

# Los marsupiales del yacimiento del Eoceno Superior de Zambrana (Álava, Región Vasco-Cantábrica)

A. Badiola<sup>1,2</sup>, M. A. Cuesta<sup>3</sup>

## RESUMEN

En este trabajo se dan a conocer los fósiles de marsupiales del yacimiento del Eoceno Superior de Zambrana (Álava, Cuenca de Miranda-Treviño). Las dos hemimandíbulas descritas son atribuibles a la subfamilia Herpetheriinae («Didelphidae») y se asignan a la especie *Peratherium cuvieri*. Esta especie está ampliamente distribuida en el Eoceno Superior de Europa occidental. Sin embargo, en la Península Ibérica sólo se conocía en una localidad. Los fósiles aquí estudiados contribuyen a un mejor conocimiento de los todavía escasamente conocidos marsupiales del Eoceno ibérico.

**Palabras clave:** Marsupialia, *Peratherium*, Eoceno, Zambrana, Península Ibérica.

## ABSTRACT

In this paper marsupial fossils from the Late Eocene of Zambrana (Alava, Miranda-Treviño Basin) are presented. The two hemimandibles here described are referred to the subfamily Herpetheriinae (Didelphidae) as *Peratherium cuvieri*. This species is widely known in the Late Eocene of Western Europe. However, it was only known in one locality in the Iberian Peninsula. The fossils here studied improve the knowledge on poorly understood Iberian Eocene marsupials.

**Key words:** Marsupialia, *Peratherium*, Eocene, Zambrana, Iberian Peninsula.

## Introducción

Los primeros representantes de marsupiales en Europa parecen corresponder a formas primitivas del grupo de los peradéctidos atribuibles al género *Peradectes* Matthew y Granger, 1921. Se han encontrado en el yacimiento del Paleoceno Medio de Hainin (Bélgica) y han sido descritos como *P. marandati* (Schmidt-Kittler, 1987). Sin embargo, en los trabajos de síntesis sobre mamíferos del Paleógeno europeo de Russell *et al.* (1982) y Aguilar *et al.* (1997), el género *Peradectes* no se menciona hasta el Eoceno Inferior. Dicho género está presente durante todo el Eoceno Inferior en el primero de ellos, mientras que en el segundo, sólo se cita en el Eoceno Inferior del nivel de referencia de Avenay (MP 8+9) y de Grauves (MP 10), según la escala biocronológica del Paleógeno europeo de Schmidt-Kittler (1987), actualizada en Aguilar *et al.* (1997).

Los marsupiales más abundantes en Europa corresponden al grupo de los didélfidos de la subfamilia Herpetheriinae Trouessart, 1879, que incluye a tres géneros cenozoicos que no se conocen en Sudamérica: *Peratherium* Aymard, 1850, *Amphiperatherium* Filhol, 1879 y *Herpetherium* Cope, 1873. Este último corresponde a formas norteamericanas. En Europa su distribución temporal abarca desde el Eoceno Inferior hasta el Mioceno Inferior (*Peratherium*) y Superior (*Amphiperatherium*) (Soria, 1990).

Existen numerosas hipótesis sobre el origen y dispersión de los marsupiales. Una de las más aceptadas es la que considera que los marsupiales surgieron en el Cretácico superior en América y desde allí se extendieron a otros continentes a lo largo del Terciario (Gingerich y Rose, 1977, entre otros). La transición de marsupiales peradéctidos a didélfidos tendría lugar en Sudamérica, desde donde algunos representantes se habrían dispersado hacia América

<sup>1</sup> The Natural History Museum, Palaeontology Department, Cromwell Road, London SW7 5BD, U. K. (gpbbakoa@lg.ehu.es)

<sup>2</sup> Euskal Herriko Unibertsitatea/UPV, Estratigrafía eta Paleontología Saila, P. K. 644, 48080 Bilbao.

<sup>3</sup> Universidad de Salamanca, Departamento de Geología, 37008 Salamanca (macuesta@agro.uva.es)

del Norte, y de aquí hacia Europa y Asia, de donde habrían llegado a África. Aunque en Europa los didélfidos *Peratherium* y *Amphiperatherium* están presentes desde principios del Eoceno hasta el Mioceno, en África y en Asia sólo se conocen algunos ejemplares del Oligoceno (Bown y Simons, 1984, Benton, 1985).

El registro fósil de marsupiales del Eoceno en la Península Ibérica es escaso. Se conocen didélfidos desde principios hasta el final del Eoceno, pero el material no es abundante y en la mayor parte de los casos las determinaciones no llegan a nivel específico. Esto, en gran medida, se debe a un menor conocimiento de depósitos continentales con fósiles de mamíferos del Paleógeno, en comparación con los de Europa occidental. El descubrimiento y el estudio de nuevas localidades, sin embargo, ha contribuido a un mejor conocimiento de las faunas de mamíferos del Eoceno de la Península Ibérica (Cuesta, 2003, Checa, 2004, Checa y Colombo, 2004, Badiola, 2004, Badiola *et al.*, 2006, en prensa). En este trabajo se dan a conocer los fósiles de marsupiales del yacimiento del Eoceno Superior (Headoniense medio, MP 18) de Zambrana (Álava, País Vasco). Fueron descritos y figurados en la tesis doctoral de la primera firmante (Badiola, 2004). Para su estudio se contó con el asesoramiento de la doctora D. Soria (*in memoriam*). Se incluye también un breve apartado sobre el registro fósil de marsupiales didélfidos de la Península Ibérica. Los fósiles de Zambrana serán depositados en el Museo de Ciencias Naturales de Álava/Arabako Natur Zientzien Museoa (MCNA) en Vitoria-Gasteiz (Álava).

La sistemática adoptada en este trabajo se basa fundamentalmente en la propuesta de Szalay (1982), quien basándose en la morfología del tarso distribuye a los marsupiales en dos cohortes, Ameridelphia y Australidelphia. En la primera agrupa a los marsupiales holárticos y sudamericanos y, en la segunda, los australásicos, junto con un discreto grupo de marsupiales sudamericanos, los microbiotéridos. Dentro de Ameridelphia hemos seguido la clasificación del trabajo de Hooker y Weidmann (2000), quienes optan por el orden Didelphimorphia Gill, 1872, rango ampliado por los autores Aplin y Archer (1987) para el grupo de marsupiales didélfidos aquí tratados. Dentro de estos últimos, la subfamilia Herpetheriinae agrupa a los tres géneros mencionados, *Herpetherium*, *Amphiperatherium* y *Peratherium* (Reig *et al.*, 1987). La terminología usada en la dentición es la que aparece detallada en el trabajo de Crochet (1978a, fig. 3).

## Contexto geológico y paleontológico del yacimiento de Zambrana

El yacimiento paleontológico de Zambrana forma parte de uno de los sistemas lacustres más antiguos del flanco sur del Sinclinal de Miranda-Treviño (Región Vasco-Cantábrica) (Astibia *et al.*, 2000). Los fósiles de vertebrados están asociados a las facies margosas infrayacentes y suprayacentes a dos niveles centimétricos de carbón, con intercalaciones detríticas, que corresponderían a un medio palustre en la zona litoral de un sistema lacustre (Iriarte *et al.*, 2003). La mayor parte de los fósiles extraídos aparecen en dos niveles muy próximos entre sí (aproximadamente 1 m de potencia total), asociados a uno de los niveles de carbón (Iriarte *et al.*, 2003, fig. 2). Los niveles excavados han proporcionado fósiles de carófitas y semillas de plantas, invertebrados (gasterópodos y ostrácodos) y vertebrados. Del estudio sedimentológico y tafonómico se deduce que los fósiles de restos óseos de las dos cuadrículas excavadas son autóctonos, descartándose igualmente la existencia de procesos de reelaboración tafonómica en las asociaciones estudiadas (Badiola, 2004, Badiola *et al.*, 2005a).

Se han reconocido veinticinco taxones de vertebrados del Eoceno Superior, correspondientes a anfibios (anuros), reptiles (escamosos, quelonios, cocodrilos) y mamíferos. El estudio sistemático se ha centrado fundamentalmente en el registro de estos últimos, describiéndose un marsupial didélfido, cinco roedores, dos carnívoros, cinco artiodáctilos y siete perisodáctilos (Astibia *et al.*, 2000, Badiola, 2004, Badiola *et al.*, 2002a,b, 2005b). Desde un punto de vista paleobiogeográfico, en Zambrana están presentes perisodáctilos de tipo ibérico, emparentados con los de los yacimientos de finales del Eoceno Medio de Mazaterón y San Morales (Cuenca del Duero, MP 15-16; Cuesta, 1999, 2003) y Llamaquique (Cuenca de Oviedo, MP 16 ó 17; Casanovas y Santafé, 1991) (Badiola, 2004). La asociación fósil de mamíferos (especialmente perisodáctilos, roedores y primates) del Área Ibérica occidental (Cuenca del Duero, Oviedo, Tajo y Miranda-Treviño), es claramente distinta a la del Área Pirenaica-Mediterránea donde se observan taxones típicamente europeos (Cuesta, 1991, 1999, 2003, Casanovas y Moyà, 1992, Checa, 1997, Badiola, 2004). Sin embargo, en el Área Ibérica occidental se observan varias especies y géneros de mamíferos que se desconocen en Europa (Badiola *et al.*, 2006). El período de aislamiento de la placa

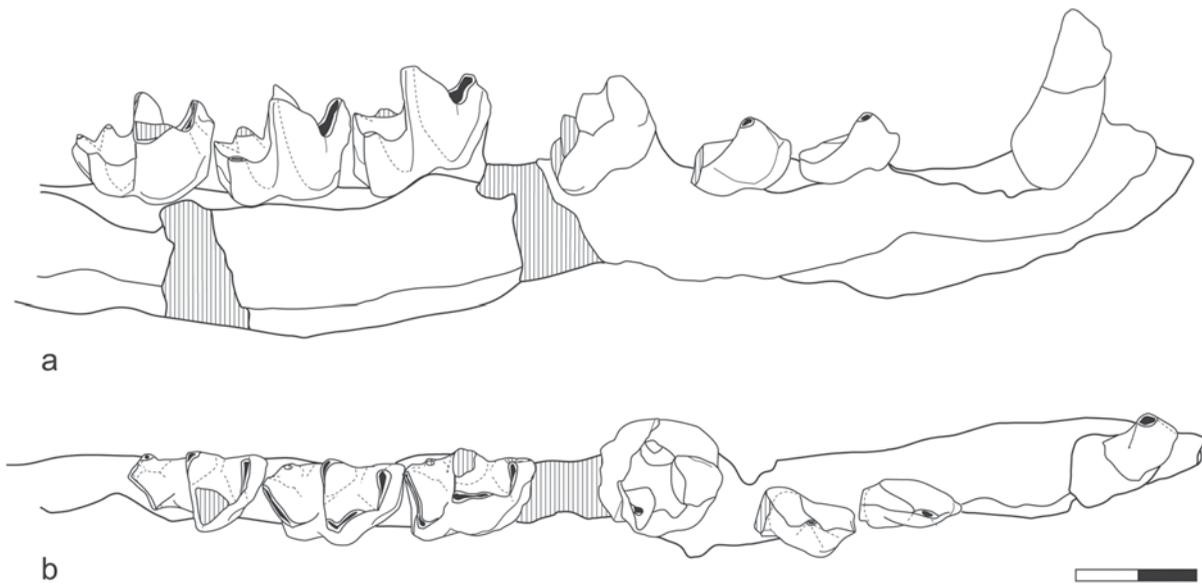


Fig. 1.—*Peratherium cuvieri* (Herpetheriinae, Marsupialia) del Eoceno superior (Headoniense medio, MP 18) de Zambrana (Álava, Región Vasco-Cantábrica). MCNA 11854, fgto. hemimandíbula dch. con el C y las series p2-p3 y m2-m4. a) Vista labial; y b) oclusal. Escala = 2 mm.

Ibérica y la Centroeuropea durante gran parte del Eoceno medio, aunque con intermitentes intercambios faunísticos, y las especiales condiciones paleoecológicas del Área Ibérica occidental, podrían ser las principales causas de la aparición de esta fauna endémica. No obstante, la asociación de artiodáctilos de Zambrana es típicamente europea, lo que hace pensar en la existencia de contactos con el resto de Europa en esta época (Badiola *et al.*, in press).

Zambrana es, hasta la fecha, el único enclave de la Península Ibérica que ha proporcionado una asociación fósil de mamíferos del nivel de referencia MP 18. Su estudio contribuye a un mejor conocimiento paleobiológico de las todavía escasamente conocidas faunas de mamíferos del Eoceno Superior ibérico, previas a los cambios ambientales y bióticos globales acaecidos en torno al límite Eoceno-Oligoceno.

### Paleontología sistemática

Supercohorte: Marsupialia Illiger, 1811

Cohorte: Ameridelphia Szalay, 1982

Orden: Didelphimorphia Gill, 1872 (rango ampliado por Aplin y Archer, 1987)

Familia: «Didelphidae» Gray, 1821

Subfamilia: Herpetheriinae Trouessart, 1879

Género: *Peratherium* Aymard, 1850

Especie tipo: *Peratherium elegans* (Aymard, 1846)

Localidad tipo: Ronzon (Auvernia), Oligoceno Inferior (Sueviense inferior, MP 21).

Especies incluidas: *Peratherium elegans* (Aymard, 1846), *Peratherium cuvieri* (Fischer, 1829), *Peratherium cayluxi* (Filhol, 1873), *Peratherium constans* Teilhard, 1927, *Peratherium antiquum* (Blainville, 1840), *Peratherium bretouense* Crochet, 1979, *Peratherium lavergnense* Crochet, 1979, *Peratherium matronense* Crochet, 1979, *Peratherium monepeliense* Crochet, 1979, *Peratherium perrierense* Crochet, 1979, y *Peratherium sudrei* Crochet, 1979. Distribución: Eoceno Inferior (Neustriense inferior, MP 7) al Mioceno Inferior en Europa Occidental.

Diagnosis (Crochet, 1977a): Didélfidos con dientes dilambdodontos y cúspides esbeltas. Los molares superiores se ensanchan del M1 al M3. La cúspide estilar «B» es la más grande y la «C» está generalmente presente, aunque a veces puede confundirse con la cresta posterior de la cúspide «B». El metacono es más alto que el paracono. Los molares inferiores tienden a alargarse del m1 al m4. El protocónido aumenta de altura hacia los últimos molares. En vista lingual, la cara anterior del metacono es subvertical. El entocónido es cónico y frecuentemente alto. El talónido del m4 es más estrecho que en los molares anteriores, donde la postcrístida puede desaparecer. El hipoconúlido está situado a la misma distancia, tanto del hipocónido, como del entocónido.

Tabla 1.—Dimensiones (en mm) de los dientes inferiores de *Peratherium cuvieri* (Herpetotheriinae, Marsupialia) del Eoceno Superior (Headoniense medio, MP 18) de Zambrana (Álava, Región Vasco-Cantábrica)

		C	p2	p3	m1	m2	m3	m4
MCNA 11853	L		1,65	ca. 1,76	ca. 2,2	2,19	2,18	2,12
	A		0,7	1,02	1,28	1,35	1,39	1,25
MCNA 11854	L	1,17	1,59	—	—	2,22	2,32	2,24
	A	0,88	0,73	1	—	1,39	1,31	1,26

### *Peratherium cuvieri* (Fischer, 1829)

#### Material estudiado

MCNA 11853, fgto. hemimandíbula izq. con el alvéolo del C y la serie p2-m4; MCNA 11854, fgto. hemimandíbula dch. con el C y las series p2-p3 y m2-m4.

#### Dimensiones

Véase tabla 1.

#### Descripción

Las hemimandíbulas estudiadas están bastante deterioradas. Sólo se ha preservado la rama horizontal; ésta parece baja y bastante larga.

El canino es alto y puntiagudo, y se inclina débilmente hacia atrás. La pared externa es convexa y presenta un pequeño tubérculo en la base de la corona (fig. 1).

Los premolares p2 y p3 muestran una talla y morfología similares y están separados entre sí por una corta diastema en uno de los ejemplares (MCNA 11853). Son dientes cortos y presentan una sola cúspide central alta, de la cual descienden dos crestas, anterior y posterior, hasta la base de la corona; la cresta anterior se une con un pequeño tubérculo y la posterior con el cingulo labial (fig. 1).

Los molares m1-m3 muestran unas dimensiones similares, pero el m4 es más corto que el m3 (tabla 1). La longitud y la anchura del trigónido y el talónido son parecidos en los m1-m3, mientras que en el m4, el talónido es más estrecho que el trigónido. En todos los molares se observan tres cúspides esbeltas y puntiagudas, siendo el protocónido la cúspide más alta (fig. 1). En vista lingual, la cara anterior del metacónido es vertical y la cara posterior no está inclinada. El talónido, mucho más bajo que el trigónido, también presenta tres cúspides. El

entocónido es cónico y alto y se encuentra cerca del metacónido. El hipoconúlido es cónico y bastante prominente. El mismo está claramente separado del entocónido por un valle y se encuentra en una posición más labial que el entocónido, acercándose al plano medio-longitudinal del diente, sobre todo en el m3 y m4. En el último molar, el hipoconúlido se encuentra más o menos a la misma distancia que el entocónido e hipocónido. En vista labial, se aprecian cingulos en la parte anterior y posterior de los dientes, los cuales son más débiles en la serie premolar. El hipocónido presenta el mismo desarrollo que el entocónido, y en dientes desgastados se observa una cresta posterior dirigida al hipoconúlido.

#### Discusión

Las dos hemimandíbulas estudiadas se diferencian de los insectívoros por presentar un canino no incisiforme y cuatro molares con un talónido más bajo, donde el hipoconúlido está menos desarrollado. Los fósiles estudiados corresponden a didélfidos europeos de la subfamilia Herpetotheriinae. Dentro de la misma, los ejemplares de Zambrana son atribuibles al género *Peratherium* y se diferencian de *Amphiperatherium* por presentar, 1) un talónido más estrecho en el m4, 2) la cara anterior del metacónido dispuesta más verticalmente en vista lingual, y 3) un hipoconúlido situado en una posición más labial, a la misma distancia del entocónido que del hipocónido, sobre todo en el m4.

Las dimensiones de la dentición de Zambrana son mayores que las de las especies del Eoceno Inferior y Medio *Peratherium costans*, *P. monspeiliense*, *P. matronense*, *P. sudrei* y *P. bretouense*. Los representantes de *P. laverghnense* de las localidades de finales del Eoceno Medio y principios del Eoceno Superior también son más pequeños que los de Zambrana (tabla 2, fig. 2). Sin embargo, los ejemplares de *P. perrierense* y *P. cayluxi* del Eoce-

Tabla 2.—Distribución bioestratigráfica, localidades y principales referencias bibliográficas de las especies de *Peratherium* (Herpetotheriinae, Marsupialia) del Eoceno y principios del Oligoceno europeo

	Localidades		Distribución estratigráfica		Referencias
	E. O.	P. I.	Edad	Nivel de MP	
<i>P. elegans</i>	AUB-1, RAV, RO		Oligoceno inferior	21	Crochet, 1978a, Remy <i>et al.</i> , 1987
<i>P. cuvieri</i>	TBL MON*, ROS 1-4, ESC, COA MOR, ENT, SIN GOU, STE, LDB, LEB-1, GK PE, AUB-2	CÔJ ZAM	Eoceno Superior	20 19 18 17b	Lydekker, 1887 Gervais, 1848-1852, 1859, Bonis, 1964 Crochet, 1969, 1977a, b, 1978a,b, 1979 Presente trabajo Remy <i>et al.</i> , 1987
<i>P. cayluxi</i>	Loc. Idet. de QU*, LDB GOU, LBL		Eoceno Superior	18	Filhol, 1877, Crochet, 1978a, 1979 Hooker <i>et al.</i> , 1995
<i>P. lavergnense</i>	HOO (?), AUB-1 (?) LSC(?), ESC(?) BOU, CLP, PRA, MAL, PE, SOR AUB-2, SAL LAV*, BRT	SOS	Oligoceno Inferior Eoceno Superior	21 19 17b 17a 16	Crusafont, 1967 Crochet, 1978a, 1979, 1988 Remy <i>et al.</i> , 1987 Checa y Casanovas, 1989-1990
<i>P. perrierense</i>	PE*, MAL ECL	SOS	Eoceno Superior Eoceno Medio	17b 16	Crochet, 1978a, 1979 Hooker y Weidmann, 2000
<i>P. bretouense</i>	BRT		Eoceno Medio	16	Hartenberger <i>et al.</i> , 1974 Crochet, 1978a, 1979, 1988
<i>P. sudrei</i>	RB-S*, RB-N, GRI LIV		Eoceno Medio	16 15	Hartenberger <i>et al.</i> , 1968, Sudre, 1969, Garimond <i>et al.</i> , 1975 Crochet, 1978a, 1979
<i>P. matronense</i>	COU, GUI CNB*, AVE, SAP	SC	Eoceno Medio Eoceno Inferior	13-14 10 8+9	Louis, 1966, 1970, Crochet, 1978a Hartenberger <i>et al.</i> , 1969 Peláez-Campomanes <i>et al.</i> , 1989
<i>P. cf. matronense</i>	FOU		Eoceno Inferior	7-8+9	Marandat, 1991
<i>P. monspeliense</i>	GUI*, COU, SCR		Eoceno Inferior	10	Hartenberger <i>et al.</i> , 1968 Sudre, 1969, Garimond <i>et al.</i> , 1975 Crochet, 1978a, 1979
<i>P. cf. monspeliense</i>	FOU, GAS		Eoceno Inferior	7-8+9	Marandat, 1991
<i>P. constans</i>	DOR*, PA, FOR		Eoceno Inferior	7	Godinot <i>et al.</i> , 1987, Aguilar <i>et al.</i> , 1997
<i>P. cf. constans</i>		SIL	Eoceno Inferior	7?	Antunes y Russell, 1981 Estravis, 1992, Aguilar <i>et al.</i> , 1997

El asterisco indica la localidad tipo de cada especie. (E. O. = Europa occidental; P. I. = Península Ibérica)

AUB-1 = Aubrelong-1 (Lot, Midi-Pirineos)	GK = Gösigen-Kanal (Solothurn, Suiza)	RAV = Ravet (Lot, Midi-Pirineos)
AUB-2 = Aubrelong-2 (Lot, Midi-Pirineos)	GOU = Gousnat (Tarn-et-Garonne, Midi-Pirineos)	RB-S = Robiac-Sur (Gard, Languedoc)
AVE = Avenay (Aisne, Picardía)	GRI = Grisolles (Aisne, Picardía)	RB-N = Robiac-Nord (Gard, Languedoc)
BOU = Bouffie (Lot, Midi-Pirineos)	HOO = Hoogbutsel (Brabant, Bélgica)	RO = Ronzon (Haute-Loire)
BRT = Le Bretou (Tarn-et-Garonne, Midi-Pirineos)	LAV = Lavergne (Lot-et-Garonne, Aquitania)	ROS 1-4 = Rosières 1-4 (Lot, Midi-Pirineos)
CNB = Condé-en-Briè (Aisne, Picardía)	LBL = Nivel «Lower Bembrige Limestone» de Headon Hill (Isla de Wight, Inglaterra)	SIN = Sindou D (Lot, Midi-Pirineos)
CLP = Les Clapiès (Lot, Midi-Pirineos)	LCS = Lascours (Gard, Languedoc)	SC = Santa Clara (Zamora, Castilla y León)
COA = Coânac (Lot, Midi-Pirineos)	LDB = La Débruge (Vaucluse, Provenza)	SAB = Sables de Brasles (Marne, Champaña-Ardenas)
CÔJ = Côja (Coimbra, Portugal)	LEB-1 = Lebratières-1 (Lot, Midi-Pirineos)	SAL = Salème (Lot, Midi-Pirineos)
COU = Coloumdres (Hérault, Languedoc)	LIV = Le Livinière (Hérault, Languedoc)	SCR = Saint-Clément-la-Rivière (Hérault, Languedoc)
DOR = Dormaal (Branat, Bélgica)	MAL = Malpérié (Tarn-et-Garonne, Midi-Pirineos)	SOR = Les Sorcières (Lot, Midi-Pirineos)
ECL = Eclépens-Mormont (Vaud, Suiza)	MON = Montmartre (Seine, Isla-de-Francia)	SOS = Sossis (Lleida, Cataluña)
ENT = Enteroches-Mormont (Vaud, Suiza)	MOR = Mormorain (Vaucluse, Provenza)	STE = Sainte Néboule (Lot, Midi-Pirineos)
ESC = Escamps (Tarn-et-Garonne, Midi-Pirineos)	PA = La Palette (Bouches-du-Rhône, Provenza)	SV = Silveirinha (Baixo Mondego, Portugal)
FOR = Fordones (Cobières, Bas-Languedoc)	PE = Perrière (Tarn-et-Garonne, Midi-Pirineos)	TBL = Tabarly (Lot, Midi-Pirineos)
FOU = Fourmes (Minervois, Bas-Languedoc)	PRA = Pradigues (Tarn-et-Garonne, Midi-Pirineos)	ZAM = Zambrana (Álava, País Vasco)
GAS = La Gasque (Minervois, Bas-Languedoc)	QU = «Rellenos de la fisura Quercy» (localidad indet.)	
GUI = Mas de Guimel (Hérault, Languedoc)		

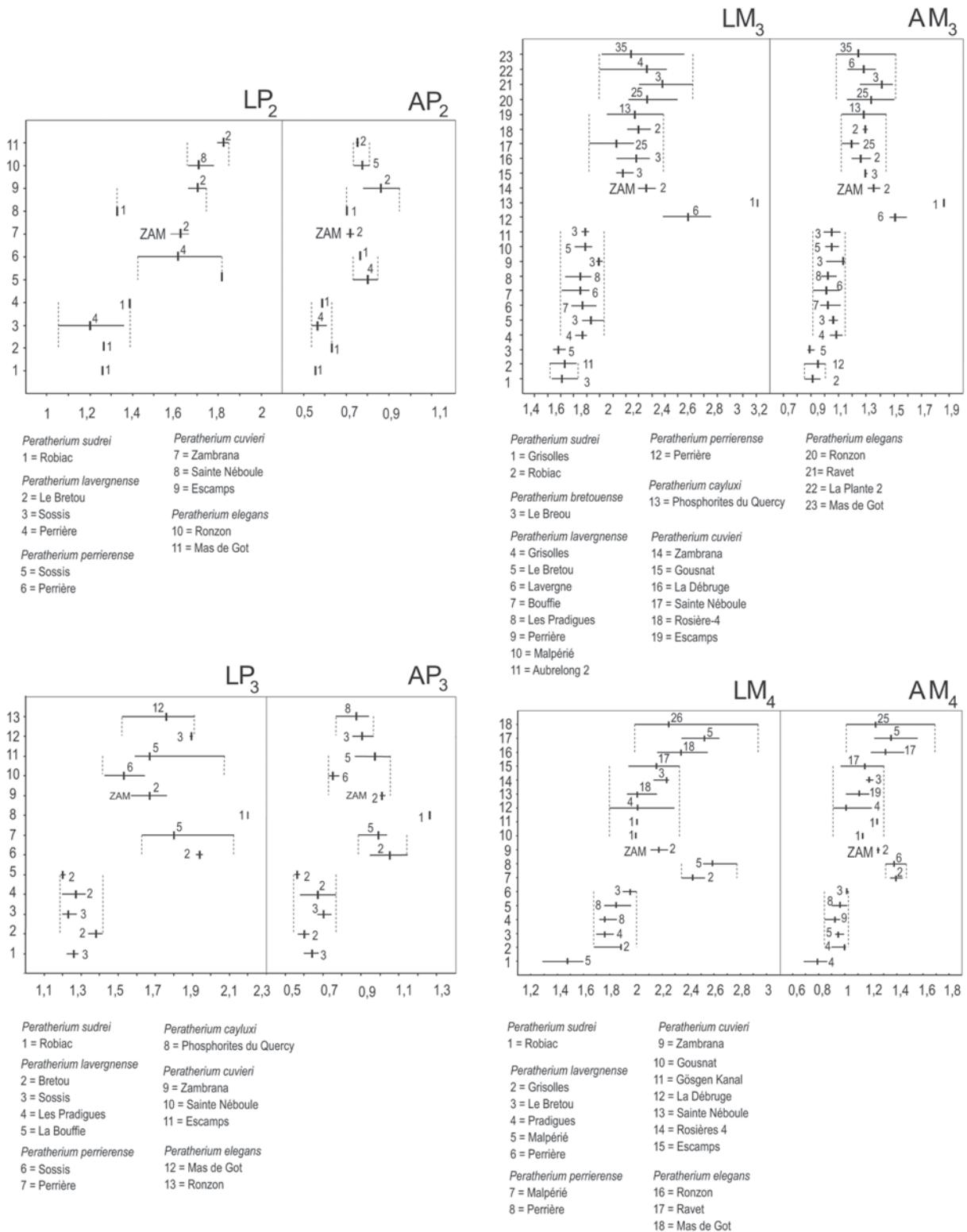


Fig. 2.—Diagramas de dispersión lineal de longitud y anchura del p2, p3, m3 y el m4 de algunas especies de *Peratherium* (Herpetotheriinae, Marsupialia) del Eoceno de Europa. Los segmentos horizontales representan los rangos de variabilidad obtenidos, incluyendo la media (trazo vertical) y el número de ejemplares medidos en cada caso (ZAM = Zambrana). Fuente de datos: Crochet, 1978a.

no Superior son más grandes. En la primera de ellas, la longitud del m3 y el m4 es similar, y el protocónido está situado sobre el mismo nivel transversal que el metacónido en todos los molares (Crochet, 1978a). En cambio, en los ejemplares de Zambrana, el m4 es claramente más corto que el m3, y el protocónido no se encuentra al mismo nivel transversal que el metacónido, sino en una posición anterior a éste. *P. cayluxi* muestra una dentición parecida a *P. perrierense* (Crochet, 1978a). Aunque las dimensiones de los molares de Zambrana son cercanas a las de la especie del Oligoceno Inferior *P. elegans*, los premolares estudiados son más pequeños. La longitud de los molares inferiores en *P. elegans* va incrementándose, mostrando un m4 más largo que el m3. Por el contrario, en Zambrana, las dimensiones de los m1-m3 son similares y el m4 es más corto que el m3.

Las dimensiones de los dientes de Zambrana entran dentro de la variabilidad de *P. cuvieri* y son similares a las de los ejemplares más grandes de dicha especie, que son los de los yacimientos de La Débruge y Escamps (tabla 2, fig. 2). Los premolares, sin embargo, son algo más pequeños que en este último yacimiento. Los ejemplares de La Débruge son similares a los de Escamps, pero más grandes que los de Sainte Néboule, y presentan un m4 claramente más corto que el m3 (Crochet, 1978a), tal y como se observa en Zambrana. Al igual que en *P. cuvieri*, los dientes estudiados presentan un cingulo posterior marcado, sobre todo en los molares, siendo éste más débil en el m4. Las dos hemimandíbulas de Zambrana se asignan, por lo tanto, a *P. cuvieri*.

### Registro fósil de los marsupiales didélfidos del Eoceno de la Península Ibérica

Los marsupiales didélfidos *Peratherium* y *Amphiperatherium* en Europa occidental se conocen desde principios del Eoceno Inferior hasta el Mioceno y están ampliamente distribuidos. Crochet (1978a: págs. 93-184 y 194-280) describe varias líneas evolutivas dentro de ambos géneros. Sin embargo, a partir del Oligoceno Inferior comienzan a declinar progresivamente, debido al cambio climático global (fuerte bajada de la temperatura anual) que aparece al final del Eoceno, con la reducción acusada de áreas boscosas cerradas, y la competencia que pequeños carnívoros placentados pudieron representar.

Los marsupiales son poco frecuentes en los yacimientos del Eoceno ibérico (Antunes *et al.*, 1997, Badiola, 2004). Aunque están presentes desde el inicio hasta el final del Eoceno (tabla 2), en la mayoría de los casos están representados por material poco abundante. Hasta el presente, en diez yacimientos se han recuperado restos asignables a dicho orden. El yacimiento más antiguo que ha proporcionado fósiles de marsupiales didélfidos es el de Silveirinha (Cuenca de Mondego, Portugal) de edad Eoceno Inferior (Neustriense, MP 7). Los ejemplares encontrados han sido descritos como *Peratherium* cf. *constans* (Antunes y Russell, 1981, Estravis, 1992) (tabla 2). Se han encontrado algunos ejemplares en varias localidades del final del Eoceno Inferior (Rhenaniense inferior, MP 10) de la Depresión Surpirenaica (yacimientos de Les Saleres y Laguarres) y de la Cuenca del Ebro (La Coma), pero han sido asignados sin ninguna determinación específica al género *Peratherium* o al orden Marsupialia. Checa y Casanovas (1989-1990) y Antunes *et al.* (1997) consignan las distintas publicaciones que hacen referencia a las faunas de estos últimos yacimientos. Los fósiles del Eoceno Medio provienen de las localidades de Santa Clara (Rhenaniense medio, MP 13-14) y Miñana (Rhenaniense superior, MP 15) (tabla 2). Los ejemplares recuperados en Santa Clara están descritos como *Peratherium matronense* y los de Miñana como *Amphiperatherium* cf. *minimum* (Peláez-Campomanes *et al.*, 1989). En el Eoceno Superior los yacimientos que han suministrado fósiles de marsupiales más completos son Sosis (Depresión Prepirenaica, Subcuenca de la Pobl de Segur), Zambrana (Cuenca de Miranda-Treviño) y Côja (Cuenca de Lousã). Los ejemplares de Sosis fueron atribuidos a las especies *Peratherium laverghnense* y *P. perrierense* (Crochet, 1978a). Estas determinaciones han sido aceptadas en publicaciones posteriores (Russell *et al.*, 1982, Antunes *et al.*, 1997, López-Martínez *et al.*, 1998). El material de Zambrana es la que se describe en este trabajo como *P. cuvieri*, y los fósiles de Côja también se asignan a esta última especie (Antunes, 1967, Antunes *et al.*, 1997). El resto del material del Eoceno Superior proviene del yacimiento de San Cugat de Gavadons (Depresión Prepirenaica, Subcuenca de Moyà; Headoniense superior, MP 19), pero es escaso y está clasificado como *Peratherium* sp. El registro fósil de marsupiales didélfidos del Eoceno en la Península Ibérica es aún escaso para realizar precisiones de tipo biogeográfico y/o evolutivo.

## Conclusiones

Dos hemimandíbulas de marsupiales didélfidos del yacimiento del Eoceno Superior (Headoniense medio, MP 18) de Zambrana (Álava, Región Vasco Cantábrica) han sido descritos en este trabajo como *Peratherium cuvieri* (Herpetotheriinae, «Didelphidae»). En la Península Ibérica este grupo de marsupiales está presente desde el Eoceno Inferior hasta el Eoceno Superior, pero están representados por material escaso y en la mayor parte de los casos las determinaciones no llegan a nivel específico. Los fósiles aquí descritos contribuyen a un incremento en el conocimiento del registro fósil de marsupiales didélfidos de la Península Ibérica.

## AGRADECIMIENTOS

A la doctora D. Soria (*in memoriam*) por su ayuda en el estudio de los marsupiales de Zambrana y a todos los participantes en las campañas de excavación. Este trabajo se ha preparado gracias a las ayudas de las Becas Predoctoral (A. B.) y Posdoctoral (A. B.) del Ministerio de Educación y Ciencia, y del Gobierno Vasco, respectivamente. Los trabajos de campo han sido financiados por los proyectos de investigación BOS2000-1369 y CGL2004-02338/BTE del Ministerio de Educación y Ciencia (Ciencia y Tecnología), y las ayudas de Grupos de Investigación Consolidados de la UPV/EHU y de la Excm. Diputación Foral de Álava, a través del Museo de Ciencias Naturales de Álava de Vitoria-Gasteiz.

## Referencias

- Aguilar, J.-P., Legendre, S. y Michaux, J. (edit.) (1997). Synthèses et tableaux de corrélations. In: *Actes du Congrès Biochrom'97, Mem. Trav. EPHE Inst. Montpellier* (J.-P. Aguilar, S. Legendre y J. Michaux, edit.), 21: 769-805.
- Antunes, M. T. (1967). Dépôts paléogènes de Côja. Nouvelles données sur la Paléontologie et la Stratigraphie / Comparaison avec d'autres formations paléogènes. *Rev. Fac. Cien. Lisboa, C*, 15: 69-111.
- Antunes, M. T. y Russell, D. E. (1981). Le gisement de Silveirinha (Bas de Mondego, Portugal): la plus ancienne faune de Vertébrés éocènes connue en Europe. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 293: 1099-1102.
- Antunes, M. T., Casanovas, M. L., Cuesta, M. A., Checa, Ll., Santafé, J. V. y Agustí, J. (1997). Eocene mammals from Iberian Peninsula. In: *Actes du Congrès Biochrom'97, Mém. Trav. E.P.H.E. Inst. Montpellier*, 21: 337-352.
- Aplin, K. P. y Archer, M. (1987). Recent advances in marsupial systematic with a new syncretic classification. In: *Prossums and Opossums: studies in evolution* (M. Archer, edit.), Surrey Beatty y Sons Pty Limited, en asociación con el Royal Zoological Society of New South Wales, Chipping Norton, NWS, Australia, 15-72.
- Astibia, H., Aramburu, A., Pereda-Suberbiola, X., Murelaga, X., Sesé, C., Cuesta, M. A., Moyà-Solà, S., Baccata, J. I., Badiola, A. y Köhler, M. (2000). Un nouveau gisement à vertébrés continentaux de l'Eocène supérieur de Zambrana (Bassin de Miranda-Treviño, Álava, Pays Basque). *Geobios*, 32: 233-248.
- Aymard, A. (1846). Essai monographique sur un genre nouveau de mammifère fossile trouvé dans la Haute-Loire et nommé Entelodon. *Ann. Soc. Agri. Sci.*, 12: 227-267.
- Aymard, A. (1850). Réponse à M. Robert. *Ann. Soc. Agri. Sci.*, 14: 80-86.
- Badiola, A. (2004). *Estudio paleontológico del yacimiento superior de Zambrana (Álava, Región Vasco-Cantábrica). Paleobiología de Mamíferos e implicaciones biocronológicas*. Tesis Doctoral (inédisita). Fac. de Ciencia y Tecnología. Univ. del País Vasco, 417 págs.
- Badiola, A., Astibia, H., Pereda-Suberbiola, X. y Murelaga, X. (2002a). First record of the genus *Leptolophus* Remy, 1965 (Mammalia, Perissodactyla) in the Late Eocene (Priabonian) of Europe. *Geodiversitas*, 24: 841-848.
- Badiola, A., Cuesta, M. A., Astibia, H., Pereda-Suberbiola, X. y Berreteaga, A. (2002b). Confirmación de la presencia de la subfamilia Anoplotheriinae Bonaparte, 1850 (Anoplotheriidae, Artiodactyla) en la Península Ibérica. *XVIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología (II Congreso Ibérico de Paleontología)*, Salamanca, Libro de Resúmenes, 19.
- Badiola, A., Pereda-Suberbiola, X., Astibia, H., Cuesta, M. A., Berreteaga, A., Elorza, J. y Etxebarria, N. (2005a). An overview of the Taphonomy and Palaeoecology of the Upper Eocene continental vertebrate fossil assemblages from Zambrana (Alava, Basque-Cantabrian Region). *2nd International Meeting Taphos-05, 4ª Reunión de Tafonomía y Fosilización*, Barcelona, Libro de Resúmenes, 95-96.
- Badiola, A., Pereda-Suberbiola, X. y Cuesta, M. A. (2005b). Una nueva especie de *Pachynolophus* (Mammalia, Perissodactyla) de Zambrana (Álava, Región Vasco-Cantábrica). Análisis filogenético de *Pachynolophus* y primera cita en el Eoceno superior de la Península Ibérica. *Geobios*, 38: 1-16.
- Badiola, A., Cuesta, M. A., Checa, Ll., y Quer, R. (2006). New Eocene mammalian fossils from the Iberian Peninsula. *International Meeting Climate and Biota of the Early Paleogene*, Bilbao, volume of Abstracts, 12.
- Badiola, A., Checa, Ll., Cuesta, M. A., Quer, R., Astibia, H. y Hooker, J. J. (en prensa). The role of new Iberian Eocene finds in understanding European Eocene Mammalian Palaeobiogeography. *Geol. Acta*.
- Benton, M. J. (1985). First marsupial fossil from Asia. *Nature*, 318: 313.
- Blainville, H. M. D. (1839-1864). *Osteographie, ou Description Iconographique composée du Squelette et du Système dentaire des Mammifères récents et fossils pour Servir de base à la zoologie ou à la géologie*, 8 vols., París.

- Bonis, L. De (1964). Étude de quelques mammifères du Ludien de La Débruge (Vaucluse). *Ann. Paleontol.*, 50: 121-133.
- Bown, T. M. y Simons, E. L. (1984). First record of marsupials (Metatheria: Polyprotodonta) from the Oligocene in Africa. *Nature*, 308: 447-449.
- Casanovas-Cladellas, M. L. y Santafé-Llopis, J. V. (1991). Los Paleotéridos (Perissodactyla, Mammalia) de Llamaquique (Oviedo, España). En: El yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España) y su contenido paleontológico (M. L. Casanovas, J. V. Santafé y J. Truysols, coords.), *Bol. Cien. Nat. I. D. E. A.*, 41: 101-188.
- Casanovas, M. L. y Moyà-Solà, S. 1992. La sucesión de faunas de mamíferos durante el Paleógeno europeo. En: *Paleontología de vertebrados. Faunas y Filogenia, Aplicación y Sociedad* (H. Astibia, Edit.), Univ. del País Vasco, Servicio Editorial, Bilbao, 187-234.
- Checa, Ll. 1997. Los perisodáctilos (Mammalia, Ungulata) del Eoceno catalán. *Paleont. Evol.*, 30-31: 149-234.
- Checa, Ll. (2004). Revisión del género *Diacodexis* (Artiodactyla, Mammalia) en el Eoceno Inferior del Noreste de España. *Geobios*, 37: 325-335.
- Checa, Ll. y Casanovas, M. L. (1989-1990). El Eoceno Español: los yacimientos y sus faunas. *Paleont. Evol.*, 23: 17-39.
- Checa, Ll. y Colombo, F. (2004). A new Early Palaeotherium (Mammalia, Perissodactyla) from Northeastern Spain. *J. Vert. Pal.*, 24: 507-512.
- Cope, E. D. (1873). Third notice of the extent Vertebrate from the Tertiary of the plains. *Paleont. Bull.*, 16: 1-8.
- Crochet, J.-Y. (1969). Révision du genre *Peratherium* Aymard, 1849 (Marsupialia). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 268: 2038-2041.
- Crochet, J.-Y. (1977a). Les Didelphidae (Marsupicarnivora, Marsupialia) holarctiques tertiaires. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 284: 357-360.
- Crochet, J.-Y. (1977b). Les didelphidés paléocènes holarctiques: historique et tendances évolutives. In: Faunes de Mammifères du Paléogène d'Eurasie, Colloque International du CNRS, Montpellier, *Geobios, Mém. Spec.* 1: 124-134.
- Crochet, J.-Y. (1978a). *Les Marsupiaux du Tertiaire d'Europe*. Tesis Doctoral (inérita). Univ. Sci. Téch. Languedoc, Montpellier, 2 vols., 360 págs.
- Crochet, J.-Y. (1978b). Les Didelphidae (Marsupialia, Mammalia) de Sainte-Néboule, Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, 8: 231-243.
- Crochet, J.-Y. (1979). Diversité systématique des Didelphidae (Marsupialia) européens tertiaires. *Geobios*, 12, 3: 365-378.
- Crochet, J.-Y. (1988). Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Éocène supérieur. III. Marsupiaux, créodontes et fissipèdes. *Palaeontographica*, A, 205: 51-67.
- Crusafont, M. (1967). Sur quelques prosimiens de l'Éocène de la zone préaxiale pyrénéenne et un essai provisoire de reclassification. *Colloque international CNRS*, 163: 611-632.
- Cuesta, M. A. (1991). *Perisodáctilos del Eoceno de la Cuenca del Duero*. Tesis Doctoral (inérita). Fac. de Biología. Univ. de Salamanca, 2 vols., 322 págs.
- Cuesta, M. A. (1999). Las faunas de mamíferos del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y León, España). Síntesis Bioestratigráfica y Biogeográfica. *Rev. Esp. Paleont.*, 14: 203-216.
- Cuesta, M. A. (2003). Mamíferos del Paleógeno de la Cuenca del Duero. En: *Los Vertebrados fósiles en la Historia de la vida. Excavación, estudio y Patrimonio* (E. Jiménez Fuentes y J. Civis Llovera, edit.), Univ. de Salamanca, Salamanca, 197-236.
- Estravis, C. (1992). *Estudo dos mamíferos do Eocénico inferior de Silveirinha (Baixo Mondego)*. Tesis Doctoral. Univ. Nova de Lisboa, 248 págs.
- Filhol, H. (1873). Sur un nouveau genre de lémurien fossile, récemment découvert dans les gisements de phosphate de chaux du Quercy. *C. R. Heb. Seances Acad. Sci. Paris*, 77: 1111-1112.
- Filhol, H. (1877). Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Étude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des Mammifères. *Ann. Sci. Geol.*, 8, 1-340.
- Filhol, H. (1879). Etude des Mammifères fossiles de St Gérard le puy. *Bibl. Ecol. Haut. Etud.*, 19: 1-252.
- Fischer, J. N. (1829). *Synopsis Mammalium*, Stuttgart, 772 págs.
- Garimond, S., Remy, J. A. y Sudre, J. (1975). Nouvelles données sur le renouvellement des faunes de Mammifères à l'Éocène supérieur, d'après les gisements de Fons (Gard). In: Problèmes actuels de Paléontologie (évolution des Vertébrés). *Colloque international CNRS*, Paris, 218: 611-625.
- Gervais, P. (1848-1852). *Zoologie et Paléontologie françaises (animaux vertébrés) ou Nouvelles Recherches sur les Animaux Vivants et Fossiles de la France* (1ª edición), París, 3 vols., 271 págs.
- Gervais, P. (1859). *Zoologie et paléontologie françaises* (2ª edición), 544 págs.
- Gill, T. (1872). Arrangement of the families of the mammals with analytical tables. *Smithsonian miscellaneous Collections*, 11, 230/1: 1-98.
- Gingerich, P. D. y Rose, K. D. (1977). Preliminary report on the American Clark Fork mammalian fauna, and its correlation with similar faunas in Europe and Asia. *Geobios, Mém. spéc.*, 1: 39-45.
- Godinot, M., Crochet, J.-Y., Hartenberger, J. L., Langé-Badre, B. Russell, D. E. y Sigé, B. (1987). Nouvelles données sur les mammifères de Palette (Eocène inférieur, Provence). *Münchner Geowiss. Abh.*, A, 10: 273-288.
- Gray, J. E. (1821). On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Med. Repos.*, 15: 296-310.
- Hartenberger, J. L., Sigé, B. y Sudre, J. (1968). Nouveaux gisements de vertébrés dans l'Éocène continental du Minervois. *C. R. Somm. Soc. Geol. France*, 1: 22-23.
- Hartenberger, J. L., Sigé, B. y Sudre, J. (1969). Les gisements de vertébrés de la région montpelliéraine. 1. - Gisements éocènes. *Bulletin du BRGM*, 2, 1: 7-18.
- Hartenberger, J. L., Sigé, B. y Sudre, J. (1974). La plus ancienne faune de mammifères du Quercy: Le Bretou. *Palaeovertebrata*, 6: 177-196.

- Hooker, J. J. y Weidmann, M. (2000). The Eocene mammal faunas of Mormont, Switzerland. *Schweizerische Paläont. Abh.*, 120: 1-143.
- Hooker, J. J., Collinson, M. E., Van Bergen, P. F., Singer, R. L., De Leeuw, J. W. y Jones, T. P. (1995). Reconstruction of land and freshwater palaeoenvironments near the Eocene-Oligocene boundary, southern England. *J. Geol. Soc. London*, 152: 449-468.
- Illiger, C. (1811). *Prodromus systematis Mammalium et Avium terminis zoographicis utriusque classis, eorumque versione Germanica*, Berlin, 311 págs.
- Iriarte, E., Badiola, A., Hernández, J. M.<sup>a</sup> y Berreteaga, A. (2003). Sedimentología e interpretación paleoambiental de la sucesión con niveles de vertebrados fósiles del Eoceno superior de Zambrana (Cuenca de Miranda-Treviño, Álava). *Geogaceta*, 34: 131-134.
- López-Martínez, N., Civis, J., Casanovas-Cladellas, L. y Daams, R. (edit.) (1998). *Geología y Paleontología del Eoceno de la Poblada de Segur (Lleida)*, Univ. de Lleida, Inst. Estudis Ilerdencs, Lleida, 267 págs.
- Louis, P. (1966). Note sur un nouveau gisement situé à Condé en Brie (Aisne) et renfermant des restes de mammifères de l'Éocène inférieur. *Ann. Sci. Univ. Reims et ARERS*, 4: 108-118.
- Louis, P. (1970). Notre préliminaire sur un gisement de Mammifères de l'Éocène inférieur situé route de Bro-yés à Sézanne (Marne). *Ann. Sci. Univ. Reims et ARERS*, 8: 48-62.
- Lydekker, R. (1887). *Catalogue of the Fossil Mammalia in the British Museum*, 5, 1-345.
- Marandat, B. (1991). Mammifères de l'Ilerdien moyen (Éocène inférieur) des Cobières et du Minervois (Bas-Languedoc, France). Systematique, Biostratigraphie, Correlations. *Palaeovertebrata*, 20: 55-144.
- Matthew, W. D. y Granger, W. (1921). New genera of Paleocene Mammals. *Amer. Mus. Nov.*, 13: 1-7.
- Peláez-Campomanes, P., De la Peña, A. y López-Martínez, N. (1989). Primeras faunas de micromamíferos del Paleógeno de la Cuenca del Duero. *Stud. Geol. Salamant.*, 5: 135-157.
- Reig, O. A., Kirsch, J. A. W. y Marshall, L. G. (1987). Systematic relationships of the living and Neocenoic opossum-like marsupials (suborder Didelphimorphia) with comments on the classification of these and of the Cretaceous and Paleogene New World and European Metatherians. In: *Possums and Opossums* (M. Archer, edit.), Royal Society, New South Wales, Sidney, 1-89.
- Remy, J. A., Crochet Y.-V., Sigé, B., Sudre, J., Bonis L. DÉ, Vianey-Liaud, M., Godinot, M., Hartenberger, J.-L., Langé-Badre, B. y Compte, B. (1987). Biochronologie des phosphorites du Quercy: Mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *Münchner Geowiss. Abh.*, A, 10: 169-188.
- Russell, D. E., Hartenberger, J. L., Pomerol, Ch., Sen, S., Schmidt-Kittler, N. y Vianey-Liaud, M. (1982). Mammals and Stratigraphy: the paleogene of Europe. *Palaeovertebrata, Mem. Extraordinaire*, 1-77.
- Schmidt-Kittler, N. (edit.) (1987). International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene. *Münchner Geowiss. Abh.*, A, 10, 1-311.
- Soria, D. (1990). Marsupiales. In: *Paleontología 3, vol. 1 (Mamíferos, 1ª parte)* (B. Meléndez, edit.). Paraninfo, Madrid, 109-172.
- Sudre, J. (1969). Les gisements de Robiac (Éocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères. *Palaeovertebrata*, 2: 95-156.
- Szalay, F. S. (1982). A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. In: *Carnivorous Marsupials, Royal Zoological Society of New South Wales* (M. Archer, edit.), Sydney, 621-640.
- Teilhard de Chardin, P. (1927). Les mammifères de l'Éocène inférieur de la Belgique. *Mem. Mus. R. Hist. Nat. Belgique*, 36: 1-33.
- Trouessart, E. L. (1879). Catalogue des mammifères vivants et fossiles. Insectivores. *Rev. Mag. Zool.*, París, 3, 7: 219-285.

Recibido el 9 de octubre de 2006  
Aceptado el 16 de noviembre de 2006