos en las familias Syncyclonemidae Waller, 1978 (=Entoliidae Teppner, 1922) o Halobiidae Kittl, 1912); b) por otro, en muchos casos se establecen géneros –y especies- nuevos con pocos ejemplares, mal conservados y sin hacer las comparaciones pertinentes.

5) Cualquier interpretación paleobiológica del registro fósil requiere una revisión taxonómica previa y la elaboración de bases de datos que nos permitan manejar la paleodiversidad total del grupo en estudio. Seguir avanzando en este sentido constituye uno de los objetivos que tenemos planteados.

Agradecimientos

Esta comunicación es una contribución del Grupo de Trabajo Español del proyecto PICG nº 506, acogida a la ACI2008-0796, del MICINN y al Proyecto del Ministerio de Educación y Ciencia CGL2008-00093. Agradecemos al Profesor A. Checa de la Universidad de Granada su colaboración continua en este trabajo.

Referencias

- Cox, L. R. *et al.* 1969. Systematic Descriptions. In: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part N, Mollusca 6, Bivalvia, Vol. 1, 2 y 3. The Geological Society of America and the University of Kansas, N205-N1224.
- Gavrilova, V. A. 1995. A new Pterinopectinid genus (Bivalvia) from the Lower Triassic of the Mangyshlak. *Paleontological Journal* **29** (1), 154-160.
- Newell, N. D. & Boyd, D.W. 1995. Pectinoid bivalves of the Permian-Triassic crisis. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **227**. 95pp.
- Ros, S. 2009. *Dinámica de la Paleodiversidad de los Bivalvos del Triásico y Jurásico Inferior*. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia, 564 pp. (Inédita).
- Sepkoski, J. J., Jr. 2002. A compendium of fossil marine animal genera. D. Jablonski & M. Foote (eds.). *Bulletins of American Paleontology* **363**. 560 pp.

Taphonomy and phylogenetic implications of a new Upper Jurassic turtle (External Prebetic, southern Spain)

Slater, B.J.¹, Reolid, M.² y Benton, M.J.¹

1: Department of Earth Sciences, University of Bristol, Bristol, BS8 1RJ, (United Kingdom). bs8387@bristol.ac.uk, Mike.Benton@bristol.ac.uk

2: Departamento de Geología, Universidad de Jaén, Campus Las Lagunillas sn, 23071 Jaén (Spain). mreolid@ujaen.es

Introduction

Turtles originated in the Triassic and began to diversify in the Late Jurassic. However, fossil turtles from this period are comparatively rare, making phylogenetic analysis of relationships among groups difficult (Joyce, 2007). Any turtle remains from Triassic or Jurassic are therefore of high relevance. This research focuses on the preservation and description of a

new specimen of Upper Oxfordian turtle from the External Prebetic (Betic Cordillera, South Spain). The specimen was found in a limestone bed of a marl-limestone rhythmite in the Bimammatum Ammonite Zone. The remains were cleaned using acid digestion (10% acetic acid) and mechanical preparation (using pneumatic engraving pens).

Results

The remains are composed of a carapace, plastron, several vertebrae and other isolated bones. The carapace is 43 cm long and 34 cm wide. The carapace possesses eight distinctive trapezoidal ‘coffin-shaped’ neural plates, of which plates 1 and 2 are fully missing but their position can be inferred from the surrounding costals. The row of neurals is unbroken, therefore preventing any medial contact between the pairs of costals. There are eight pairs of costal bones, although the eighth is not fully preserved. The nuchal bone is present but poorly preserved. Distinct sulci are present, portraying the outline of the dermal scute plates in life. The majority of the marginal scutes can be seen to be overlapping two peripheral bones, and the vertebral scutes are hexagonal in form. Each peripheral scute contacts two vertebral scutes.

The remains are preserved as phosphate (francolite). The specimen is largely intact, with most of the elements of the carapace remaining fused in their original positions. When found, the specimen was in an overturned resting position within the bed. The degree of fragmentation is low and appears largely to affect the distal parts of the bone, which are fractured and not rounded. Other components display some fragmentation and disarticulation but are not significantly displaced (e.g. carapace plates). The plastron has collapsed into the cavity of the carapace.

The external surface of the carapace displays traces of grazing, isolated circular borings (< 5 mm) and small boring fields interpreted as *Entobia*, although body fossils of any encrusters are absent. The presence of these marks on the internal surface cannot be assessed at present as it is covered by sediment. The plastron and other bones do not have trace marks on their surface.



Figure 1. Plastron of the new turtle specimen from the Upper Jurassic (Oxfordian) of the External Prebetic.

In thin section, iron oxides can be observed occupying the inner surfaces of the porous bone structure in the cancellous region. Scanning electron microscopy (SEM) data has revealed that visible and well-preserved mineralized collagen fibril bundles line the trabecular walls of the spongy bone. These collagen fibrils are pseudomorphed by francolite crystals and aligned more or less parallel to where the collagen bundles had been. Filaments ($<5\ \mu\text{m}$ in diameter) and globular structures ($10\text{--}50\ \mu\text{m}$ in diameter) composed of authigenic francolite are also present in the cancellous region. Some surfaces of the bones are densely covered by microspheres ($<1\ \mu\text{m}$).

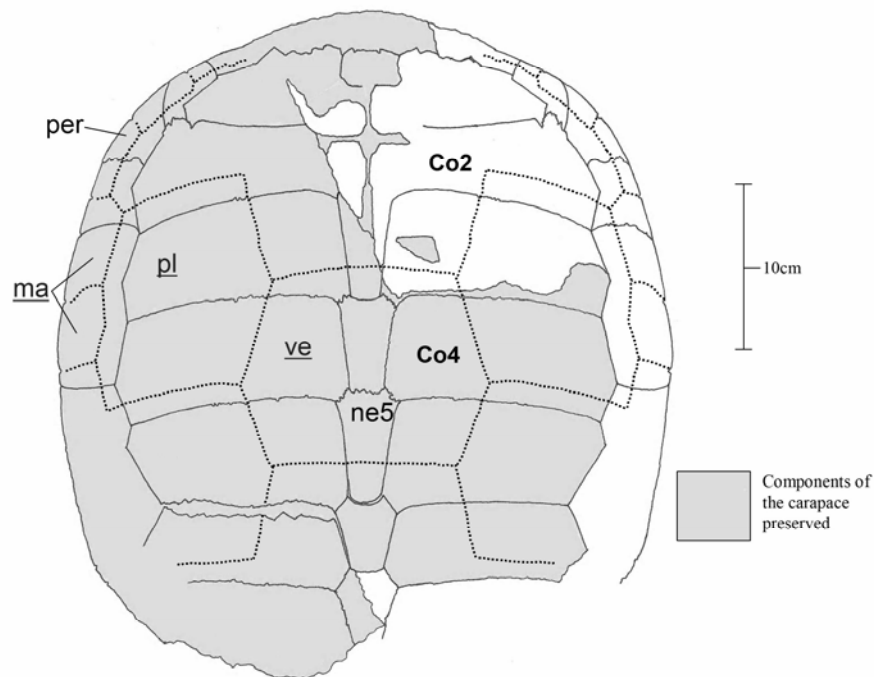


Figure 2. Dorsal view of the carapace, dotted lines detailing arrangement of scutes. Abbreviations: Co, costal bone; ma, marginal scute; ne, neural bone; per, peripheral bone; pl, pleural scute; ve, vertebral scute.

Interpretation

The specimen is an important addition to our knowledge of early Testudines (crown-group turtles), as it comes from a period when the two major monophyletic infraorders of Testudines, the Pleurodira and Cryptodira, were diverging. Initial assessment of the exposed carapace has revealed that the specimen shares many carapacial characters (arrangement of scutes and plates) with turtles of the Family Plesiochelyidae. We tentatively place the specimen in a basal position within the Eucryptodira, which would lend further support to the hypothesis that the basal cryptodiran lineages became established rapidly after the evolution of Testudines in the Late Jurassic. The specimen also displays some similarities to Pleurosternidae, possessing a nuchal plate that is more similar to turtles of this group than to Plesiochelyidae.

With respect to the taphonomy of this specimen, the low degree of fragmentation and the low dispersion of skeletal components suggest a low-energy environment. This is congruent with the absence of any sedimentary structures indicating turbulence and is also supported by

the microfacies data (comprising a fine-grained wackestone with peloids). Previous paleoecological and taphonomic studies on macroinvertebrate assemblages (primarily ammonoids) have indicated a low energy and low degree of fragmentation within a softground lithological setting at a mid-shelf environment with an estimated palaeobathymetry of ~60-80 m (Oloriz *et al.*, 2006). The unusual burial orientation of the specimen is possibly due to the *post-mortem* activity of scavengers. The fragmentation of some bones could also be related to scavenging activity by larger organisms, since the water energy was likely too low to attribute the breakage of bones to (supported by the very low fragmentation present in ammonoids of the bed and of the sediment infilling of the carapace). Other components display probable fragmentation by sedimentary load, the plastron having likely collapsed via this mechanism. The distribution of bioerosion indicates preferential colonization of the carapace, primarily by grazers. The external surface of the carapace was oriented downwards in the bed, and so pascichnia activity probably occurred prior to the carapace being overturned. The *Entobia* borings are restricted to the right side of the plastron, maybe indicating a longer exposure of this part on the sea bottom which allowed sponge colonization. A potential colonization during post-mortem transport or floating however should not be ruled out.

In reference to the filaments, globular structures and microspheres observed under SEM analysis, these probably represent by-products of microbial activity associated with the decay of the organic matter of the cancellous tissue.

Acknowledgements

The authors are indebted to Ana Santos (Universidad de Huelva) and Simon Braddy (University of Bristol) for comments concerning the bioerosion, as well as Walter Joyce (University of Tübingen) for discussions about taxonomy.

References

- Joyce, W.J. 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* **48**, 3-102.
- Olóriz, F., Reolid, M. & Rodríguez-Tovar, F.J., 2006. Approaching trophic structure in Late Jurassic neritic shelves: a western Tethys example from southern Iberia. *Earth-Science Reviews* **79**, 101-139.

Guía de la Excursión de las XXV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología

Travesía de Ronda a San Pedro de Alcántara y Estepona

Serrano, F.¹ y Guerra-Merchán, A.¹

1: Dpto. Ecología y Geología, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga. 29071-Málaga. F.Serrano@uma.es; antguerra@uma.es.

Introducción

La Cordillera Bética constituye una parte de la cadena de plegamiento alpino que bordea el Mediterráneo occidental. De acuerdo con criterios paleogeográficos y tectónicos se puede establecer la siguiente división de la cordillera en unidades de mayor rango (Fig.1):

DOMINIOS PREOROGÉNICOS

- Zona Externa:
 - Dominio Prebético
 - Dominio Subbético
 - Dominio Penibético
- Complejo del Campo de Gibraltar
- Zona Interna
 - Complejo Nevado-Filábride
 - Complejo Alpujárride
 - Complejo Maláguide
 - Complejo Frontal o de las Unidades Frontales (Rondaides y Dorsal)

DOMINIOS POSTOROGÉNICOS

- Cuencas sedimentarias
- Zonas de actividad volcánica neógena

La Zona Externa está formada por los materiales que se depositaron en el margen continental meridional del bloque Ibérico durante el Mesozoico y el Cenozoico. Dentro de ésta se pueden diferenciar tres dominios paleogeográficos: Prebético, Subbético y Penibético. El Complejo del Campo de Gibraltar engloba a un numeroso grupo de unidades predominantemente de características flyschs depositadas en dominios paleogeográficos generalmente profundos, que se desarrollaron durante el Mesozoico y el Cenozoico. El surco donde se depositaron estas unidades estaría limitado al norte por la Zona Externa bética y la Zona Interna bético-rifeña, y su límite sur estaría definido por el borde continental norteafricano. La Zona Interna reúne dominios paleogeográficos ajenos al bloque Ibérico. A lo largo de la evolución alpina (Mesozoico y Cenozoico), estos dominios han ocupado posiciones diferentes respecto del bloque Ibérico, a veces a distancias del orden de varios cientos de kilómetros de él. Por último, los materiales postorogénicos se han originado con posterioridad a la fase principal de plegamiento que afectó al conjunto de la Cordillera, provocada por el acercamiento y colisión entre la Zona Interna y la Zona Externa durante el Burdigaliense (Mioceno inferior), es decir, hace unos 17 millones de años. No obstante, fases

de deformación menos intensas han ocurrido durante el resto del Mioceno y durante el Plioceno, por lo que suelen presentarse algo deformados, especialmente los del Mioceno medio y superior, y en las áreas más próximas a los bordes de las cuencas.

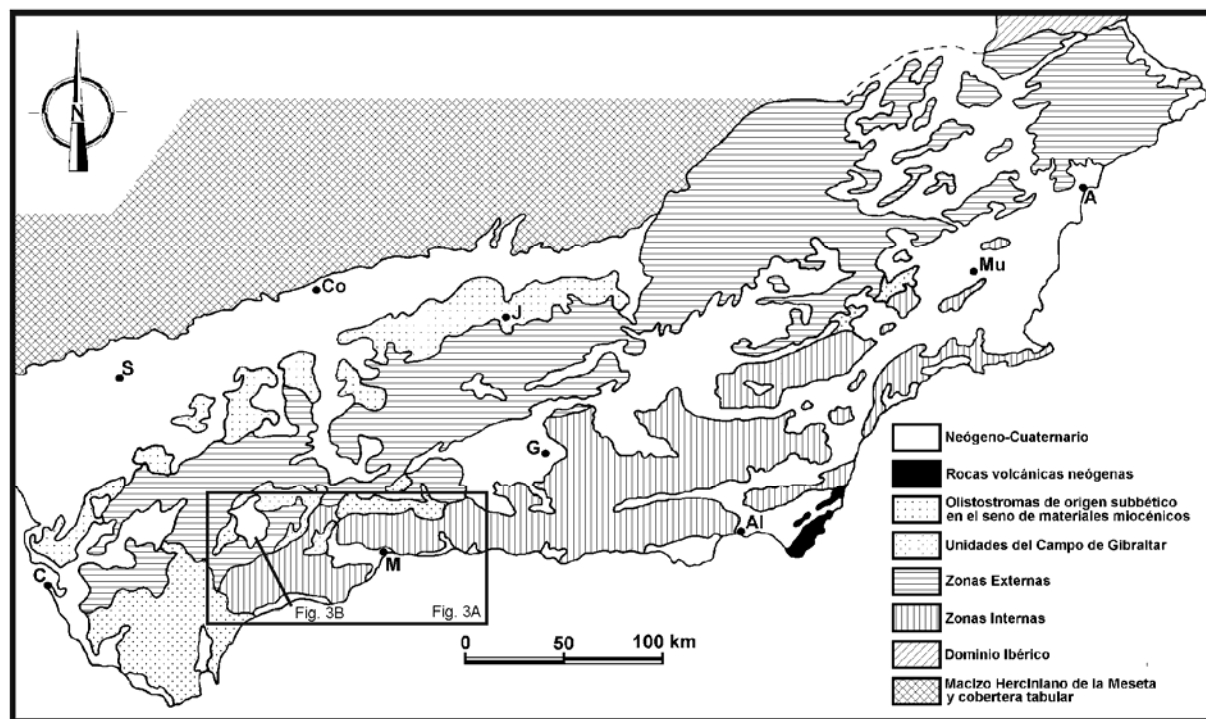


Figura 1. Esquema geológico de la Cordillera Bética.

El itinerario desde Ronda hasta San Pedro de Alcántara a través de la carretera C-339, actualmente denominada A-473 (Fig. 2), y su continuación hasta Estepona por la autovía de la costa, permite observar las características geológicas de la Zona Interna occidental de la Cordillera Bética y el paso a los dominios meridionales de la Zona Externa. A lo largo del recorrido se pueden analizar las relaciones tectónicas entre las diferentes unidades, las cuales se reflejan en el mapa y corte geológico de la Fig. 3. El itinerario permite también observar sedimentos marinos postorogénicos depositados en las áreas extremas del recorrido. En la parte septentrional afloran los depósitos del Mioceno superior que rellenan la cuenca de Ronda, mientras que en el área más meridional, entre San Pedro de Alcántara y Estepona, se observan sedimentos pliocenos depositados en un área marginal de la cuenca de Alborán.

En este sector de la cordillera, la Zona Interna contacta directamente con la Zona Externa sin la intermediación de unidades del complejo del Campo de Gibraltar o, todo lo más, con una banda muy estrecha de estos materiales (Fig. 3). No obstante, unidades de este complejo afloran en áreas un poco más al norte, cabalgando sobre materiales de la Zona Externa, y en áreas más al sur, sobre materiales de las Zonas Internas.

En el itinerario a realizar, la Zona Externa está representada por el dominio Penibético (Blumenthal, 1927) caracterizado fundamentalmente por materiales triásicos, jurásicos y algunos fragmentos dilacerados de la serie cretácica. La Zona Interna está representada por materiales de las unidades Frontales, del complejo Alpujárride y del complejo Maláguide (Martín-Algarra, 1987; Serrano y Guerra-Merchán, 2004). Dentro del complejo Maláguide se observan solamente formaciones paleozoicas del zócalo. En el complejo Alpujárride se

pueden distinguir los dos mantos o unidades tectónicas principales que lo componen en esta parte de la cordillera: la unidad de Los Reales (Didon *et al.*, 1973), equivalente a la unidad de Casares de Dürr (1967) y, tectónicamente por debajo, la unidad de Blanca (Mollat, 1968; Buntfuss, 1970). Dentro de la unidad de Los Reales afloran muy extensamente las peridotitas, en tanto que el conjunto metamórfico superior está escasamente representado en el trayecto. De la unidad de Blanca se atraviesan casi exclusivamente los materiales metamórficos de la serie de los esquistos; el conjunto marmóreo superior sólo se toca puntualmente, pero puede observarse desde la carretera el gran afloramiento de sierra Blanca. En relación con las unidades Frontales, se atraviesa la unidad de las Nieves (Dürr, 1967), de afinidad alpujárride (Rondaide) y también otros materiales paleogeográficamente relacionados con ella (Brecha de la Nava).

A lo largo de este extenso itinerario (alrededor de 65 km; Fig. 2), se han seleccionado una serie de paradas con el objetivo de analizar los aspectos más destacados relativos a la geología regional y reconocer las formaciones con mayor interés paleontológico.

ITINERARIO

1ª PARADA: TAJO DE RONDA

El tajo de Ronda permite una magnífica observación de los sedimentos depositados en el margen meridional de la cuenca miocena de Ronda. Se trata de conglomerados en la parte inferior y calcarenitas hacia el techo, depositados en ambientes litorales y marinos someros. Los conglomerados (Formación El Tajo; Serrano, 1979) representan un antiguo abanico deltaico que se acuña con rapidez hacia el sur, mientras que las calcarenitas (Formación de Setenil; Serrano, 1979) corresponden a depósitos costeros y de plataforma somera. En el conjunto de la cuenca, el relleno se desarrolló durante el Tortoniense y el Messiniense inferior, predominando el depósito de calcarenitas en los bordes y de margas hacia el centro de la depresión, donde se llega a manifestar influencias pelágicas (Serrano, 1979, 1980).

En el paso de los depósitos deltaicos a los depósitos de plataforma se reconocen niveles conglomeráticos con balanús, ostreidos, equinodermos, briozoos, lamelibranquios. En el seno de los depósitos calcareníticos suele ser frecuente el desarrollo de laminaciones y estratificaciones cruzadas ligadas a la migración de megaripples, en cuyas láminas se reconocen abundantes fragmentos de invertebrados marinos.

En el tajo de Ronda se aprecia que los sedimentos están dispuestos horizontalmente, lo que indica que no han sufrido deformaciones apreciables. Actualmente el techo de estos depósitos se encuentra por encima de los 700 m de altura sobre el nivel del mar actual, que corresponde aproximadamente con el movimiento vertical de elevación que ha sufrido la región desde el Mioceno superior (aproximadamente en los últimos 6 Ma), pues el nivel del mar, en los momentos de máximo nivel eustático de esa época, sólo sería unos 50 m más alto que en la actualidad.

Una vez que la región quedó emergida, la erosión fluvial actuó intensamente en el área de Ronda, en gran parte favorecida por la elevación regional antes indicada. Esto ha permitido el desarrollo del propio tajo y el profundo cañón del río Guadalquivir. La erosión ha eliminado toda la columna de sedimentos postorogénicos, permitiendo aflorar las unidades del complejo del Campo de Gibraltar en el fondo del tajo. También cabe destacar que, además de los sedimentos marinos, en las paredes del tajo de Ronda se observan crecimientos travertínicos parietales recientes desarrollados a partir de los puntos de surgencia de aguas.

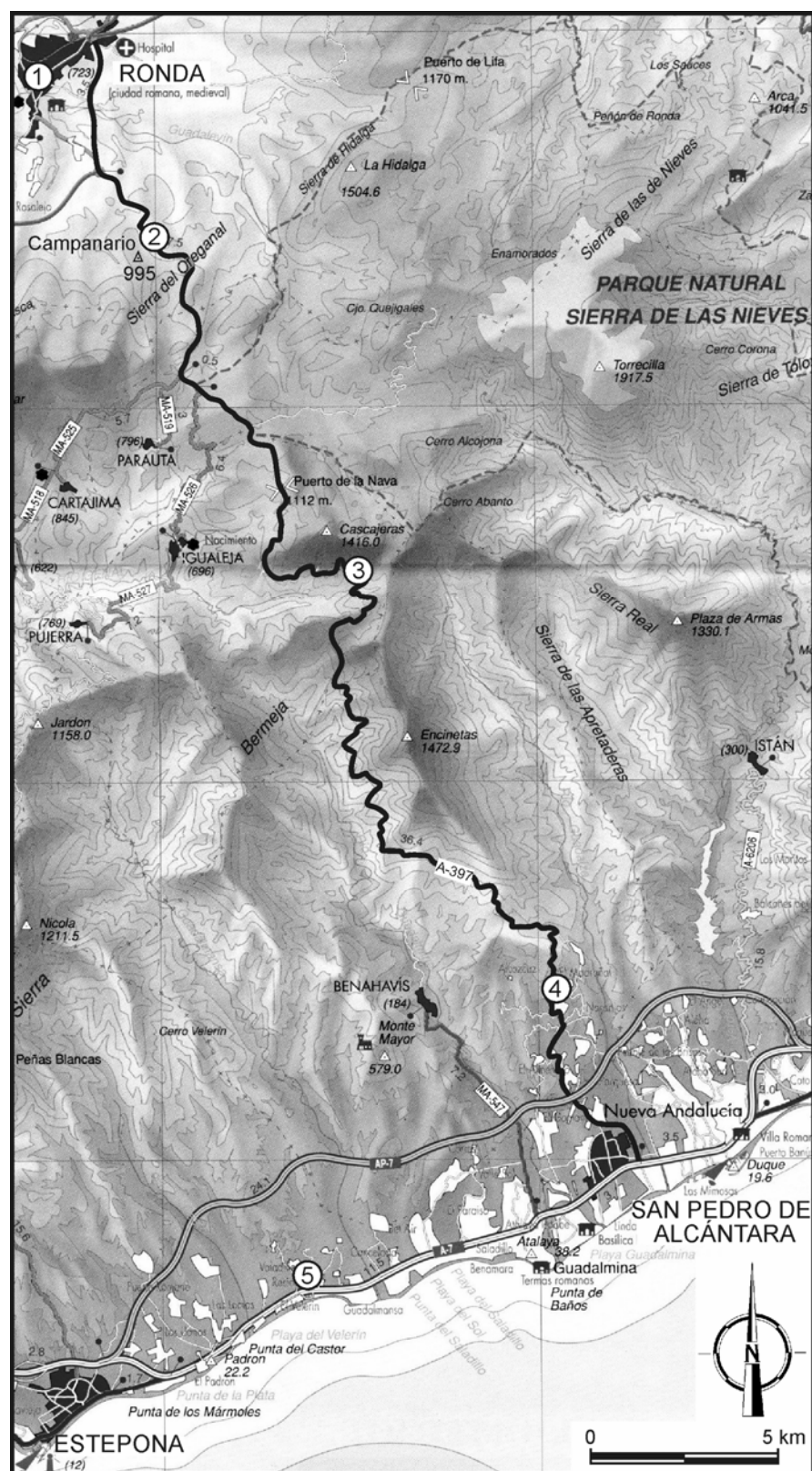


Figura 2. Mapa geográfico del sector Estepona-San Pedro de Alcántara-Ronda con la situación de las paradas del itinerario (extraído del Mapa Provincial de la Diputación de Málaga, 2005).

2ª PARADA: CERRO CAMPANARIO

Esta parada se realiza en las proximidades del cerro Campanario. Una vez dejado atrás los materiales miocenos del relleno de la cuenca de Ronda, la carretera atraviesa materiales de la serie penibética, dispuestos en estructura anticlinal (Fig. 3B). En el núcleo de esta estructura afloran las facies de calizas del Muschelkalk, que alcanzan una potencia del orden de 250 m (Olmo Sanz y Moreno Serrano, 1991).

Los taludes de la carretera, así como un tramo abandonado del trayecto antiguo de la carretera que se localiza a la altura del punto kilométrico 128.2, ofrecen una buena exposición de estas calizas. Se trata de niveles de calizas bien estratificadas con niveles intercalados de margocalizas. Superficialmente los materiales presentan tonalidades claras o rojizas, pero en corte fresco las calizas suelen ser de color negro o gris oscuro. Con frecuencia, las superficies de estratificación muestran huellas de reptación y, en algunos niveles, la bioturbación afecta al conjunto del estrato adquiriendo aspecto noduloso. Hacia la parte alta de la formación son frecuentes los restos de lamelibranquios, gasterópodos, crinoides y, más escasamente, cefalópodos, braquiópodos y espículas de esponjas, que caracterizan una edad Triásico medio (Dürr, 1967; Peyre, 1974; Martín-Algarra, 1987). El tipo de facies y la fauna indican que estas calizas se depositaron en un medio de plataforma abierta.

Desde el antiguo trayecto de la carretera se observa una buena panorámica de la cuenca del Mioceno superior de Ronda, con dimensiones aproximadas de 20 km en dirección E-W y 30 km en dirección N-S. Esta cuenca queda limitada por los relieves penibéticos de la sierra de la Hidalga y sierra Blanquilla al E, y la sierra de Montejaque al W. No obstante, entre los materiales penibéticos y el relleno postorogénico suelen encontrarse materiales del complejo del Campo de Gibraltar que dan un relieve alomado, a veces difícil de distinguir en la lejanía de los sedimentos postorogénicos. La extensión de la cuenca de Ronda hacia el norte es algo mayor, alrededor de 25 km, pero su margen septentrional no es visible desde este punto de observación por la existencia de la alineación montañosa intermedia que forman las sierras de las Salinas y de la Sanguijuela. Estas sierras están constituidas por sedimentos postorogénicos que adoptan una estructura anticlinal por el efecto de empujes verticales halocinéticos. Estos esfuerzos verticales acontecieron contemporáneamente al relleno de la cuenca, lo que se manifiesta por la presencia de una discordancia a nivel del Tortoniense superior (Serrano, 1979). Esta actividad halocinética parece estar relacionada con una etapa de deformación intratortoniense que se detecta en muchas cuencas de la cordillera Bética.

Hacia el Sur, la carretera sigue cortando la serie penibética, permitiendo observar las facies keuper del Triásico superior, que aparecen muy poco desarrolladas y contienen frecuentes intercalaciones carbonatadas, y a continuación dolomías jurásicas que, previsiblemente, corresponden a niveles del Liásico y facies de Capas Rojas (calizas y margocalizas) del Cretácico Superior-Paleógeno (Fig. 3B).

3ª PARADA: CASCAJARES

Antes de llegar a esta parada, la carretera ha atravesado un relieve montañoso de naturaleza fundamentalmente carbonatada, que corresponde en su mayor parte a la Unidad de las Nieves (Unidades Frontales). Esta unidad comprende un conjunto dolomítico triásico muy potente (1000 m de espesor) que ocasionalmente presenta laminaciones de origen algal propia de ambientes mareales. Por encima se dispone un conjunto calizo con intercalaciones margosas parcialmente dolomitizado a la base, que presenta un típico paisaje kárstico. Diferentes

autores que han estudiado estos materiales (Blumenthal, 1930, 1933; Dürr, 1967, Martín-Algarra, 1987) han citado la presencia de fósiles de braquiópodos, bivalvos, gasterópodos, foraminíferos y algas superiores, que permiten deducir que el depósito de la formación tuvo lugar durante la transición Triásico-Jurásico (Retiense y probablemente Hettangiense) en un ambiente marino de plataforma. Sobre el conjunto anterior descansa otro tramo, de unos 150 m, constituido por calizas con nódulos y niveles intercalados de sílex. Entre los estratos calizos suelen aparecer también capas delgadas de margocalizas. En estas calizas, Dürr (1967) ha citado la presencia de espículas de esponjas, crinoides, radiolarios y escasos ammonites y belemnites. La determinación de la fauna de ammonites ha permitido asignar una edad Liásico inferior (Hettangiense-Sinemuriense) a este tramo, cuyo depósito se habría producido en un ambiente de plataforma abierta en la que se manifiestan influencias pelágicas. Esta unidad termina con calizas nodulosas y radiolaritas (10 m de espesor) del Jurásico medio-superior y margocalizas claras esquistosadas, sobre las que se encuentran unos niveles margosos esquistosados de tonalidades rojas, que parecen corresponder al Cretácico superior-Terciario. Este último conjunto jurásico-cretácico-terciario se depositó en un medio marino pelágico poco subsidente.

La Unidad de las Nieves está estructurada en un gran pliegue sinforme, con el flanco S ligeramente invertido, sobre el cual cabalgan materiales del complejo Alpujárride, concretamente las peridotitas de la unidad de los Reales (Fig. 3B). El brusco cambio litológico, al que se asocia una variación radical de las comunidades vegetales, permite que el contacto sea claramente perceptible a distancia. A escala regional, este contacto es de cabalgamiento hacia el norte de la unidad de Los Reales sobre la unidad de las Nieves. En el talud de la carretera se puede apreciar claramente su naturaleza tectónica, con una zona de trituración en la que se entremezclan fragmentos de mármol y de peridotita. Sin embargo, en este punto la superficie de fractura es casi vertical y la masa peridotítica suele ocupar posiciones topográficas inferiores a las rocas carbonatadas de Nieves, probablemente porque esté retocada por una tectónica transtensiva posterior al cabalgamiento.

La serie carbonatada de Nieves está metamorfizada en mármoles en una franja de algo más de un kilómetro de anchura. El metamorfismo aparece estrechamente relacionado con el cabalgamiento de la unidad de Los Reales y especialmente con las peridotitas, pues la aureola metamórfica tiende a desaparecer conforme nos alejamos del contacto. En la franja metamórfica se pueden distinguir varios tramos marmóreos que corresponden a distintos términos de la serie estratigráfica. En el área más próxima al contacto afloran mármoles dolomíticos con tonalidades alternantes claras y oscuras muy netas, a partir de las cuales puede deducirse el comportamiento extremadamente plástico de la roca, debido al calentamiento producido por las peridotitas. La mayor parte de la franja metamórfica está constituida por mármoles dolomíticos masivos blancos, pero también se observan mármoles calizos con esquistos y cuarcitas en la parte alta de la serie.

La peridotita aparece con una costra superficial de rubefacción constituida por óxidos ferruginosos y magnésicos producidos por la alteración meteórica. Esta costra da una tonalidad general pardo-rojiza a los afloramientos, que es recogida en algunos topónimos (v.g. sierra Bermeja). En corte fresco, cuando la roca está sin alterar, los colores son muy oscuros, negros o verdes, correspondientes al olivino y a los piroxenos (orto y clinopiroxenos) que son los minerales fundamentales de las peridotitas. Como minerales accesorios suelen estar presentes espinelas y plagioclasas. No obstante, es frecuente que se presenten alteradas con

grados variables de serpentización, mostrando entonces las típicas tonalidades verdosas claro-oscuros con la aparición de antigorita y crisotilo. En las superficies de fracturación, la alteración suele ser más acusada, adquiriendo tonos verdes claros y blancos y pudiendo aparecer el talco.

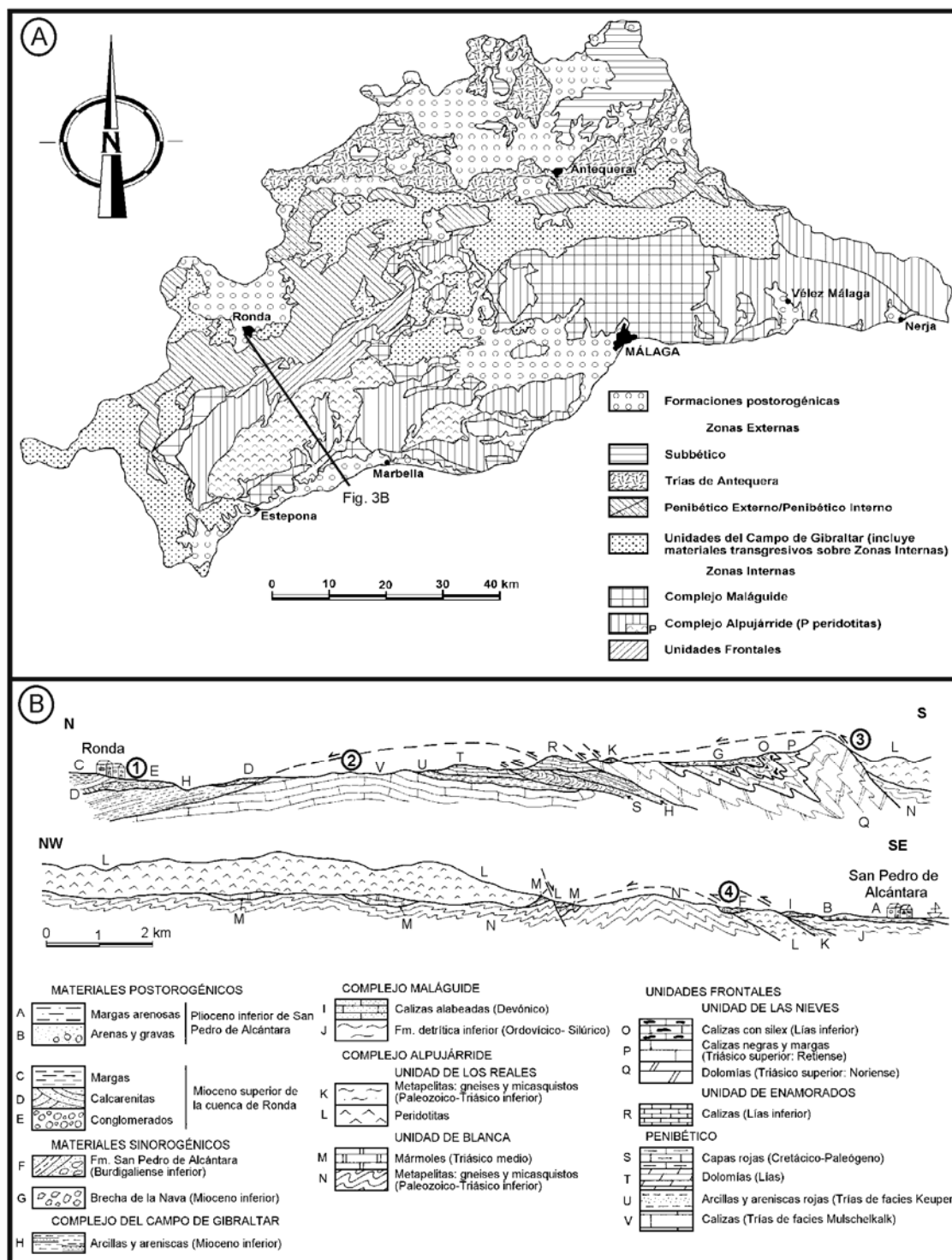


Figura 3. Localización del itinerario en el sector occidental de la provincia de Málaga (A) y corte geológico interpretativo a través del itinerario (B).

Algunos autores, basados esencialmente en los resultados gravimétricos de Loomis (1972), sostienen que la masa de las peridotitas se enraíza en profundidad con el material del manto superior y que su instalación en la corteza superficial ha sido esencialmente por un proceso de intrusión ígnea. Otros autores (Didon *et al.*, 1973; Tubía, 1985; Martín-Algarra, 1987) si bien aceptan una fase de ascensión primaria intrusiva, insisten en que la posición final en la parte superficial de la corteza se alcanza por procesos tectónicos. Las observaciones realizadas a lo largo del trayecto descrito ponen claramente de manifiesto que, en la instalación de las peridotitas, interviene un proceso tectónico alpino con desarrollo de mantos de corrimiento. La percepción gravimétrica de masas densas a grandes profundidades puede deberse a que también existan grandes masas de peridotitas bajo la unidad de Blanca.

4º PARADA: EL MADROÑAL

Desde la parada anterior, la carretera ha atravesado un gran afloramiento de peridotitas de la unidad de los Reales y otro, sobre el que se localiza esta parada, de metapelitas de la unidad de Blanca (Fig. 3B) que se sitúan tectónicamente bajo las peridotitas. Ambas unidades pertenecientes al complejo Alpujárride.

En las proximidades de las peridotitas, las metapelitas de la unidad de Blanca están muy alteradas, sin que apenas se perciban sus características texturales y estructurales. Alejándose algo del contacto, puede distinguirse que están formadas, principalmente, por gneises oscuros con cuarcitas y que la serie metapelítica pasa gradualmente a un predominio de los micaesquistos oscuros con cuarcitas. Las rocas están afectadas por un metamorfismo de alto grado acompañado de fuerte plegamiento y un intenso desarrollo de la foliación y la esquistosidad de plano axial. El proceso metamórfico está estrechamente relacionado con la intrusión peridotítica durante la tectogénesis alpina, que provoca un fuerte efecto termodinámico en el resto de los conjuntos rocosos alpujárrides, transformándolos radicalmente.

A lo largo de este itinerario, la unidad de Blanca está representada fundamentalmente por la serie metapelítica de edad Paleozoico-Triásico inferior, siendo muy escasos y reducidos los afloramientos de los materiales carbonatados (Triásico medio-superior) de la parte alta de la unidad. No obstante, hacia el E se tiene una magnífica visión de Sierra Blanca de Marbella, donde afloran ampliamente los mármoles de esta unidad.

Desde este punto hacia el Sur afloran sedimentos pertenecientes a la formación San Pedro de Alcántara de edad Burdigaliense inferior (Aguado *et al.*, 1990). Esta formación está constituida por una potente brecha basal alimentada de materiales maláguides y alpujárrides, y una parte superior constituida por niveles delgados de brechas con intercalaciones de arenas turbidíticas y margas compactas. A la entrada del Madroñal afloran los niveles basales de esta formación descansando sobre esquistos de la unidad de Blanca, y más hacia el Sur descansan sobre las peridotitas de la unidad de los Reales. De esta forma, esta formación está cubriendo el contacto de cabalgamiento entre las unidades alpujárrides de Los Reales y Blanca (Fig. 3B). No obstante, bajando por el camino de la urbanización, se pueden ver peridotitas descansando directamente sobre los esquistos de Blanca.

5º PARADA: AFLORAMIENTO PLIOCENO DE VELERÍN

Entre Marbella y Estepona afloran materiales de edad Plioceno inferior y medio. Estos depósitos se disponen rellenando antiguos valles que se formaron durante el Mioceno

superior. Esos valles estarían representados actualmente por los ríos Padrón, Castor, Velerín, Guadalmanza, Guadalmina y Guadaiza.

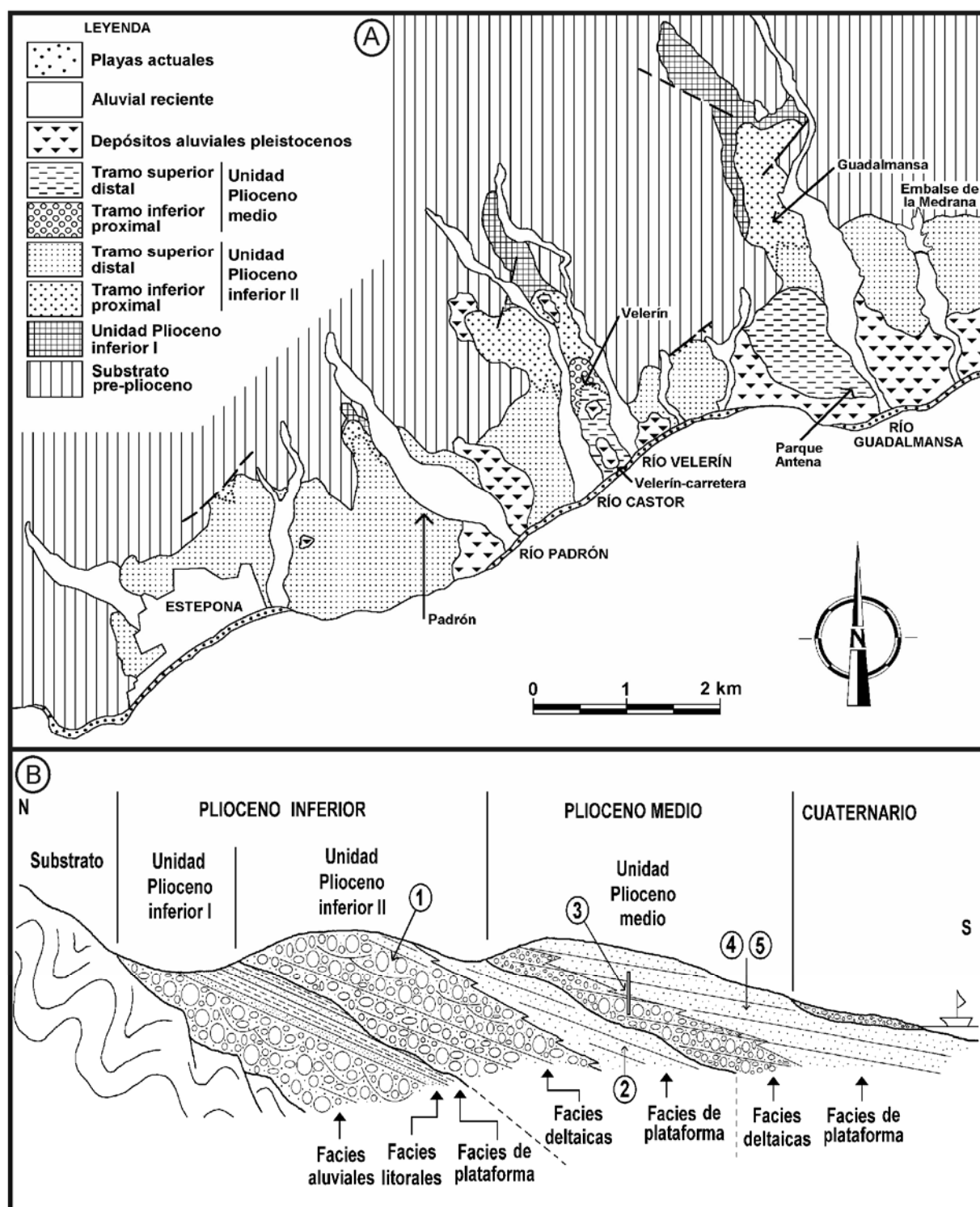


Figura 4. Mapa geológico (A) y corte geológico sintético mostrando las unidades litoestratigráficas del Plioceno de Estepona (B), con la localización de los principales yacimientos: 1: Guadalmanza; 2: Padrón; 3: Velerín; 4: Velerín-carretera; 5: Parque Antena.

Por lo general, la sedimentación comienza con un primer ciclo transgresivo (Unidad Plioceno inferior I de Guerra-Merchán *et al.*, 2002; Fig. 4) constituido por conglomerados rojos que representan el depósito de abanicos aluviales, sobre los que se disponen arenas y gravas litorales y margas blancas depositadas en un medio marino de plataforma. A pesar del aspecto proximal del sedimento, con abundantes componentes detríticos arenosos, los foraminíferos planctónicos superan frecuentemente a la fracción bentónica. Las asociaciones de foraminíferos planctónicos (Fig. 5) suelen mostrar una diversidad baja; en la mayoría de los casos está constituida muy predominantemente por *G. extremus* (acompañado de *G. obliquus* y ocasionalmente algún ejemplar asignable a *G. elongatus*). También suelen abundar *Orbulina*, *G. trilobus* y, en algunos niveles, formas del grupo de *G. bulloides* (*G. bulloides* y *G. riveroae*), *Neogloboquadrina* (*N. acostaensis* y *N. humerosa* generalmente dextrorsas) o *Globigerinella* (*G. siphonifera* y *G. obesa*). La mayoría de las muestras contienen muy escasos ejemplares de *G. margaritae* y *Sphaeroidinellopsis*. Aunque este último taxón no abunda en ninguna de las muestras estudiadas, el claro predominio de *Globigerinoides*, la escasez de *G. margaritae* y la posición estratigráfica inducen a pensar que los sedimentos de la unidad Plioceno inferior I pertenecen a la Zona MPL-1 de acme de *Sphaeroidinellopsis* (Cita, 1975), lo que indicaría que se depositaron durante los primeros tiempos del Zancliense.

Un segundo ciclo también transgresivo (Unidad Plioceno inferior II de Guerra-Merchán *et al.*, 2002; Fig. 4) está caracterizado en su parte baja y proximal por conglomerados y arenas con abundante fauna de moluscos. En su parte inferior predominan los depósitos de debris flow, mientras que hacia arriba se intercalan niveles canalizados y son más abundantes las intercalaciones de arenas. Estas facies representan el desarrollo de abanicos deltaicos en relación con un aumento considerable de los aportes, lo que puede estar condicionado por la reactivación tectónica de los relieves. Los depósitos deltaicos cambian distal y verticalmente a facies arenosas con abundante fauna de moluscos que representan el paso a un medio de plataforma. Las facies arenosas contienen una microfauna compuesta predominantemente por foraminíferos bentónicos, pero en la que no son raros los componentes planctónicos. Cualitativamente, las asociaciones planctónicas son similares a las que se encuentran en la unidad infrayacente (Fig. 5): *G. extremus* y *G. trilobus* siguen siendo abundantes, aunque no son tan predominantes como en los niveles inferiores; por el contrario, aumenta la frecuencia de *Globigerina*, tanto del grupo de *G. bulloides* como el de *G. apertura*, y la de *Neogloboquadrina*. También *G. margaritae* suele aparecer con mayor frecuencia que en la unidad inferior, aunque sólo en algunos niveles es abundante (> 3% de la asociación planctónica). Cabe destacar la ausencia de *G. puncticulata* y de las formas del grupo de *G. crassaformis*, al tiempo que sólo muy ocasionalmente aparecen algunos ejemplares asignables a *G. ruber* o a *G. elongatus*. Estas características permiten asignar la unidad Plioceno inferior II a la zona MPL-2 de *G. margaritae* (Cita, 1975), por lo que su depósito tuvo lugar aún durante el Zancliense inferior.

Un aspecto a destacar es que en el sector del río Guadalmanza, muestras correspondientes a intercalaciones arenosas en depósitos deltaicos y en arenas de plataforma, contienen asociaciones de foraminíferos planctónicos caracterizadas por la presencia conjunta de *G. margaritae* y *G. puncticulata*, caracterizando la biozona MPI-3 que corresponde a la parte alta del Zancliense inferior. Las condiciones de los afloramientos no permiten interpretar si esos materiales están en continuidad con los de la Unidad Plioceno inferior II, o como ocurre en la cuenca de Málaga (Guerra-Merchán *et al.*, 2000), representan una nueva unidad que siguiendo el sistema de nomenclatura podríamos denominar Unidad Plioceno inferior III.

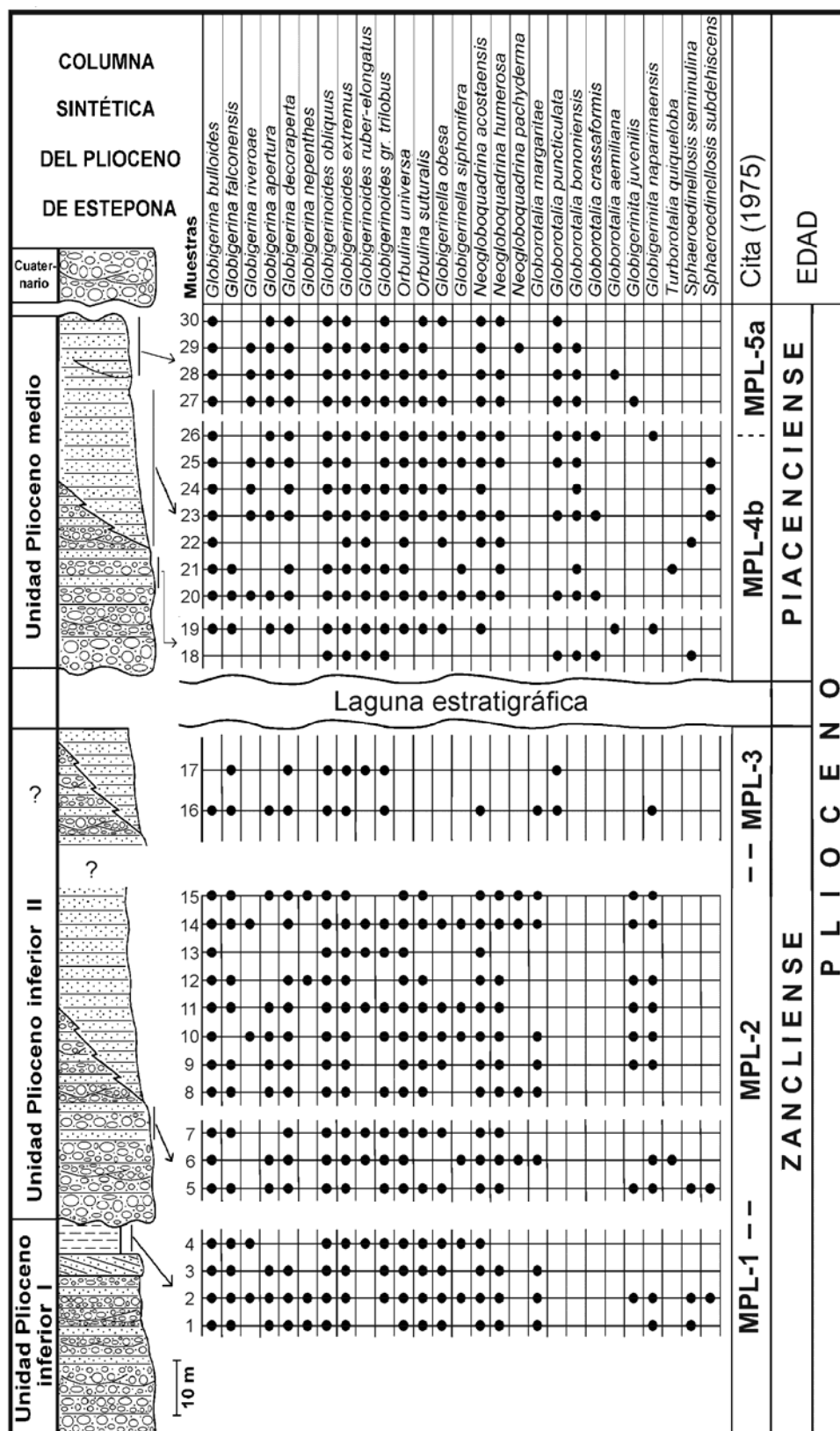


Figura 5. Distribución de los foraminíferos planctónicos en los sedimentos pliocenos de Estepona y escala bio- y cronoestratigráfica utilizada.

Dentro de la Unidad Plioceno inferior II se localizan varios yacimientos malacológicos. En el tramo inferior-proximal de origen deltaico, se ubican los yacimientos paleontológicos de Bizcornil y Guadalmanza (Fig. 4). En ellos, la fauna es de gran tamaño, pero se encuentra muy fragmentada y deteriorada. Destaca el elevado contenido en ostreidos y pectínidos, siendo también frecuentes gasterópodos, escafópodos y otros moluscos (Vera Peláez *et al.*, 1995; Lozano-Francisco, 1997). En el tramo superior-distal correspondiente a depósitos de plataforma son también frecuentes los niveles con elevado contenido malacológico, constituyendo importantes yacimientos fosilíferos como el de Padrón (Fig. 4). Por lo general, en comparación con los yacimientos del conjunto anterior, la fauna es de menor tamaño y muestra mejor estado de conservación; son menos frecuentes los ostreidos y los pectínidos, pasando a dominar otros grupos de bivalvos (ver Vera Peláez *et al.*, 1995; Lozano-Francisco, 1997), además de gasterópodos y escafópodos.

Un nuevo ciclo sedimentario transgresivo (Unidad Plioceno medio de Guerra-Merchán *et al.*, 2002; Fig. 4) aflora entre los ríos Castor y Velerín, al W del río Guadalmanza (Fig. 4) y en las proximidades de la desembocadura del río Guadalmina. Al igual que en la unidad anterior, se reconocen dos tramos: uno inferior-proximal conglomerático de origen deltaico y otro superior-distal arenoso depositado en un medio de plataforma.

Los niveles arenosos pertenecientes a esta unidad contienen asociaciones de foraminíferos planctónicos que se diferencian de forma clara desde el punto de vista bioestratigráfico de los sedimentos inferiores (Fig. 5).

Los rasgos diferenciales más destacables son: presencia de *G. puncticulata* y formas derivadas asignables a *G. bononiensis*, sin que se observen poblaciones asignables a *G. inflata*; ausencia de *G. margaritae*; aparición de formas del grupo de *G. crassaformis*, generalmente con morfologías primitivas, asignables a los tipos *G. aemiliana* y *G. crassaformis*; coexistencia de formas asignables a *G. obliquus-extremus* y a *G. ruber-elongatus*, ambas con frecuencias altas y apareciendo todas las formas intermedias posibles; presencia de *Sphaeroidinellopsis* en las muestras procedentes de los niveles inferiores de la unidad, en tanto que en las superiores está ausente. Además, hay que significar algunas características ecobioestratigráficas tales como que siguen estando presente y generalmente con frecuencias altas, formas del grupo de *G. apertura* (incluyendo los tipos *G. apertura* y *G. decoraperta*) y en las poblaciones de *G. trilobus* abunda el morfotipo *G. sacculifer*; estas características son indicativas de aguas bastante cálidas. Las asociaciones planctónicas de esta unidad estratigráfica son indicativas de la zona MPL-4b (Cita, 1975), probablemente hacia su parte alta por la presencia de *G. bononiensis*, y parte baja de la zona MPL-5a, o bien de la zona de *G. aemiliana* (Iaccarino, 1985). De acuerdo con esto, esta unidad se sitúa cronoestratigráficamente en la parte baja del Piacenciense (Plioceno medio).

Los yacimientos fosilíferos de Velerín, Velerín-carretera y Parque Antena (Fig. 4) se localizan en esta unidad y son los que presentan mayor riqueza faunística. En el yacimiento de Velerín están presentes los dos tramos descritos, los cuales muestran claras diferencias tafonómicas. En el tramo inferior-proximal conglomerático, la fauna es de mayor tamaño, se encuentra desarticulada y fragmentada, con predominio de ostreidos y pectínidos. En cambio, en el tramo superior-distal, al que corresponden también los yacimientos de Velerín-carretera y Parque Antena, la fauna suele ser de menor tamaño, más variada y presenta mejor grado de conservación (Vera-Peláez *et al.*, 1985; Guerra-Merchán *et al.*, 1996).

Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado en el marco del proyecto de investigación P06-RNM-01521 y grupo de investigación RNM-146 de la Junta de Andalucía.

Referencias

- Aguado, R., Feinberg, H., Durand-Delga, M., Martín-Algarra, A., Esteras, M. & Didon, J. 1990. Nuevos datos sobre la edad de las formaciones miocénicas transgresivas sobre las Zonas Internas béticas: la formación de San Pedro de Alcántara (Provincia de Málaga). *Rev. Soc. Geol. España* **3**, 79-85.
- Blumenthal, M.M. 1927. Versuch einer tektonischen Gliederung der betischen Cordilleren von Central- und Südwest (Andalousien). *Eclogae Geologicae Helvetiae* **20**, 487-532.
- Blumenthal, M.M. 1930. Beiträge zur Geologie der betischen Cordilleren beiderseits des Rio Guadalhorce. *Eclogae Geologicae Helvetiae* **23**, 41-294.
- Blumenthal, M.M. 1933. Geologie der Berge um Ronda (Andalusien). *Eclogae Geologicae Helvetiae* **26**: 43-92.
- Buntfuss, J. 1970. Die Geologie der Ketten zwischen dem Rio Guadalhorce und dem Campo de Gibraltar. *Geol. Jb.* **88**, 373-420.
- Cita, M. B. 1975. Studi sul Pliocene e sugli strati di passaggio dal Miocene al Pliocene. VIII Planktonic foraminiferal biozonation of the Mediterranean Pliocene deep sea record. A revision. *Riv. Ital. Paleontol.* **81**: 527-544.
- Didon, J., Durand Delga, M. & Kornprobst, J. 1973. Homologies géologiques entre les deux rives du détroit de Gibraltar. *Bulletin Société Géologique France* **5**, 77-105.
- Diputación Provincial de Málaga 2005. *Mapa provincial de Málaga, escala 1:200.000, 5ª Edición*. Área de Infraestructura, Obras y Urbanismo, Diputación Provincial de Málaga.
- Dürr, ST. 1967. *Geologie der Serranía de Ronda und ihrer südwestlichen Aulaufer (Andalousien)*. Tesis, Universidad de Bonn. Public. Geologie Romana, 6: 1-73.
- Guerra-Merchán, A., Palmqvist, P., Lozano-Francisco, M.C., Vera-Peláez, J.L. & Triviño Rodríguez, A. 1996. Análisis sedimentológico y paleoecológico del yacimiento de Parque Antena (Estepona, Málaga). *Rev. Esp. Paleont.* **11**, 226-234.
- Guerra-Merchán, A., Serrano, F. & Ramallo, D. 2000. El Plioceno de la Cuenca de Málaga (Cordillera Bética). *Geotemas* **2**, 108-110.
- Guerra-Merchán, A., Serrano, F. & Ramallo, D. 2002. Evolución sedimentaria y paleogeográfica pliocena del borde septentrional de la cuenca de Alborán en el área de Estepona (provincia de Málaga, Cordillera Bética). *Pliocénica* **2**, 31-43.
- Iaccarino, S. 1985. Mediterranean Miocene and Pliocene planktic foraminifera. In: *Plankton Stratigraphy* (Eds. H.M. Bolli, J.B. Saunders, K. Perch-Nielsen). Cambridge Univ. Press, Cambridge, 283-314.
- Loomis, T.P. 1972. Diapiric emplacement of the Ronda high-temperature ultramafic intrusion, Southern Spain. *Geol. Soc. Am. Bull.* **83**, 2475-2496.
- Lozano Francisco, M.C. 1997. *Los bivalvos del Plioceno de la provincia de Málaga*. Tesis Doctoral, Universidad de Málaga. 734 pp., 9 tabs., 57 láms.
- Martín-Algarra, A. 1987. *Evolución geológica alpina del contacto entre las Zonas Internas y las Externas de la Cordillera Bética (sector Central y Occidental)*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada: 1271 pp.
- Mollat, H. 1968. Schichten floge und tektonischer Bau der Sierra Blanca und ihrer Umgebung (Betische Cordilleren, Süd Spanien). *Geol. Jb.* **86**, 471-532.
- Olmo Sanz, A. del & Moreno Serrano, F. 1991. Mapa geológico y memoria explicativa de la hoja 1051 (Ronda) a escala 1:50.000 del Mapa Geológico Nacional. *I.G.M.E.* 56 pp.
- Peyre, Y. 1974. *Géologie d'Antequera et de sa region (Cordillères Bétiques. Espagne)*. Thèse. Université Paris. (Institute Agronomique de Paris): 528 pp.

- Serrano, F. 1979. *Los foraminíferos planctónicos del Mioceno superior de la cuenca de Ronda y su comparación con los de otras áreas de las Cordilleras Béticas*. Tesis doctoral, Universidad de Málaga: 272 pp.
- Serrano, F. 1980. Los materiales del Mioceno Superior de la Cuenca de Ronda. *Estudios Geológicos* **36**, 231-236.
- Serrano, F. & Guerra-Merchán, A. 2004. Geología de la provincia de Málaga. *Servicio Publicaciones Centro de Ediciones de la Diputación de Málaga*, 294 pp.
- Tubía, J.M. 1985. *Estructura de los Alpujárrides occidentales: cinemática y condiciones de emplazamiento de las peridotitas de Ronda*. Tesis doctoral, Universidad del País Vasco. In: *Bol. Geol. y Min.* **99** (2, 3, 4 y 5).
- Vera-Peláez, J.L., Lozano-Francisco, M.C., Muñiz-Solís, R., Gili, C., Martinell, J., Domènech, R., Palmqvist, P. & Guerra-Merchán, A. 1995. Estudio preliminar de la malacofauna del Plioceno de Estepona (Málaga, España). *Iberus* **13**, 93-117.