

Palaeomerycidae (Artiodactyla, Mammalia) de La Barranca (Zaragoza, España) y La Grive-Saint-Alban (Isère, Francia). Palaeomerycidae y cambios climáticos durante el Aragoniense en la Península Ibérica

H. Astibia¹, J. Morales²

RESUMEN

Se describen restos fósiles correspondientes a rumiantes de la familia Palaeomerycidae de los yacimientos del Aragoniense superior de La Barranca (Zaragoza, España) y de La Grive-Saint-Alban (Isère, Francia). Las piezas más notables son sendos osiconos frontales, que presentan una morfología parecida a la de *Ampelomeryx ginsburgi*, difiriendo en la distinta orientación de la región apical. La dentición es similar morfológica y biométricamente a la de *Ampelomeryx magnus* del yacimiento Aragoniense superior de Sansan (Francia). En este trabajo se apunta la hipótesis de la existencia en las cuencas centrales de la Península Ibérica de tres conjuntos diferenciados de Palaeomerycidae, cuya sucesión se relaciona con la evolución paleoclimática que sufrió dicha área geográfica durante el Aragoniense.

Palabras clave: Palaeomerycidae, Aragonense, Península Ibérica, Francia, cambios climáticos.

ABSTRACT

We describe a sample of cranial appendages and isolated dentition of the Palaeomerycids ruminants from the Upper Aragonian localities of La Barranca (Zaragoza, Spain) and La Grive-Saint-Alban (Isère, France). The most characteristic fossils are two frontal protuberances which are morphologically close to those of *Ampelomeryx ginsburgi* although differing on the orientation of the ossicone apex. The dentition is comparable in size and morphology to that of *Ampelomeryx magnus* from Sansan (France). During the Aragonian in the Central Iberian Basins three different and successive Palaeomerycids assemblages are recognized. This succession could be correlated with the paleoclimatic pattern observed in the same area.

Key words: Palaeomerycidae, Aragonian, Iberian Peninsula, France, climate changes.

Introducción

La familia Palaeomerycidae constituye un conjunto euroasiático de rumiantes Pécora caracterizado por la posesión en los machos adultos de apéndices supraorbitarios epifisarios, de tipo osicono y una protuberancia o apéndice occipital apofisaria bifurcada (Morales and Soria, 1985; Astibia and Morales, 1987; Duranthon *et al.*, 1995, Sánchez y Azanza, 2000). Su dentición, braquiodonta, con pliegue pale-

omerícido y caninos en daga, es bastante homogénea, pero la morfología de los apéndices craneales varía entre los distintos géneros y especies. Parece que la mayor diversidad del grupo se dio durante el Aragoniense inferior y medio, constituyendo una parte significativa de la asociación faunística de mamíferos de esta época. Los últimos paleomerícidos se extinguen en el Vallesiense (Tobien, 1961; Astibia, 1987).

Poco conocemos de los paleomerícidos más tardíos. En este trabajo se describen varios fósiles de

¹ Universidad del País Vasco/EHU, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Apartado de correos 644. 48080 Bilbao. E-mail: humberto.astibia@ehu.es.

² Museo Nacional de Ciencias Naturales, Departamento de Paleobiología, José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid. E-mail: mcnm166@mncn.csic.es.

los Palaeomerycidae del Aragoniense superior del yacimiento de La Barranca (MN6) (Zaragoza, Aragón, España) y de la clásica localidad de La Grive-Saint-Alban (MN7) (Isère, Occitania, Francia). Estos materiales, escasos pero bastante representativos, aportan importantes datos al conocimiento de la evolución de estos rumiantes, probablemente ya en tiempos de declive de la familia, proceso paralelo a la creciente diversidad, en los ecosistemas europeos de la época, de otros grupos de Pécora, tales como cérvidos, bóvidos y jiráfidos.

Además, los fósiles del yacimiento de La Barranca contribuyen a perfilar la hipótesis de la existencia de tres faunas diferentes de paleomerícidos en la Península Ibérica, cuya distribución espacio-temporal pudo estar condicionada por la evolución climática de dicha área geográfica, desde el Mioceno inferior hasta los tiempos vallesienses.

Paleontología Sistemática

Orden Artiodactyla Owen, 1848

Familia Palaeomerycidae Lydekker, 1883

Género Ampelomeryx Duranthon, Moyà, Astibia y Köhler, 1995

cf. Ampelomeryx («Palaeomeryx») magnus (Lartet, 1851)

Material estudiado

MNCNLBa, apéndice supraorbitario (osicono) derecho; MNCNLBb, serie P4/-M1/ derecha; MNCNLBc, M3/ derecho; MNCNLBd, fragmento de P/3 (?) derecho; MNCNLBe, fragmento mandibular con serie M/2-M/3 derecha. Material depositado provisionalmente en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid.

Edad y localización

Aragoniense superior (MN6, Biozona G) del yacimiento de La Barranca (Cuenca de Calatayud-Teruel, Zaragoza, España).

Descripción (fig. 1., lám. 1, tabla 1)

MNCNLBa es un apéndice supraorbitario (osicono) derecho, de aspecto robusto. Su sección basal es subtriangular alargada. Las secciones apicales son también subtriangulares, aunque mucho más comprimidas anteroposteriormente. La región apical se

desarrolla en sentido (postero)externo, torsionándose algo en sentido levógiro y curvándose ligeramente hacia abajo. Una fuerte quilla con grandes tubérculos elongados y orientados hacia dentro recorre el osicono desde el extremo anterior hasta casi la punta. El extremo apical es romo. Internamente, la región basal es esponjosa y está neummatizada. La superficie del osicono es rugosa, con alguna que otra protuberancia en las dos aristas opuestas a la quilla anterior. Presenta, además, gran número de pequeños forámenes y surcos vasculares. Sus dimensiones son: longitud máxima = 140 mm; diámetro anteroposterior en la base = 78 mm; diámetro transversal en la base = 33 mm.

Como en otros paleomerícidos, la dentición yugal de La Barranca es braquiodonta, con cúspides selenodontas de base ancha, imbricadas e independientes entre sí, esmalte rugoso y fuertes relieves marginales.

El P4/ es un diente de contorno oclusal subtriangular, lingualmente redondeado. El estilo anterior (parastilo) y la costilla o pilar del cono labial (paracono) son muy fuertes; la última replegada hacia adelante. La crista (cresta) posterolabial presenta un esbozo de bifurcación interna, que viene a unirse con un pliegue del cono lingual muy desarrollado (crista posterolingual bifurcada, como en Sansan). Un neto cíngulo recorre el borde lingual del diente.

El M1/ tiene un contorno oclusal trapezoidal. El paracono es de aspecto bunodontoide, con un fuerte pilar o costilla plegada hacia adelante. El parastilo y el mesostilo son también muy fuertes. Entre el mesostilo y el metastilo hay un neto cíngulo labial. La unión entre el protocono y el metacónulo es compleja, con un pequeño tubérculo alargado que, con el desgaste, contacta primero con la premetaconulocrista y, en estados más avanzados de uso, también puede llegar a unirse con la postprotocrista. La postmetaconulocrista también presenta un pequeño espolón en la foseta posterior. Hay un fuerte cíngulo lingual, tendiendo a diferenciarse en el mismo un pequeño entostilo. El M3/ se distingue del M1/ por el menor tamaño relativo del metacónulo, la mayor concavidad externa del metacono (menor desarrollo labial de éste) y el menor desarrollo y diferente orientación —hacia el metacónulo— de la postprotocrista.

El fragmento de premolar inferior (P/3 ?) tiene estilido y cónido anteriores, este último poco desarrollado. No hay cíngulo anterior. Conserva la crístita anterolabial y parte de un alto cónido mesolabial.

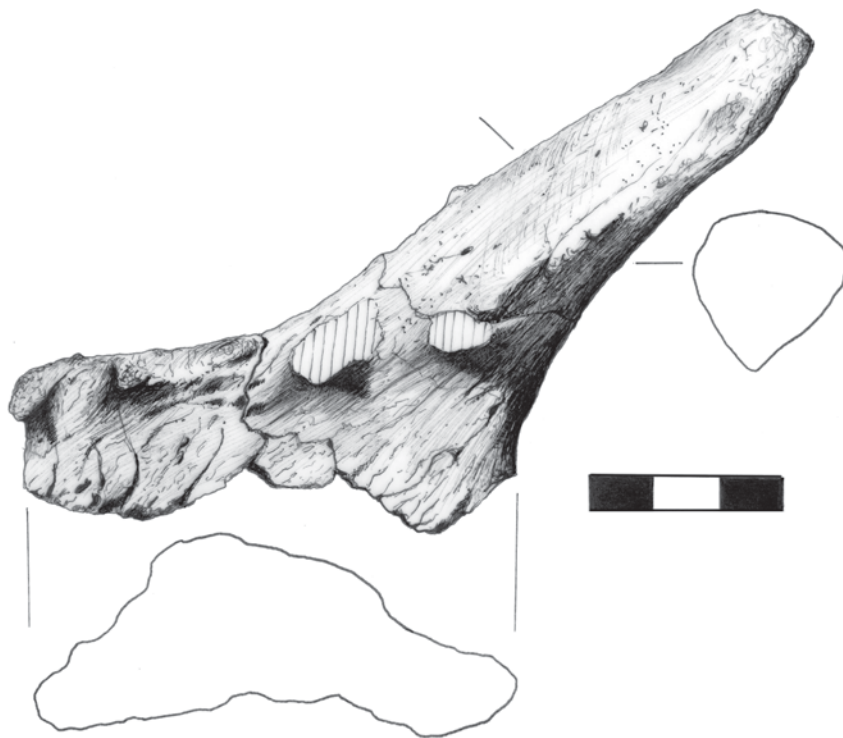


Fig. 1.—Cf. *Ampelomeryx* («*Palaeomeryx*») *magnus* del Aragoniense superior (MN6, biozona G) del yacimiento de La Barranca (Zaragoza, España). Osicono derecho (MNCNLBa), en vista medial. (Escala en cm).

Los molares inferiores presentan cúspides muy imbricadas e independientes entre sí, aunque la postprotocrístida y la preentocrístida contactan en estados incipientes de desgaste. La braquiodoncia de los cónidos se combina con su abombamiento basal. Poseen fuertes costillas linguales —sobre todo la del metacónido—, metastílido, pliegue paleomerícido y ectostílido. Hay un fuerte cingulo anterior, que se esboza incluso por la base labial de los dientes. La posprotocrístida y la posthipocrístida presentan una pequeña bifurcación o espolón que contacta en las fosetas anterior y posterior (medial en el M/3) con la pared interna del protocónido y entocónido. El hipoconúlido y la foseta posterior del M/3 están bien desarrollados. Hay un estílido labial entre el segundo y el tercer lóbulo del diente.

Comparaciones

El osicono de La Barranca es parecido a las piezas homólogas de *Ampelomeryx ginsburgi* Duranthon, Moyà-Solà, Astibia y Köhler, 1995 de los yacimientos del Mioceno inferior-medio (MN4) de

Els Casots y Montréal du Gers (Duranthon *et al.*, 1995). A esta última especie podrían también asignarse los fósiles de paleomerícido del yacimiento francés de Artenay. Entre los fósiles de este último yacimiento, conservados en el Muséum national d'Histoire naturelle de París, hay dos osiconos completos y un fragmento apical de un tercero, descritos y figurados por Ginsburg y Heintz (1966) y Astibia y Morales (1987), bastante similares a los del holotipo de *A. ginsburgi*.

Sin embargo, el osicono de La Barranca difiere de los anteriores en su mayor talla, en el mayor desarrollo de la quilla anterior y, sobre todo, en la diferente orientación de la mitad apical; dado que en éste la punta se dirige hacia atrás, torsionándose ligeramente hacia abajo, en tanto que en los primeros el extremo apical está ligeramente curvado hacia arriba. Una orientación similar al osicono de La Barranca presenta un apéndice frontal (Lg 2591) proveniente de La-Grive-Saint-Alban (MN7-8) que se conserva en el Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon y que es descrito más adelante en este trabajo.

Respecto a la dentición, salvando las diferencias de talla, la morfología de las piezas de La Barranca

Tabla 1.—Dimensiones en milímetros de la dentición de cf. *Ampelomeryx* («*Palaeomeryx*») *magnus* de los yacimientos de La Barranca (Zaragoza, España) (Aragoniense superior, MN6, biozona G) y La Grive-Saint-Alban (Isère, Francia) (Astaraciense, MN7)

		La Barranca	La Grive-Saint-Alban					
D4/	L		18,8					
	A		21					
P3/	L		19					
	A		16					
P4/	L	17						
	A	21						
M1/*	L	22,5	21,8	23				
	A	26,5	27,5	26,2				
M2/*	L		27,6					
	A		(31,3)					
M3/*	L	(21,5)	24,6	23	29,2			
	A	25,2	30	28	31,2			
D/3	L		18					
	A		8,9					
D/4	L		25,9	25,7				
	A		13,3	14,3				
P/2	L		16,8					
	A		9,3					
P/3*	L		19,8					
	A		12,6					
P/4	L		21,6	21				
	A		14,3	14				
M/1,2	L		22,3	21,3	21,7	23	24,6	20,5
	A		16,8	17,6	18,8	20	20	17,2
M/2	L	23,8	28,1					
	A	17,8	21,3					
M/3	L	38,4	36,4					
	A	18,3	17,9					

L = longitud máxima, A = anchura máxima. El asterisco indica dudas respecto a la ubicación de la pieza en el caso de La Grive-Saint-Alban. Las cifras entre paréntesis son dimensiones aproximadas al estar deteriorada la pieza.

es similar a las de *A. ginsburgi*, resultando idéntica biométrica y morfológicamente a la del «*Palaeomeryx magnus*» del yacimiento aquitano de Sansan (MN6) (Lartet, 1851; Filhol, 1891; Astibia, en prensa), forma de la que se dispone de una notable colección de elementos dentarios y postcraneales pero, a excepción de un pequeño fragmento, de ningún apéndice craneal.

cf. *Ampelomeryx* («*Palaeomeryx*») *magnus* (Lartet, 1851)

1887 «*Dremotherium eminens*» - Depéret.
1892 *Palaeomeryx magnus*. - Depéret.
1899 *Palaeomeryx magnus*. - Gaillard.
1971 *Palaeomeryx eminens*. - Guerin y Mein.
1999 *Palaeomeryx eminens* - Ginsburg.

Material estudiado

LG 2591, apéndice supraorbitario (osicono) izquierdo; LGr 3089, D4/ derecho; LGr 3088, P2/ izquierdo; LGr 2633, LGr 3091; M1/? derechos; LGr 2627, M2/? izquierdo; LGr 2628, M3/? derecho; LGr 3090 M3/? izquierdo; LGr 2666, D/3 izquierdo; LGr 2667 D/4 izquierdo; LGr 2668, D/4 derecho; LGr 2671, P/2 izquierdo; LGr 2670, P/4 izquierdo; LGr 3036, LGr 3085 P/4 derechos; LGr 2675, LGr 3084, LGr 308?, M/1? derechos; LGr 2672, M/1,2 izquierdo; LGr 2674 M/1,2 derecho; LGr 2676 M/2 izquierdo; LGr 2673 M/3 izquierdo; 4 extremos distales de radio; 2 magnotrapezoides; 3 semilunares; 2 piramidales; 2 unciformes; 3 cabezas articulares de metápodo; 5 astrágalos; 4 falanges I; 3 falanges II; 4 falanges III. Material depositado en el Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon. La mayor parte corresponde a la Colección Viret.

Edad y localización

Aragoniense superior (MN7-8) del yacimiento de La Grive-Saint-Alban (Isère, Francia).

Descripción (figs. 2 y 3., lám. 1, tablas 1 y 2)

Lg 2591 es un apéndice supraorbitario (osicono) izquierdo, de contorno lateral subtriangular, curvado posteriormente. La región apical está algo torsionada, con la punta dirigida ligeramente hacia abajo. Las secciones transversales (perpendiculares al plano sagital) son entre subtriangulares y redondeadas, algo afiladas anteriormente, debido a la existencia de una arista poco marcada. Esta última se transforma (limita) en el tercio superior del osicono en una verrugosidad, no muy fuerte pero neta, y en la base del mismo posee un fuerte tubérculo, ligeramente curvado hacia adentro. La base del osicono está pneumatizada y presenta la estructura cavernosa de las superficies de sutura. Su superficie es finamente rugosa, con gran número de pequeños forámenes, sobre todo en la zona basal de la superficie externa, y surcos vasculares. Sus dimensiones aproximadas son: longitud máxima = 90 mm; diámetro anteroposterior en la base = 48 mm; diámetro transversal en la base = 27 mm.



Fig. 2.—Cf. *Ampelomeryx* («*Palaeomeryx*») *magnus* del Aragoniense superior (Astaraciense, MN7) del yacimiento de La Grive-Saint-Alban (Isère, Francia). Osicono izquierdo (LG 2591), en vista medial. (Escala en cm).

El P2/ es de contorno oclusal subtriangular, alargado anteroposteriormente y lingualmente redondeado. El estilo anterior y la costilla del cono labial son muy fuertes; la última replegada hacia delante.

Los molares superiores son de contorno trapezoidal, más anchos anteriormente. El paracono tiene aspecto bunodontoide. Los relieves labiales, sobre todo la costilla del paracono, el parastilo y el mesostilo son muy fuertes, aunque su desarrollo es variable. La unión de la postprotocrista y la premetaconulocrista puede ser compleja, desarrollándose un pequeño tubérculo entre ambas estructuras. Hay cíngulos, sobre todo en la base del metacono y en la cara lingual de los molares, tendiendo a diferenciarse un pequeño entostilo. El M3/ parece distinguirse del M1/ por el menor tamaño relativo del metacónulo, la mayor concavidad esterna del metacono y el menor desarrollo y diferente orientación de la postprotocrista.

El P2 es de morfología simple. La cúspide dominante es el cónido mesolabial. No tiene cónido anterior y el cónido posterolingual está poco desarrollado.

Los P4 exhiben un grado variable, aunque bastante fuerte de molarización, sobre todo en el lóbulo posterior del diente. En Lgr 3036 y Lgr 3685 el cónido mesolingual está además muy desarrollado,

cerrando la crístida anterolingual el valle anterior del diente. Sólo presentan esbozos de cíngulos anterior y posteroexterno. No hay «ectostílido».

En los molares inferiores las cúspides están muy imbricadas. Presentan un abombamiento basal y fuertes costillas linguales —sobre todo la del metacónido—, metastílido, pliegue paleomerícido y ectostílido. Hay cíngulos anterior y posterior bien marcados. El M3/ tiene el tercer lóbulo cerrado lingualmente y su contorno es redondeado.

En el esqueleto postcranial la extremidad distal del radio posee las facetas articulares y el surco para el tendón extensor bien marcadas. Las segundas falanges tienen plataforma postarticular. Las terceras falanges poseen un proceso extensor bastante desarrollado, aunque no tanto como en los bóvidos.

Comparaciones

Como en el paleomerícido de La Barranca, el osicono frontal de la Grive-Saint-Alban es parecido a los conocidos de *Ampelomeryx ginsburgi* de los yacimientos de Els Casots y Montréal du Gers (Duranthon *et al.*, 1995) o al determinado como «*Palaeomeryx kaupi*» del yacimiento de Artenay

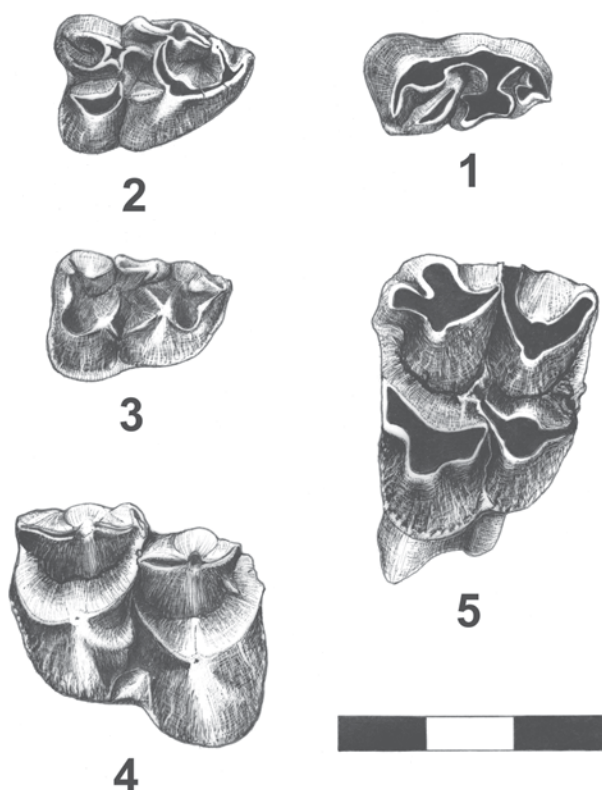


Fig. 3.—cf. *Ampelomeryx* («*Palaeomeryx*») *magnus* del Aragoniense superior (Astaraciense, MN7) del yacimiento de La Grive-Saint-Alban (Isère, Francia). 1. P/4 (P/3?) izquierdo (LGr 2670). 2. P/4 derecho (LGr 3036). 3. P/4 derecho (LGr 3085). 4. M/2 izquierdo (LGr 2676). 5. M/2 izquierdo (LGr 2627). (Todos los dibujos están en vista oclusal. Escala en cm).

(Ginsburg y Heintz, 1966; Astibia y Morales, 1987). Su aspecto es algo más grácil y con menor desarrollo de protuberancias (tubérculos) que el del yacimiento de la Barranca pero, como en este último, la punta también se dirige hacia atrás, torsionándose ligeramente hacia abajo, en tanto que en *A. ginsburgi* o en el osicono de Artenay el extremo apical se curva hacia arriba.

En cuanto a la dentición, su morfología es similar a la de los paleomerícidos de yacimientos clásicos europeos como Artenay (MN4), Sansan (MN6) o Steinheim (MN7) asignados tradicionalmente al género *Palaeomeryx* (*P. kaupi*, *P. magnus* y *P. eminens* respectivamente) (Fraas, 1870; Filhol, 1891; Mayet, 1908; Astibia, en prensa).

El grado de molarización del P/4 parece mayor que en Sansan, pero no tanto como en el paleomerícido de Steinheim. La talla viene a acomodarse más o menos en el intervalo biométrico de los fósiles de Sansan, pero presenta una variabilidad

considerable. Así el M/3 Lgr 2673 resulta claramente pequeño para el M/2 Lgr 2676, de tal manera que algunos de los molares que hemos considerado como M/1 podrían ser M/2 de una forma más pequeña.

La muestra de esqueleto postcraneal estudiada es escasa. Su morfología es similar a la de *Ampelomeryx ginsburgi* o la de otros paleomerícidos asignados tradicionalmente al género *Palaeomeryx*. En un trabajo anterior (Astibia y Morales, 1987) se establecían diferencias entre el esqueleto postcraneal de *Palaeomeryx* y el de *Tauromeryx* (*Tricromeryx*) *turiasonensis* del yacimiento de Tarazona de Aragón (MN5), diferencias que pueden constatarse igualmente en la colección de La Grive-Saint-Alban. Los escafoides y semilunares de La Grive son proporcionalmente más altos, con relieves articulares más acusados. En el semilunar el proceso posteromedial de la cara proximal es menos fuerte que en *Tauromeryx*. El magnotrapezoide es más alto y estrecho y en el unciforme, al contrario que en *Tauromeryx*, la faceta para el piramidal es más ancha que la del semilunar. Los astrágalos de La Grive son más elongados.

Al igual que ocurre con la dentición, la muestra de esqueleto postcraneal de La Grive puede considerarse homogénea desde un punto de vista morfológico, pero no así desde el biométrico, existiendo una notable diferencia y graduación de tallas entre piezas homólogas. En un inventario interno de fósiles de este yacimiento para las colecciones del Museo de Historia Natural de Lyon, Viret atribuye las piezas mayores a *P. magnus* y *P. bojani*, en tanto que las más pequeñas las asigna a *P. kaupi*.

Estas diferencias de talla podrían deberse al dimorfismo sexual, a la coexistencia de más de una especie o a la mezcla de fósiles de distintos niveles en el yacimiento. Este yacimiento es de origen cárstico y Guerin y Mein (1971) diferencian en el mismo al menos tres niveles: un nivel antiguo (Carrière Peyre et Beau), según ellos ligeramente más antiguo que Sansan, el nivel clásico (Carrière Milliat; M, carrière Lechartier, L 7) y un nivel superior (Carrière Lechartier, L3 y L5), según estos autores próximo en edad a Anwill y Giggenhausen y más bajo que el yacimiento catalán de Can Llobateres. Igualmente, Mein y Ginsburg (2002) indican que las fisuras cársticas de La Grive-Saint-Alban no son todas de la misma edad. Peyre et Beau, J. Milliat, CD 24 y L7 serían de edad MN7; en tanto que parte de Peyre et Beau, L3, y L5 lo serían de la MN8.

Tabla 2.—Dimensiones en milímetros de algunos huesos postcraneales de cf. *Ampelomeryx* («*Palaeomeryx*») *magnus* del yacimiento de La Grive-Saint-Alban (Isère, Francia) (Astaraciense, MN7)

Radio (extremidad distal)	DAP	42,8	37,5	39	32,6
	DT	69,4	(56,8)	57,8	50
Semilunar	DAP	31	27	24	
	DT posterior	24,5	(17,5)	18,2	
Magnotrapezoide	DAP	33,8	27,2		
	DT anterior	30	22,4		
Unciforme	DAP	24	31		
	DT posterior	20,8	24,1		
Astrágalo	L	68,6	(56,7)	55,6	50,5
	DT	(41)	(37,8)	34,3	30 (41,2)
Metápodos (poleas distales)	DAP	36,1	25	(34)	
	DT	30,4	18,5	(25,2)	
Primera falange	L	60,4	59,3	51	46
	DT proximal	25,6	27	24,1	19,8
Segunda falange	L	46,8	39,3	34,6	
	DT proximal	30	23,1	21,4	
Tercera falange	L	62,1	50,2	46,6	
	DT	29	21	20,9	

L = longitud máxima, DAP = diámetro antero-posterior, DT = diámetro transversal. Las cifras entre paréntesis son dimensiones aproximadas al estar deteriorada la pieza.

Asignación genérica y específica de los fósiles de La Barranca y La Grive-Saint-Alban

El estatus y contenido de la familia Paleomerycidae ha variado notablemente desde la creación de la familia por Lydekker (1883). Un hecho destacable en su conocimiento en la pasada década fue el descubrimiento en los yacimientos del Mioceno inferior-medio de Montréal-du-Gers (Gascuña) y Els Casots (Catalunya) de numerosos fósiles, incluidos cráneos completos de estos rumiantes (Duranthon *et al.*, 1995). Algunos de estos cráneos —presuntamente los correspondientes a machos adultos— estaban provistos de osiconos supraorbitarios y una gran protuberancia occipital bifurcada. Su dentición y el esqueleto postcraneal eran similares a los de la especie tipo *Palaeomeryx kaupi* von Meyer, 1834.

La notable estabilidad morfológica de la dentición de los paleomerícidos y la ausencia en la colección de la localidad tipo de Georgengsmünd, de fósiles de apéndices craneales, cuya diferente morfología constituye el principal elemento diagnóstico de los géne-

ros de la familia, llevaron a Duranthon *et al.* (1995) a considerar la especie tipo, *Palaeomeryx kaupi*, como *species inquirenda* y a crear el género *Ampelomeryx* Duranthon, Moyà-Solà, Astibia y Köhler, 1995 (especie tipo *A. ginsburgi*) para los nuevos materiales. El género *Palaeomeryx* se mantendría sólo para la especie *Palaeomeryx kaupi* y referida al material de la localidad tipo Georgengsmünd. El nombre de la familia también se mantendría, dada su larga tradición de uso por los distintos autores.

Resultan manifiestas las diferencias entre *Ampelomeryx* y los géneros ibéricos *Triceromeryx* Villalta, Crusafont y Lavocat, 1946 y *Tauromeryx* Astibia, Morales y Moyà, 1998. Estos últimos tienen una dentición con resaltes marginales más suaves y, sobre todo en el caso de *Tauromeryx*, algo menos braquiodonta, con premolares superiores más cortos y triangulares. En *Triceromeryx* y *Tauromeryx* el apéndice occipital es más comprimido lateralmente, con puntas relativamente cortas de sección subcircular, en tanto que en *Ampelomeryx* las puntas presentan secciones basales en forma de T. Entre *Triceromeryx* y *Tauromeryx* la fundamentación de su diferenciación genérica es menos consistente. En *Tauromeryx* los osiconos frontales son esbeltos, puntiagudos y desprovistos de verrugosidades. El apéndice occipital de *Tauromeryx* es más comprimido dorsoventralmente, con puntas menos desarrolladas que en *Triceromeryx*. Su esqueleto postcraneal es proporcionalmente más robusto (Astibia *et al.*, 1998).

En la línea de lo ya apuntado por Duranthon *et al.* (1995), el paleomerícido de Sansan, clasificado inicialmente como *Paleomeryx magnus* Lartet, 1851 podría clasificarse como *Ampelomeryx magnus* (Lartet, 1851), dado que, por un lado, su dentición y esqueleto postcraneal no difieren sustancialmente de *Paleomeryx kaupi* y de *A. ginsburgi* pero, a su vez y a diferencia de estas especies, es notablemente más grande, con series premolares proporcionalmente más cortas y P/4 más molarizado (Astibia, en prensa).

Ginsburg (1999) sinonimiza las especies *Palaeomeryx magnus* Lartet, 1851 y *Palaeomeryx eminens* Meyer, 1847. El material tipo de esta última especie proviene del yacimiento alemán de Oehningen (MN7) y está pendiente de revisión. Von Meyer (1852) figura una hemimandíbula del paleomerícido de Oehningen que presenta un P/4 muy molariforme. Varios moldes de la dentición del «*Palaeomeryx*» *eminens* de Steinheim (MN7), conservados en el Muséum national d'Histoire naturelle de París muestran un grado de molarización de los premola-

res inferiores mayor que en los de Sansan e incluso La Grive-Saint-Alban. Esta diferencia podría fundamentar provisionalmente la validez de las dos especies arriba mencionadas.

En función de la morfología de los osiconos, de la dentición y de su esqueleto postcraneal, los paleomerícidos de La Barranca y La Grive-Saint-Alban también se podrían clasificar provisionalmente como *Ampelomeryx magnus*, en espera de conocer la morfología de los apéndices craneales y especialmente la del apéndice occipital, tanto de Sansan como de la Barranca, para poder discutir sobre la atribución genérica y específica de unos y otros materiales.

Recientes hallazgos en el área de Madrid vienen a confirmar, de todas formas, la notable variabilidad morfológica de los apéndices supraorbitarios de los paleomerícidos, pudiendo ser incluso en un mismo individuo marcadamente diferentes. Esta variabilidad ya podía suponerse a juzgar, por ejemplo, por los diferentes osiconos atribuidos a *Tauromeryx*, donde unos pueden ser bastante rectos y otros más curvados (Astibia y Morales, 1987, Astibia *et al.*, 1998). Algo similar también puede observarse en los modernos jiráfidos. Este hecho podría cuestionar el valor taxonómico de la morfología de los apéndices supraorbitarios en la sistemática de los Palaeomerycidae, en favor del valor de la diferente construcción de las protuberancias occipitales, siendo este criterio uno de los más apropiados a la hora de abordar la sistemática de la familia.

Palaeomerycidae y evolución paleoclimática en la Península Ibérica durante el Aragoniense

El análisis de la distribución espacio-temporal de las faunas de paleomerícidos a lo largo del Aragoniense en la Península Ibérica permite plantear la hipótesis de la existencia de tres conjuntos diferenciados que vienen en parte a sucederse en el tiempo, aunque con una desigual distribución biogeográfica.

El primer conjunto corresponde al Aragoniense inferior (MN4, biozonas B/C) y la especie característica sería *Ampelomeryx ginsburgi*, definida en el yacimiento catalán de Els Casots (Duranthon *et al.*, 1995), paleomerícido de talla media, con dentición muy braquiódonta y apéndice occipital grande y comprimido dorsoventralmente. Otras localidades de la Cuenca del Vallés-Penedés como Can Juliá y Sant Mamet (Crusafont *et al.*, 1955) o Buñol, en Valencia (Belinchón, 1987), han suministrado algu-

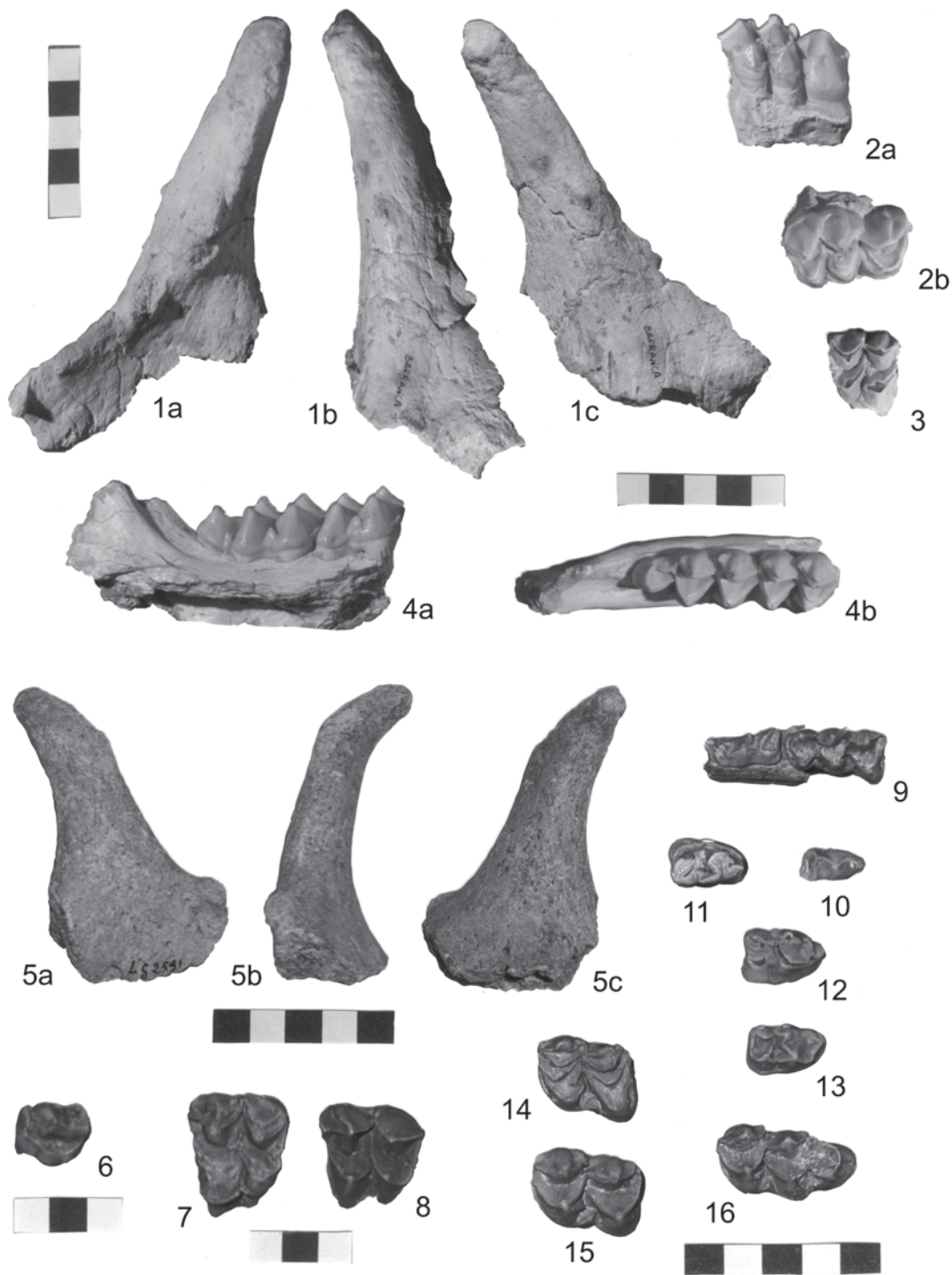
nos restos dentarios y postcraneales, que al igual que en muchos otros yacimientos europeos han sido clasificados tradicionalmente como *Palaeomeryx kaupi* y también podrían asignarse a *Ampelomeryx*.

También hay restos de Paleomerycidae en yacimientos coetáneos del interior y Occidente peninsular, como Las Yeseras de Monteagudo, en la Cuenca del Ebro (Ruiz de Gaona *et al.*, 1946; Astibia *et al.*, 1987), diversos enclaves de la unidad IVb del área de Lisboa, en la Cuenca del Tajo (Zbyszewski, 1949; Antunes *et al.*, 1994) o Artesilla, en la Cuenca de Calatayud-Teruel (Azanza *et al.*, 1993). Sin embargo, al menos en algunos de estos casos —como el del yacimiento con *Hispanotherium* de Córcoles, en la Cuenca del Tajo (Alfárez *et al.*, 1982; Moyà y Alfárez, 1988; Alfárez *et al.*, 1999)— se constataría ya la presencia en esta área geográfica de los primeros representantes del que hemos definido como segundo conjunto de paleomerícidos.

Este segundo conjunto va a desarrollarse en las cuencas centrales ibéricas, a una con la expansión del rinocerótido *Hispanotherium*, durante el Aragoniense medio (MN5, biozona D), siendo sus géneros característicos *Triceromeryx*, presente en yacimientos de la Cuenca del Tajo como La Hidroeléctrica, La Retama o Lisboa Vb (Crusafont, 1952; Morales *et al.*, 1993; Antunes *et al.*, 1994) y *Tauromeryx* en Tarazona de Aragón, en la Cuenca del Ebro y probablemente también en el área de Madrid, en la Cuenca del Tajo (Astibia y Morales, 1987; Astibia *et al.*, 1998; Morales, com. per.).

Finalmente, a partir al menos del Aragoniense superior y hasta comienzos del Vallesiense, restos de la Cuenca de Calatayud-Teruel como los descritos en este trabajo de La Barranca (MN6) o los excasos pero significativos de Carrilanga I (MN9, biozona H) (Astibia, 1987) vendrían a indicar que las cuencas centrales se habrían poblado de nuevo por paleomerícidos de tipo *Ampelomeryx*, aunque ahora de talla mayor que los anteriores y de los que no conocemos todavía fósiles de sus apéndices occipitales.

Es posible que esta sucesión faunística esté condicionada por los cambios ambientales ocurridos en Iberia durante el Aragoniense. Según varios trabajos sobre variaciones paleoclimáticas del Neógeno ibérico a partir del estudio de la sucesión de asociaciones fósiles de micromamíferos (Meulen y Daams, 1992; Calvo *et al.*, 1994; Daams *et al.*, 1997), el Aragoniense inferior corresponde a una etapa relativamente cálida y húmeda. Durante el tránsito Aragoniense inferior/medio el clima cambió notablemente hacia más cálido y seco, alcanzándose de



Lám. 1.—cf. *Ampelomeryx* («*Palaeomeryx*») *magnus* del Aragoniense superior (MN6, biozona G) del yacimiento de La Barranca (Zaragoza, España). 1. Osicono derecho (MNCNLBa), en vistas medial (a), anterior (b) y lateral (c). 2. Serie P4-/M1/ derecha (MNCNLBb), en vistas lingual (a) y oclusal (b). 3. M3/ derecho (MNCNLBc), en vista oclusal. 4. Serie M2-/M3 derecha (MNCNLBe), en vistas lingual (a) y oclusal (b). cf. *Ampelomeryx* («*Palaeomeryx*») *magnus* del Aragoniense superior (Astaraciense, MN7) del yacimiento de La Grive-Saint-Alban (Isère, Francia). 5. Osicono izquierdo (LG 2591), en vistas medial (a), anterior (b) y lateral (c). 6: P2/ izquierdo (LGr 3088). 7. M2/ izquierdo (LGr 2627). 8. M3/? izquierdo (LGr 3090). 9. Serie D3-/D4 izquierda (LGr 2666-2667). 10. P2 izquierdo (LGr 2671). 11. P4 (P3?) izquierdo (LGr 2670). 12. P4 derecho (LGr 3036). 13. P4 derecho (LGr 3085). 14. M1,2 izquierdo (LGr 2672). 15. M2 izquierdo (LGr 2676). 16. M3 izquierdo (LGr 2673). (Figuras 6 a 16 en vista oclusal. Escalas en cm).

manera sincrónica máximos térmicos y de aridez en el Aragoniense medio. A partir del Aragoniense superior se va a dar un marcado enfriamiento climático, que alcanza su máximo en el Vallesiense, a la vez que el ambiente tiende a ser de nuevo más húmedo. Los cambios de temperatura son notablemente coincidentes con los inferidos por Muller (1984) y Lear *et al.* (2000) a partir del estudio del microplancton y foraminíferos bentónicos del Atlántico y Mediterráneo.

La evolución paleoambiental hacia más cálido y seco del Aragoniense medio («Maximun termal» u «óptimo climático» del Aragoniense medio), también constatada en otras áreas europeas, quizás fue un factor determinante en la expansión en las cuencas centrales ibéricas de paleomerícidos como *Triceromeryx* y *Tauromeryx*, probablemente adaptados a medios más abiertos y calurosos que *Ampelomeryx*. La posterior desaparición de estas formas y nueva aparición de paleomerícidos muy braquiodontos, semejantes a los de yacimientos como Sansan (MN6), Steinheim u Öhningen (MN7) (Lartet, 1851; Filhol, 1891; Astibia, en prensa; Fraas, 1870; Meyer, 1851), podrían estar relacionadas con el descenso térmico e incremento de la humedad que a partir del Aragoniense superior se dio, a la par que en otras zonas del continente, en el interior de Iberia. Estos paleomerícidos «de tipo europeo» habrían colonizado de nuevo las cuencas centrales peninsulares por expansión a partir de su área biogeográfica «habitual» del Noreste peninsular y cuencas centroeuropeas.

Otros datos aportados por la macrofauna pueden ser también significativos. La expansión del rinocerótido *Hispanotherium* viene a coincidir con el incremento de aridez y temperatura del Aragoniense medio. Posteriormente *Alicornops*, género adaptado a medios húmedos y sustrato blando, será el rinocerótido más abundante durante el Aragoniense superior y Vallesiense inferior ibérico (Cerdeño y Sánchez, 1999). En el Aragoniense superior aparecen en abundancia ciervos y antílopes (Morales y Nieto, 1997). Asimismo, datos recientes vienen a indicar la aparición en el Aragoniense superior ibérico de un *Anchitherium* de dentición yugal microdonta, semejante a los de Sansan y otros yacimientos europeos, bien diferente de las formas ibéricas anteriores de dentición más grande (Sánchez *et al.*, 1998; Hernández Fernández *et al.*, 2003). Por tanto, el estudio de la evolución de las faunas de paleomerícidos de la Península Ibérica encuentra un contexto explicativo paleoambiental que se ve reforzado por los datos aportados por otros macromamíferos.

AGRADECIMIENTOS

A Carlos Langa, descubridor del yacimiento de La Barranca y gran amante de los fósiles, por su estimable y constante ayuda. A Israel Sánchel Caro (Museo Nacional de Ciencias Naturales; Madrid), por la revisión crítica del manuscrito y sus estimables sugerencias. A Xabier Pereda-Suberbiola (Universidad del País Vasco/EHU), por su ayuda en la discusión del texto. A L. David y M. Philippe del Muséum d'Histoire naturelle de Lyon, por las facilidades dadas (enero de 2000) para estudiar los fósiles del yacimiento de La-Grive-Saint-Alban. A la Universidad del País Vasco/EHU y Gobierno Vasco/Eusko Jaurlaritza, por la financiación del trabajo (Ayudas a Grupos Consolidados 9/UPV00121.310-15226/2003) y al MEC, Proyecto BTE 2003-03001, inicialmente dirigido por la Dra. Dolores Soria.

Referencias

- Alfárez, F., Molero, G., Brea, P. y Santafé, J. V. (1982). Precisiones sobre la geología, fauna, cronoestratigrafía y paleoecología del yacimiento mioceno de Córcoles. *Rev. Acad. Cienc. Exact. Fisic. y Nat. de Madrid*, 76: 294-276.
- Alfárez, F., Molero, G., Maldonado, E. e Iñigo, C. (1999). El registro fósil de Córcoles (Guadalajara) España: Reflejo de la vida en La Alcarria en el Mioceno inferior. En: *La Huella del Pasado. Fósiles de Castilla-La Mancha* (E. Aguirre e I. Rábano, edit.). Junta de la Comunidad de Castilla-La Mancha, 261-373.
- Antunes, M. T., Azanza, B., Morales, J. y Soria, D. (1994). Los rumiantes (Artiodactyla, Mammalia) del Mioceno inferior del área de Lisboa (Cuenca del Tajo, Portugal). *Rev. Esp. Paleont.*, 9: 51-71.
- Astibia, H. (1987). First data on the presence of Palaeomerycidae (Artiodactyla, Mammalia) in the European Upper Miocene. *Geobios*, 20: 833-836.
- Astibia, H. (en prensa). Les Paleomerycidae (Ruminantia, Mammalia) du gisement Astaracien de Sansan (Gers, France). *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris*.
- Astibia, H. y Morales, J. (1987). *Triceromeryx turiasoensis* nov. sp. (Palaeomerycidae, Artiodactyla, Mammalia) del Aragoniense medio de la cuenca del Ebro (España). *Paleont. Evol.*, 21: 75-115.
- Astibia, H., Mazo, A. V. y Santafé, J. V. (1985). Los macromamíferos del Mioceno medio de las Yeseras de Monteagudo (Depresión del Ebro, Navarra). *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, 415-441.
- Astibia, H., Morales, J. y Moyà-Solà, S. (1998). *Tauromeryx*, a new genus of Palaeomerycidae (Artiodactyla, Mammalia) from the Miocene of Tarazona de Aragón (Ebro Basin, Aragón, Spain). *Bull. Soc. Géol. France*, 169: 471-477.
- Azanza, B., Cerdeño, E., Ginsburg, L., Van der Made, J., Morales, J. y Tassy, P. (1993). Les grands mammifères du Miocène inférieur d'Artesilla, bassin de Calatayud-Teruel (province de Saragosse, Espagne). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris*, C, 15: 105-153.
- Belinchón, M. (1987). *Estudio tafonómico y sistemático de la fauna de macromamíferos del Mioceno de Buñol*

- (País Valenciá). Tesis doctoral, Universitat de Valencia, 433 págs.
- Cerdeño, E. y Sánchez, I. (1999). Tendencias evolutivas de *Alicornops simorreense* (Rhinocerotidae) en el Mioceno medio y superior de España. *Bol. Inst. Tec. Geomín. España*, Colección Temas Geológico-Mineros, 26: 204-206.
- Crusafont, M. (1952). Los jiráfidos fósiles de España. *Mem. Com. Inst. Geol. C.S.I.C.*, Barcelona, 8: 1-239.
- Crusafont, M., Villalta, J. F. y Truyols, J. (1955). El Burdigaliense continental de la Cuenca del Vallés-Penedés. *Not. Com. Inst. Geol. Min. España*, 83: 7-14.
- Daams, R., Álvarez-Sierra, M. A., Meulen, A. Van der y Peláez-Campomanes, P. (1997). Los micromamíferos como indicadores de paleoclimas y evolución de las cuencas continentales. En: *Registros fósiles e Historia de la Tierra* (E. Aguirre, J. Morales y D. Soria, edit.). Editorial Complutense, Madrid, 281-269.
- Depéret, C. (1887). Recherches sur la succession des faunes de Vertébrés miocènes de la Vallée du Rhône. *Arch. Mus. Lyon*, 4: 1-269.
- Depéret, C. (1892). La faune des Mammifères miocènes de la Grive Saint-Alban. Documents nouveaux et revision générale. *Arch. Mus. Lyon*, 5: 1-95.
- Duranthon, F., Moya-Sola, S., Astibia, H. y Köhler, M. (1995). *Ampelomeryx ginsburgi* nov. gen., nov. sp. (Artiodactyla, Cervoidea) et la famille des Palaeomerycidae. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 321: 339-346.
- Filhol, M. (1891). Études sur les Mammifères fossiles de Sansan. *Ann. Sc. Géol.* 21: 1-319.
- Fraas, D. (1870). Die Fauna von Steinheim. *Württemb. Naturwiss. Jahresfte.*, 26: 145-306.
- Gaillard, C. (1899). Mammifères miocènes nouveaux ou peu connus de la Grive Saint-Alban. *Arch. Mus. Lyon*, 7: 1-79.
- Ginsburg, L. (1999). Remarques sur la systématique des Paleomerycidae (Cervidae, Artiodactyla, Mammalia) d'Europe. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sci. terre plan.*, 329: 757-762.
- Ginsburg, L. y Heintz, E., (1966). Sur les affinités du genre *Palaeomeryx* (Ruminant du Miocène européen). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 262: 979-982.
- Guerin, C. y Mein, P. (1971). Les principaux gisements de Mammifères miocènes et pliocènes du Domaine Rhodanien. *Docum. Lab. Geol. Univ. Lyon*, H.S., 131-170.
- Hernández Fernández, M., Salesa, M. J., Sánchez, I. M. y Morales, J. (2003). Paleoecología del género *Anchitherium* von Meyer, 1834 (Equidae, Perissodactyla) en España: evidencias a partir de las faunas de macromamíferos. *Coloq. Paleont.*, Vol. Ext. 1: 253-280.
- Lartet, E. (1851). *Notice sur la colline de Sansan*. Auch, 1-47.
- Lydekker, R. (1883). Siwalik selenodont Suina. *Pal. Indica*, 10: 142-177.
- Lear, C. H., Elderfield, H. y Wilson, P. A. (2000). Cenozoic deep-sea temperatures and global ice volume from Mg/Ca in benthic foraminiferal calcite. *Science*: 269-272.
- Mayet, L. (1908). Étude des Mammifères miocènes des sables de l'Orléanais et des faluns de la Touraine. *Ann. Univ. Lyon*, R.S., 24: 1-336.
- Mein, P. y Ginsburg, L. (2002). Sur l'âge relatif des différents dépôts karstiques miocènes de la Grive-Saint-Alban (Isère). *Cahiers scien. / Mus. Hist. Nat. Lyon*, 2: 7-47.
- Meyer, H. von (1834). Die fossilen Zähne und Knochen und ihre Ablagerung in der Gegend von Georgensmünd in Bayern. *Abh. Senckenb. Naturf. Ges., Frankfurt a.m.*, 1 (suppl), 8: 1-126.
- Meyer, H. von (1852). *Palaeomeryx eminens*. *Palaeontographica*, 2: 78-81.
- Morales, J. y Nieto, M. (1997). El registro terciario y cuaternario de los mamíferos de España. En: *Registros fósiles e Historia de la Tierra* (E. Aguirre, J. Morales y D. Soria, edit.). Editorial Complutense, Madrid, 297-322.
- Morales, J. y Soria, D. (1985). Carnívoros y Artiodáctilos de la Provincia de Madrid. En: *Geología y Paleontología del Terciario Continental de la Provincia de Madrid* (Alberdi, M. T., coord.). Publicaciones del CSIC., Madrid. Museo Nacional de Ciencias Naturales, 8: 1-106.
- Morales, J., Alcalá, L., Hoyos, M., Montoya, P., Nieto, M., Pérez, B. y Soria, D. (1993). El yacimiento del Aragoniense medio de La Retama (Depresión Intermedia, Provincia de Cuenca, España): significado de las faunas con *Hispanotherium*. *Scripta Geol.*, 103: 23-39.
- Moyà-Solà, S. y Alférez, F. (1988). Los rumiantes (Mammalia) del Mioceno inferior de Córcoles (Guadalajara): su posición dentro de las faunas del Aragoniense inferior de España. *Coloquio homenaje a Rafael Aldrover*, 26.
- Muller, C. (1984). Climatic evolution during the Neogene and Quaternary evidenced by marine microfossil assemblages. *Paléobiol. Cont.*, 14: 359-369.
- Ruiz de Gaona, M., Villalta, J. F. y Crusafont, M. (1946). El yacimiento de mamíferos fósiles de las Yeseras de Monteagudo (Navarra). *Not. y Com. IGME*, 16: 157-165.
- Sánchez, I. M. y Azanza, B. (2000). Apéndices craneales de los rumiantes. En: *Patrimonio paleontológico de la Comunidad de Madrid* (J. Morales, M. Nieto, L. Amezuza, S. Fraile, E. Gómez, E. Herráez, P. Peláez-Campomanes, M. J. Salesa, I. M. Sánchez y D. Soria, edits.). *Arqueol., Paleont-Etnogr.*, 6: 285-286.
- Sánchez, I. M., Salesa, M. J. y Morales, J. (1998). Revisión sistemática del género *Anchitherium* Meyer 1834 (Equidae; Perissodactyla) en España. *Estudios Geol.*, 54: 39-63.
- Tobien, J. (1961). *Palaeomeryx eminens* H.v.M. (Cervoidea, Mamm.) aus dem unterpliocänen Dinotheriensanden Rheinhessens. *N. Jb. Geol. Paläont. Math. Stuttgart*, 9: 483-489.
- Van der Meulen, A. J. y Daams, R. (1992). Evolution of Early-Middle Miocene rodent faunas in relation to long-term palaeoenvironmental changes. *Palaeogeograph. Palaeoclim., Palaeoecol.*, 93: 227-253.
- Zbyszewski, G. (1949). Les vertébrés du Burdigalien supérieur de Lisbonne. *Serv. géol. Portugal*, 10: 1-77.

Recibido el 6 de octubre de 2006
Aceptado el 15 de diciembre de 2006