

MUNIBE (Antropología-Arkeologia) 57	Homenaje a Jesús Altuna	43-54	SAN SEBASTIAN	2005	ISSN 1132-2217
-------------------------------------	-------------------------	-------	---------------	------	----------------

Registro fósil precuaternario de tetrápodos en los Pirineos occidentales

Prequaternary fossil record of tetrapods from the Western Pyrenees

PALABRAS CLAVE: Mesozoico, Cenozoico, reptiles, aves, mamíferos, Región Vasco-Cantábrica, cuencas surpirenaicas.

KEY WORDS: Mesozoic, Cenozoic, reptiles, birds, mammals, Basque-Cantabrian Region, South-Pyrenean basins.

**Humberto ASTIBIA, Xabier PEREDA SUBERBIOLA,
Xabier MURELAGA, Ainara BADIOLA & Ana BERRETEAGA***

Dedicatoria

*«Al Profesor DR. JESÚS ALTUNA ETXABE, en reconocimiento por su inmensa
y permanente labor en los campos de la Arqueozoología y la Prehistoria vascas».*

RESUMEN

El estudio de los niveles fosilíferos continentales y marinos del Cretácico Superior y del Terciario de la Región Vasco-Cantábrica (Sinclinorio Subcantábrico) y cuencas surpirenaicas adyacentes (Cuenca de Pamplona, Sector Noroccidental de la Depresión del Ebro) ha puesto de manifiesto su potencial paleontológico en restos fósiles de vertebrados. Algunos de estos yacimientos son de gran relevancia en el contexto europeo. Así, Laño (Condado de Treviño) ha proporcionado una de las asociaciones más variadas de vertebrados continentales del Cretácico final de Europa, incluyendo nuevas especies de tortugas, escamosos, cocodrilos, dinosaurios y mamíferos. En la misma cantera de Laño, los niveles litorales finicretácicos han suministrado restos de selacios, osteictios y reptiles marinos. En el Paleógeno, la asociación fósil del yacimiento alavés de Zambrana, compuesta principalmente por reptiles y mamíferos, es de gran interés paleontológico y contribuye a un mejor conocimiento de las faunas del Eoceno superior de la Península Ibérica. En Zambrana se han reconocido hasta la fecha varias nuevas especies de perisodáctilos eucioideos. En el Neógeno, se han descubierto nuevas localidades del Mioceno (Ramblense, Aragoniense) en las Bardenas Reales de Navarra y otras áreas colindantes de la Cuenca del Ebro, que han proporcionado restos de anfibios, escamosos, tortugas, cocodrilos, aves y varios grupos de mamíferos. Por otro lado, una notable variedad de icnofacies de aves y mamíferos ha sido hallada en diferentes afloramientos de los potentes depósitos marinos litorales (Eoceno superior) y continentales (Oligoceno-Mioceno inferior) de la Alta Navarra.

ABSTRACT

The study of both continental and marine fossiliferous levels of the Upper Cretaceous and Tertiary from the Basque-Cantabrian Region (South-Cantabrian Synclinorium) and related South-Pyrenean basins (Pamplona Basin, northwestern Ebro Basin) has revealed their richness in vertebrate remains. These areas of the Western Pyrenees contain outstanding vertebrate localities. For example, Laño (Condado de Treviño) has yielded one of the most diverse continental vertebrate assemblages from the latest Cretaceous of Europe, including new species of turtles, squamates, crocodylians, dinosaurs and mammals. Yet, the coastal deposits from the latest Cretaceous of the same Laño quarry contain remains of selachians, osteichthyans and marine reptiles. In the Palaeogene, the fossil assemblage of Zambrana (Alava), mainly composed of reptiles and mammals, is of general interest and contributes to a better understanding of the vertebrate faunas from the Late Eocene of the Iberian Peninsula. At present, several new equoid species has been recognized in Zambrana. In the Neogene, new localities have been found in the Miocene (Ramblian, Aragonian) of the Bardenas Reales of Navarre and adjacent areas of the Ebro Basin; these sites have yielded abundant remains of amphibians, squamates, turtles, crocodylians, birds and mammals. Finally, a rich variety of vertebrate footprints is known in a number of Navarrese outcrops, from marginal marine (Late Eocene) to terrestrial depositional environments (Oligocene-Early Miocene).

LABURPENA

Euskokantauriar Arroan (Hego Kantauriar Sinklinorioan) eta aldameneko Hego Piriniar Arroetan (Iruña Arroan, Ebro Arroaren iparmendebaldean) egindako paleontologia ikerketek eskertzen dituzten ornodun kontinentalen fosil ugari dituzten aztarnategiak aurkitu dira. Hauetako batzuk aurkikuntza garrantzitsuak izan dira Europa mailan, Laño (Treviño Konterrria), esaterako. Bertan, Europako Goi Kretazeo bukaeran ezagutzen diren ornodun kontinentalen fosil elkarketak aberatsenetako bat aurkitu da, ezkatadun, dortoka, krokodilo, dinosaurus eta ugaztunen fosil espezie berriak deskribatu direlarik. Laño harrobian, baita ere, itsas-adarreko metakinetan Kretazeo bukaerako narrasti itsas-tarrak, arrain osteiktioak eta selazioak bildu dira. Paleogenoari dagokionez, Araban, Iberiar Penintsula mailan interes handia duen Zambrana aztarnategia dago. Bertan deskribatu den Goi Eozekono ornodunen fosil elkarketa, narrasti eta ugaztunen fosilak dago batez ere. Aztarnategi honetan ekuoideo (perisodáctiloak) espezie berriak daude. Nafarroako Bardeetan eta aldameneko Neogenoko metakinetan, Miozeno garaiko (Rambliar eta Aragoniar) zenbait fosil bilgune berri ikertu dira, anfibio, ezkatadun, dortoka, krokodilo, hegazti eta ugaztunen fosilak bilduz. Bestalde, Goi Nafarroan hegazti eta ugaztunen iknofosil ugari dituzten itsas- (Goi Eozenoko) eta lehorreko (Oligozeno-Behe Miozenoko)-metakinen azaleramendu ugari daude.

* HUMBERTO ASTIBIA, XABIER PEREDA SUBERBIOLA, XABIER MURELAGA, AINARA BADIOLA & ANA BERRETEAGA,
Departamento de Estratigrafía y Paleontología. Facultad de Ciencia y Tecnología. Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea.
Apartado 644. 48080 Bilbao. E-mail: gppasayh@lg.ehu.es

INTRODUCCIÓN

El propósito de este trabajo es suministrar una visión general sobre el estado de conocimiento del registro fósil precuaternario de vertebrados (tetrápodos) en el Área pirenaica occidental, que era hasta hace unos años una región poco conocida con respecto a otras cuencas europeas desde un punto de vista de la Paleontología de vertebrados. La mayor parte de los datos aquí presentados corresponde al trabajo desarrollado por nuestro equipo de investigación durante los últimos 25 años -en colaboración con investigadores de otras instituciones y en el marco del desarrollo de diversos proyectos de investigación oficialmente subvencionados- tanto en niveles marinos, predominantes en la mitad septentrional del territorio, como en depósitos de origen continental, más frecuentes en la mitad meridional del mismo. Los tipos de documentos fósiles estudiados corresponden a restos esqueléticos, huellas y otras señales de actividad de vertebrados, abarcando un lapso temporal de unos 100 millones de años, desde el Cretácico Inferior hasta el Neógeno (Mioceno medio-superior).

ANTECEDENTES

Los datos más antiguos de restos fósiles de vertebrados en los Pirineos occidentales provienen de los depósitos del Terciario continental de la Cuenca del Ebro. La primera cita es de EZQUERRA DEL BAYO (1850), quien mencionó la presencia de un fósil de tortuga en las cercanías de la población de Tudela (Alta Navarra). En 1919 LACARRA da a conocer el hallazgo de fósiles de grandes mamíferos en el yacimiento navarro de las Yeseras de Monteagudo. La asociación fósil de Monteagudo, de edad Mioceno, fue estudiada por RUIZ DE GAONA *et al.* (1946). CRUSAFONT *et al.* (1966) dieron a conocer dos nuevos enclaves en las cercanías de Tudela. Respecto al registro paleoicnológico, HERNANDEZ PACHECO (1929) describió fósiles de huellas de aves en depósitos litorales del Paleógeno de Peralta de la Sal (Huesca, Aragón) y RAAF *et al.* (1964) en el Paleógeno del área de Javier (Alta Navarra).

A pesar de contar con una documentación histórica antigua, sólo en las últimas décadas se han realizado estudios sistemáticos de Paleontología de vertebrados en el área de estudio (ASTIBIA *et al.*, 1995b). Un número relativamente importante de trabajos ha sido publicado a partir de 1980, realizados principalmente por investigadores de las Universidades del País Vasco y Zaragoza. Otros in-

vestigadores pertenecen a instituciones como las universidades autónomas de Madrid y Barcelona, universidades de Salamanca, Paris VI, Montpellier, o Tucumán, Institut de Paleontologia de Sabadell y varios museos: Museo de Ciencias Naturales de Álava, Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, etc. Tales estudios, que se resumen en este trabajo, han permitido descubrir niveles fosilíferos continentales y marinos en el Cretácico Superior y Terciario de la Región Vasco-Cantábrica y cuencas surpirenaicas adyacentes y poner de manifiesto su gran potencial paleontológico en restos fósiles de vertebrados, principalmente reptiles y mamíferos (ASTIBIA & PEREDA SUBERBIOLA, 2003). Estos niveles se localizan en el Cretácico Superior y Paleógeno del Sinclinorio Sudcantábrico (sinclinales de Miranda-Treviño y Urbasa), el Paleógeno de la Cuenca de Pamplona y el Neógeno del sector noroccidental de la Depresión del Ebro. Algunos de los yacimientos descubiertos, como los de Laño (Cretácico superior) y Zambrana (Eoceno superior), son de gran relevancia en el contexto europeo. Además de su potencial paleontológico, la ubicación del área de estudio, situada a caballo entre los dominios ibérico y europeo, hace que sea especialmente interesante desde un punto de vista paleobiogeográfico.

REGISTRO PALEONTOLÓGICO DEL CRETÁCICO

Los fósiles de tetrápodos más antiguos mencionados hasta la fecha en la Región Vasco-Cantábrica son restos indirectos, en concreto icnitas de dinosaurios. MORATALLA *et al.* (1994) describen huellas tridáctilas en depósitos de llanura deltaica pertenecientes a la Formación Monte Grande (Albiense) en Cabo Billano, Bizkaia (Fig. 1.1).

La cantera de Laño y otros yacimientos finicretácicos de la Región Vasco-Cantábrica

Los yacimientos mesozoicos más relevantes con restos fósiles directos de tetrápodos se localizan en el Cretácico Superior del flanco sur del Sinclinorio Subcantábrico. La localidad más notable, por la riqueza y diversidad de su fauna de vertebrados continentales, es la situada en la cantera de Laño (Condado de Treviño) (Fig. 1.2). Los depósitos fluviales de Laño han proporcionado macro y microfósiles pertenecientes a unas 40 especies de vertebrados, que consisten en peces óseos (lepisosteiformes y teleosteos), anfibios (albanerpetontidos, anuros y urodelos), lagartos (iguánidos,

escincomorfos), posibles anfibios, serpientes (madtsoides), tortugas (criptodiras solemíidos y dortóquidos), pleurodiras botremíidos y dortóquidos), cocodrilos (principalmente aligatoídeos), dinosaurios (terópodos neoceratosauros y dromeosauros, saurópodos titanosauros, ornitópodos rhabdodóntidos y anquilosauros nodosauros; Fig. 2), pterosauros (azhdárquidos) y mamíferos (terios) (ASTIBIA *et al.*, 1987, 1990, 1999b; PEREDA SUBERBIOLA *et al.*, 1995, 2000). Nueve de estos taxones han sido descritos por primera vez en Laño (ASTIBIA *et al.*, 1999b). La correlación estratigráfica sugiere que

los niveles fosilíferos son de edad Campaniense superior (o Maastrichtiense basal). El contexto sedimentológico indica que las acumulaciones fósiles se formaron en el seno de un sistema fluvial trenzado compuesto principalmente por arenas y limos. La asociación fósil de Laño está formada principalmente por huesos desarticulados y dientes aislados, siendo minoritarios los restos en conexión anatómica. La asociación fósil es probablemente de carácter mixto, con una mezcla de restos autóctonos o paraautóctonos (vertebrados acuáticos) y alóctonos (formas terrestres) (PEREDA

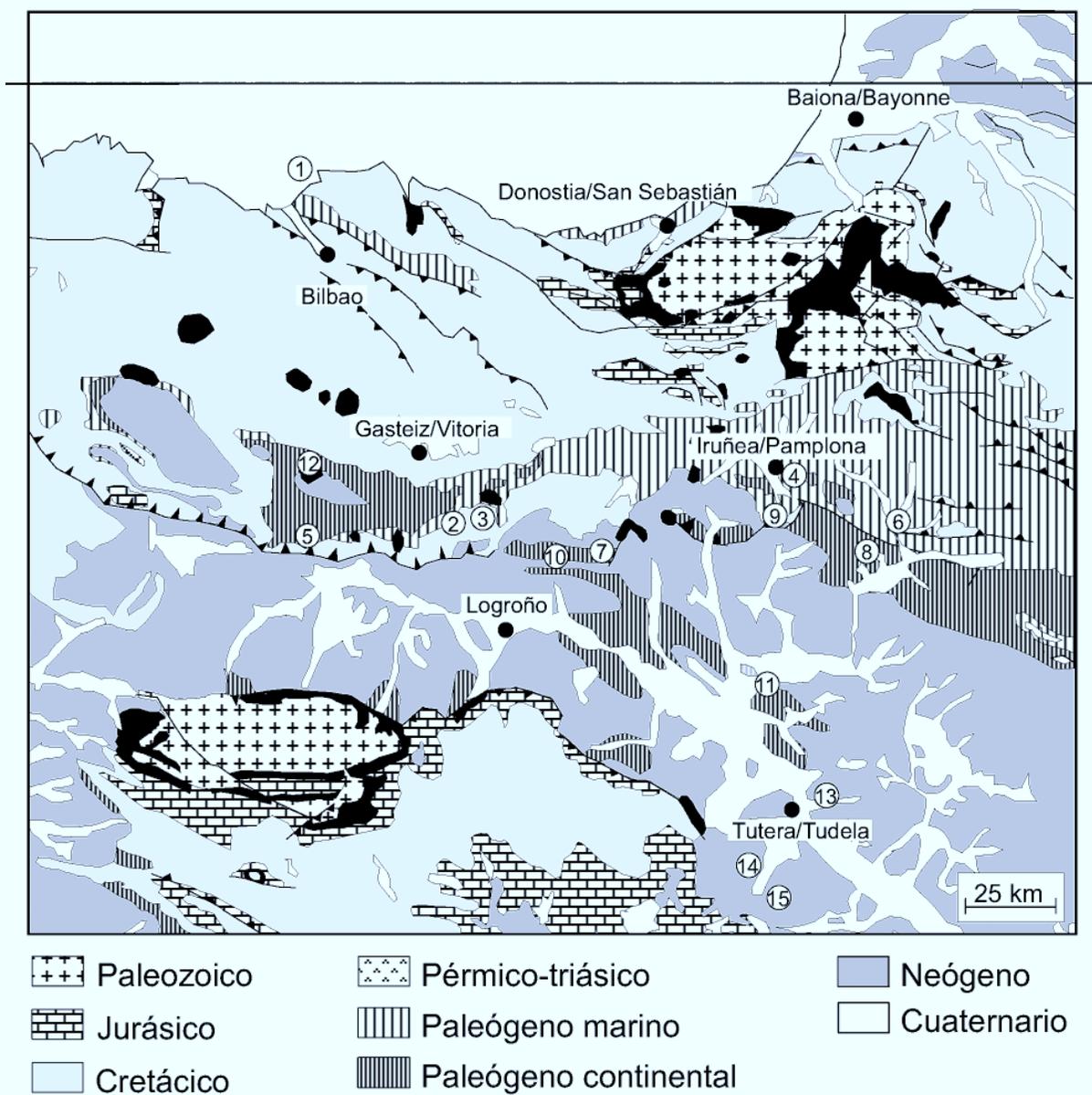


Figura 1. Esquema geológico de los Pirineos occidentales con la ubicación aproximada de los yacimientos de fósiles vertebrados citados en el texto. 1, Cabo Billano; 2, Laño; 3, Korres-Apellaniz; 4, Ardanatz y Uztarrotz; 5, Zambrana; 6, Ledea/Liédena-Xabier; 7, Olexoa/Olájua; 8, Oibar/Aibar-Sada; 9 Olkotz; 10, Desoio/Desojo-Los Arcos; 11, Kaparroso; 12, Salinas de Añana; 13, Bardenas Reales de Navarra; 14, Monteagudo; 15, Tarazona de Aragón. Modificado de RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ *et al.* (2004).

SUBERBIOLA *et al.*, 2000). Una de las principales características de los fósiles de Laño es que aparecen asociados a superficies endurecidas ferruginosas y, con frecuencia, impregnados por óxidos de hierro (principalmente Goethita). El desarrollo de tales costras de óxidos de hierro pudo estar controlado por un proceso hidromórfico debido a cambios estacionales del nivel freático. Esto sugiere un clima con variaciones de pluviosidad y una alternancia de periodos secos y húmedos. Los análisis mineralógico y geoquímico de varias muestras de Laño indican un reemplazamiento del hidroxipatito biogénico de los huesos por francolita (carbonato fluorapatito) y una misma historia diagenética, con alteraciones diagenéticas tempranas y descartándose procesos de reelaboración tafonómica en la asociación fósil (ELORZA *et al.*, 1999, BERRETEAGA *et al.*, 2004). Los niveles fosilíferos de Laño constituyen una ventana excepcional a los ecosistemas continentales finimesozoicos europeos, poco antes de que la crisis biológica del límite Cretácico/Terciario alterase en todo el planeta los medios continentales y marinos (BACETA *et al.*, en este volumen)

En las localidades de Korres y Apellaniz (Montes de Izki, Araba) (Fig. 1.3), se han descubierto restos fósiles de dinosaurios y tortugas en depósitos fluviales del Cretácico final que pueden correlacionarse estratigráficamente con los aflorantes en Laño (PEREDA SUBERBIOLA *et al.*, 1999). Por último, varias localidades situadas en el Sin-



Figura 2. Fósiles correspondientes a las regiones sacra, pélvica y apendicular, con restos dermatoesqueléticos y costales en relación anatómica de un dinosaurio anquilosaurio en las arenas del Cretácico superior del yacimiento de Laño (Condado de Treviño). Modificado de PEREDA SUBERBIOLA *et al.* (2000).

clinal de Villarcayo, al norte de Burgos, han proporcionado fósiles fragmentarios de tortugas, cocodrilos y dinosaurios en depósitos estuarinos o litorales de finales del Cretácico (LÉCUYER *et al.*, 2003; MURELAGA *et al.*, 2005).

Los depósitos marinos litorales de la cantera de Laño (Treviño) han proporcionado asimismo restos fósiles de edad Maastrichtiense de una treintena de especies de vertebrados, incluyendo selacios (4 nuevas especies), actinopterigios, mosasaurios y plesiosaurios (BARDET *et al.*, 1997; véanse los trabajos de BARDET *et al.* y CAPPETTA & CORRAL en ASTIBIA *et al.*, 1999b). Al Sur de Vitoria-Gasteiz, los niveles fosilíferos marinos de edad Campaniense han suministrado hasta la fecha restos fósiles aislados de selacios y reptiles marinos (BARDET *et al.*, 1993, 1997; CORRAL *et al.*, 2005). También se han descrito dientes aislados de selacios en niveles marinos maastrichtienses de las sierras de Entzia y Urbasa (CORRAL, 1996).

REGISTRO PALEONTOLÓGICO DEL TERCIARIO

Sirenios en el Eoceno marino pirenaico

En los últimos años, varios aficionados a la Paleontología han descubierto fósiles de sirenios y tortugas marinas en las unidades margosas del Eoceno superior que afloran extensamente en las cuencas de Pamplona y Jaca (Margas de Pamplona *sensu lato*). Los fósiles de tortugas consisten únicamente en restos del caparazón y los de sirenios, más abundantes y algunos en relación anatómica, en fragmentos de costillas y vértebras (ASTIBIA *et al.*, 1999). El estudio sedimentológico, tafonómico y geoquímico de los fósiles de sirenios de la Cuenca de Pamplona (localidades de Ardanatz y Uztarrotz, Fig. 1.4) han sido objeto de una publicación reciente (ASTIBIA *et al.*, 2004). Aún cuando no se dispone de materiales craneales ni dentarios que permitan una asignación taxonómica precisa de los fósiles, las estructuras histológicas de los mismos están bien conservadas (Fig.3). Un trabajo en fase de revisión aborda el estudio paleohistológico de estos fósiles de sirenios eocénicos, arrojando datos sobre la evolución temprana de la paquiosteosclerosis en este orden de mamíferos acuáticos (BUFFRÉNIL *et al.*, enviado). Los sirenios eocénicos se reparten ampliamente por las cuencas mediterráneas (antiguo Mar del Tethys central) y el Océano Atlántico (PILLERI *et al.*, 1989). Nuestros datos concretan la distribución biogeográfica del grupo en el Pirineo occidental.

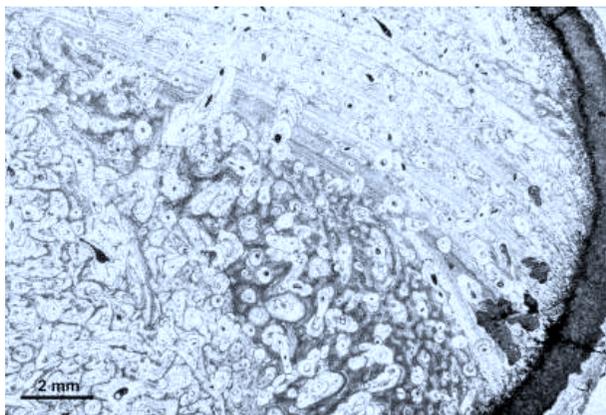


Figura 3. Vista al microscopio de una lámina delgada de un fósil de costilla de sirenio del Eoceno medio (Bartoniense) de Uztarrotz (Cuenca de Pamplona). El fósil está compuesto mayoritariamente por francolita, fosfato reemplazante del hidroxiapatito original. A pesar del cambio mineralógico, la estructura paleohistológica del hueso se ha preservado bien. No obstante, en la zona periférica del mismo pueden observarse dos capas de alteración, con una red de microestructuras tubulares rellenas de óxidos de hierro que parecen ser señales de actividad microbiana *post-mortem*. Tomado de ASTIBIA *et al.* (2005).

El yacimiento de vertebrados continentales de Zambrana (Álava)

El yacimiento del Eoceno superior de Zambrana (Álava) (Fig. 1.5), único de su clase conocido en toda el área de estudio, fue descubierto a comienzos de la década de los años 1980 por investigadores del Institut de Paleontologia "M. CRUSAFONT" de Sabadell y está siendo excavado por nuestro equipo desde finales de los años 90 (Fig. 4). Desde un punto de vista geológico, Zambrana forma parte de uno de los sistemas lacustres más antiguos del flanco sur del Sinclinal de Miranda-Treviño (Región Vasco-Cantábrica). Los fósiles de vertebrados aparecen en niveles margosos, asociados a dos finas capas de carbón (ASTIBIA *et al.*, 2000). Del estudio sedimentológico se deduce que los niveles margosos se formaron en condiciones palustres típicas de zonas de margen lacustre, en un ambiente cenagoso (IRIARTE *et al.*, 2003). La abundancia de materia orgánica y la formación de sulfuros, podrían justificar el color negro que presentan los fósiles. Los restos suelen presentar una costra calcítica y, por lo general, están aplastados y desarticulados, aunque a veces aparecen en relación anatómica y sin desgaste ni signos aparentes de meteorización prediagenética, hecho que unido a la naturaleza margosa (autóctona) del sedimento, podría indicar para los mismos un escaso transporte. Las características tafonómicas y geoquímicas de la asociación sugieren que los fósiles son autóctonos y descartan la existencia de procesos de reelaboración (BADIOLA *et al.*, 2002a; BERRETEAGA *et al.*, 2004). Los niveles

excavados en Zambrana han proporcionado fósiles de carófitas, semillas de plantas, invertebrados, y vertebrados, estos últimos correspondientes a unas 25 especies de anfibios, tortugas, escamosos, cocodrilos y mamíferos. Entre los mamíferos hay un marsupial didélfido, cinco roedores (teridómidos y glíridos), dos carnívoros miácidos, seis artiodáctilos (dicobúnidos, xifodóntidos, anoplotéridos y cainotéridos) y siete perisodáctilos (paleoterinos, plagiolofinos y paquinolofinos) (BADIOLA, 2004). Como en otros yacimientos del Eoceno, son especialmente abundantes los fósiles de perisodáctilos, habiéndose reconocido 5 nuevas especies de ecuoideos (ASTIBIA *et al.*, 2000; BADIOLA, 2004; BADIOLA *et al.*, 2002b, 2005). El estudio paleoecológico sugiere un medio con masas arboladas, quizás alrededor del lago, y hábitats más abiertos y/o áridos en el resto de la zona. Zambrana presenta un notable interés desde un punto de vista biogeográfico y evolutivo. Su asociación de mamíferos es de edad Ludense (Priaboniense) medio-inferior, y desde un punto de vista bioestratigráfico pertenece al nivel de referencia del Paleógeno MP 18 (véase SCHMIDT-KITTLER, 1987). Se trata del primer enclave de esta biozona en la Península Ibérica. En Zambrana se observan ecuoideos de carácter ibérico, emparentados con los de yacimientos de la Cuenca del Duero y Cuenca de Oviedo. Con todo, la asociación fósil de artiodáctilos de Zambrana es típicamente europea, con taxones que aparecen en el Ludense (Priaboniense) en diversas regiones del continente, lo que hace pensar en la existencia de contactos con el resto de Europa occidental en esta época (BADIOLA, 2004). El estudio del yacimiento de Zambrana contribuye a un mejor conocimiento paleobiológico de las todavía escasamente conocidas faunas de mamíferos del Eoceno superior ibérico, previas a los cambios ambientales y faunísticos acaecidos en torno al límite Eoceno-Oligoceno.

Ícnitas de aves y mamíferos en el Terciario de la Alta Navarra

Una notable variedad de conjuntos de ícnitas de vertebrados cenozoicos ha sido hallada en diferentes localidades de la Zona surpirenaica de la Alta Navarra, asociada a los extensos afloramientos de la potente sucesión - que llega a alcanzar los 5000 m de espesor- de depósitos marinos litorales (Eoceno superior) y sobre todo continentales (Oligoceno-Mioceno superior) en el centro y sur del territorio, provenientes de la erosión de los recién emergidos sistemas Pirenaico e Ibérico.

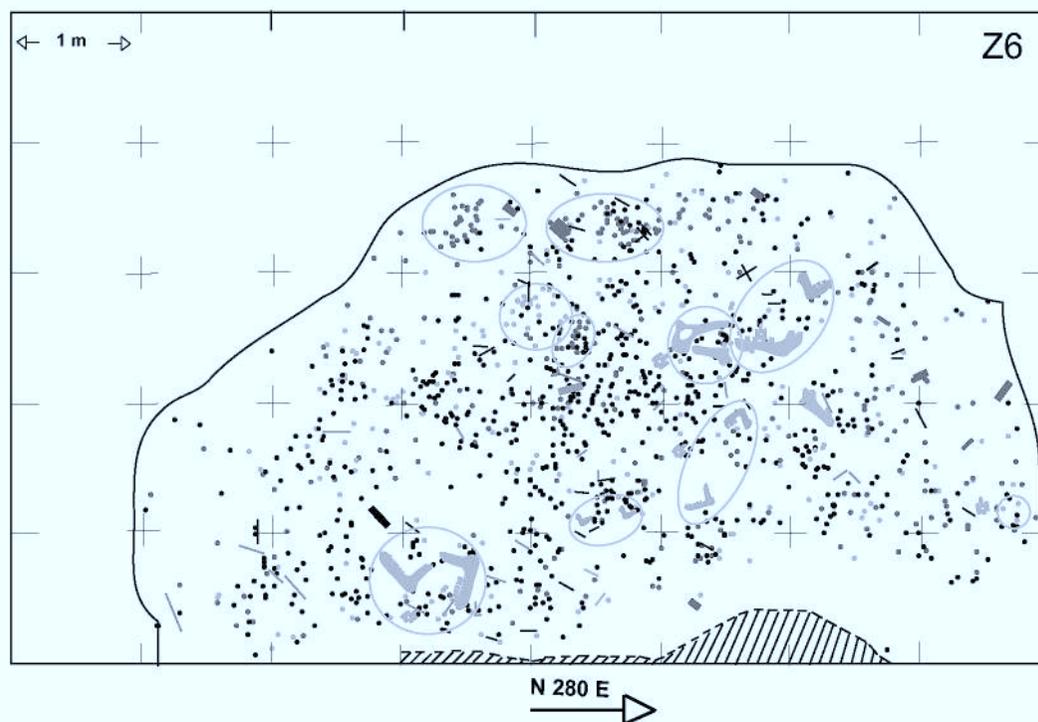


Figura 4. Excavación en el yacimiento del Eoceno superior de Zambrana (Álava) y diagrama de distribución espacial de los fósiles de vertebrados encontrados en el nivel Z6. La línea continua representa el límite del área excavada. Con un círculo o elipse se indican los fósiles que se hallaron en relación y/o conexión anatómica. Tomado de BADIOLA (2004).

En afloramientos pertenecientes a las denominadas "Areniscas de Liédena" (Fig. 1.6), de edad Eoceno superior, pueden observarse icnofacies con numerosas pisadas de aves acuáticas, mencionadas y figuradas inicialmente por MANGIN (1962) y RAAF *et al.* (1965). Las características sedimentológicas y el contenido micropaleontológico indican un ambiente litoral. Entre las pisadas fósiles pueden distinguirse seis morfotipos: dos podrían corresponder a aves ciconiiformes y constituyen unas de las huellas de este tipo más antiguas conocidas en el registro fósil; las otras icnitas pueden haber sido producidas por aves caradriformes (PAYROS *et al.*, 2000).

Los depósitos del Oligoceno inferior de la Alta Navarra contienen en varias localidades pisadas fósiles de mamíferos. En las áreas de Olexoa (Oléjua) y Oibar (Aibar)-Sada (Figs. 1.7 y 1.8), en depósitos de origen fluvial (Formación Mués) y fluvio-palustre (Areniscas de Rocaforte) respectivamente, las icnitas corresponden a autópodos tridáctilos, producidas probablemente por perisodáctilos ecuoides (MURELAGA *et al.*, 2000; ASTIBIA *et al.*, 2004). A pocos kilómetros al Sur de Pamplona, junto a la población de Olkutz (Fig. 1.9), las areniscas de la Formación Mués contienen un importante conjunto de icnitas didáctilas que pueden relacionarse con los entelodóntidos (Fig. 5), inmigrantes asiáticos que aparecen en Europa exclusivamente en el Oligoceno. Estas icnitas forman varios conjuntos de rastros subparalelos que sugieren el comportamiento gregario de los productores (ASTIBIA *et al.*, 1994).

El Mioceno continental también ofrece conjuntos de icnitas de vertebrados. En las cercanías de Desoio (Desojo) y Los Arcos (Fig. 1.10), en niveles del Mioceno inferior de la formación Ujué, pueden observarse rastros con icnitas de aves y mamíferos. Pisadas de mamíferos de gran talla han sido halladas en calizas palustres de edad Mioceno inferior en las cercanías de la localidad de Kaparrosa, en la Ribera de Navarra (Fig. 1.11); otras de posibles artiodáctilos junto a la aldea más septentrional de Altzorritz (ASTIBIA *et al.*, 2004). En la localidad alavesa de Salinas de Añana (Fig. 1.12), un bello conjunto paleoicnológico del Mioceno inferior que incluye huellas de aves y mamíferos carnívoros y artiodáctilos ha sido objeto hasta el momento de dos publicaciones (ANTON *et al.*, 1993, 2004). Todos estos datos ponen de relieve la riqueza del registro paleoicnológico de vertebrados del Terciario de los Pirineos occidentales.

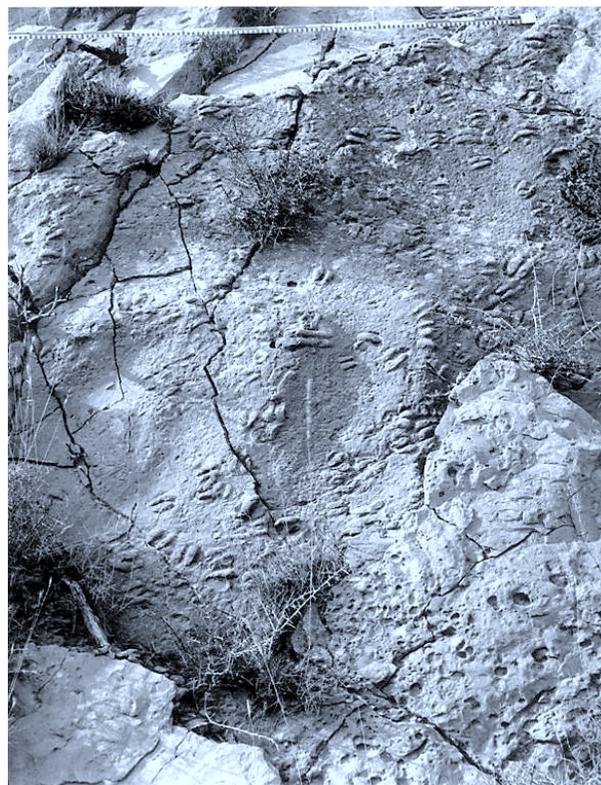


Figura 5. Vista parcial del afloramiento con fósiles de icnitas de mamíferos (*Entelodontipus cf. viai* CASANOVAS & SANTAFÉ, 1982) del Oligoceno de Olkutz (Alta Navarra). Escala: 2 m. Fot. de J. DEL VALLE DE LERSUNDI, tomado de ASTIBIA *et al.* (1994).

Vertebrados del Mioceno inferior de las Bardenas y áreas colindantes

En los últimos 20 años se han realizado diversas labores de prospección y excavación en el área de las Bardenas Reales, en el extremo suroccidental del territorio navarro (Fig. 1.13). El conjunto de los niveles estudiados se incluye en las facies fluvio-palustres de la Formación Tudela. Su edad está comprendida entre los pisos Ramblense y Aragoniense del Mioceno inferior (ASTIBIA *et al.*, 1995a; MURELAGA, 2000) y está constituida principalmente por niveles arcillosos, entre los cuales se intercalan capas de caliza lacustre, areniscas y yesos. La Formación Tudela se interpreta como el relleno sedimentario de la parte central de la Cuenca Navarro-Riojana durante el Mioceno inferior-medio por facies aluviales distales, provenientes de los márgenes elevados (Pirineos e Ibérica) y de facies palustres o lacustres. El trabajo en esta zona ha permitido el hallazgo de 20 nuevas localidades en las que se han exhumado abundantes fósiles de vertebrados, principalmente en forma de microrrestos. Se han encontrado fósiles de peces (cipriniformes), anfibios (anuros y urodelos),

tortugas (incluyendo dos nuevas especies de criptodiras), cocodrilos (aligatarioideos), lagartos, anfisbenas, serpientes (bóidos y colúbridos), aves (flamencos) y mamíferos (insectívoros, quirópteros, eomíidos, glíridos, esciúridos, cricétidos, lagomorfos, perisodáctilos y artiodáctilos) (Fig. 6) (ASTIBIA *et al.*, 1995a; MURELAGA, 2000; MURELAGA *et al.*, 1999, 2002, 2004, en prensa; PEREDA SUBERBIOLA *et al.*, 2001). Aunque de manera preliminar, en el área de las Bardenas también se han estudiado invertebrados como los ostrácodos (MURELAGA *et al.*, 1997; RODRÍGUEZ LÁZARO *et al.*, 1998). Estas faunas vivieron durante el Mioceno en ambientes de sabana más o menos arbolada, con lagos y humedales, bajo condiciones climáticas subtropicales.

Dentro del mismo sector noroccidental de la Cuenca del Ebro se encuentran otras localidades fosilíferas: CUENCA *et al.* (1992) citan nuevos niveles en las cercanías de Tudela y del Portillo de Santa Margarita (Bardenas Reales de Navarra). Al noroeste de las Bardenas, se han hallado varios yacimientos en las cercanías de la población rioja-

na de Autol (Mioceno inferior, Biozona X del Ageniense) (CUENCA, 1985; LACOMBA, 1988; ÁLVAREZ & DAAMS, 1994). También en La Rioja se encuentra el yacimiento de Fuenmayor (Biozona Y del Ageniense) (MARTINEZ SALANOVA, 1987). De edades similares a las localidades bardeneras (MN2b-3) son los yacimientos de Miranda de Arga (MURELAGA, 2000) y de Lardero (HERNANDEZ *et al.*, 2003). En las cercanías de las Bardenas cabe destacar el yacimiento navarro de las Yeseras de Monteagudo (Fig. 1.14), al que se le atribuye una edad de Aragoniense medio (ASTIBIA *et al.*, 1985), cuyo estudio fue promovido por el que fuera gran paleontólogo navarro, el Padre MAXIMO RUIZ DE GAONA (ASTIBIA *et al.*, 1996), y el yacimiento de Tarazona de Aragón (Fig. 1.15) (MN5, Biozona D del Aragoniense medio) (ASTIBIA, 1986, 1987; BADIOLA *et al.*, 2001). Desde un punto de vista bioestratigráfico, los yacimientos más modernos de este área serían los de El Buste y La Ciesma (Zaragoza), ambos de edad Aragoniense superior (Biozona F) (AZANZA, 1986).

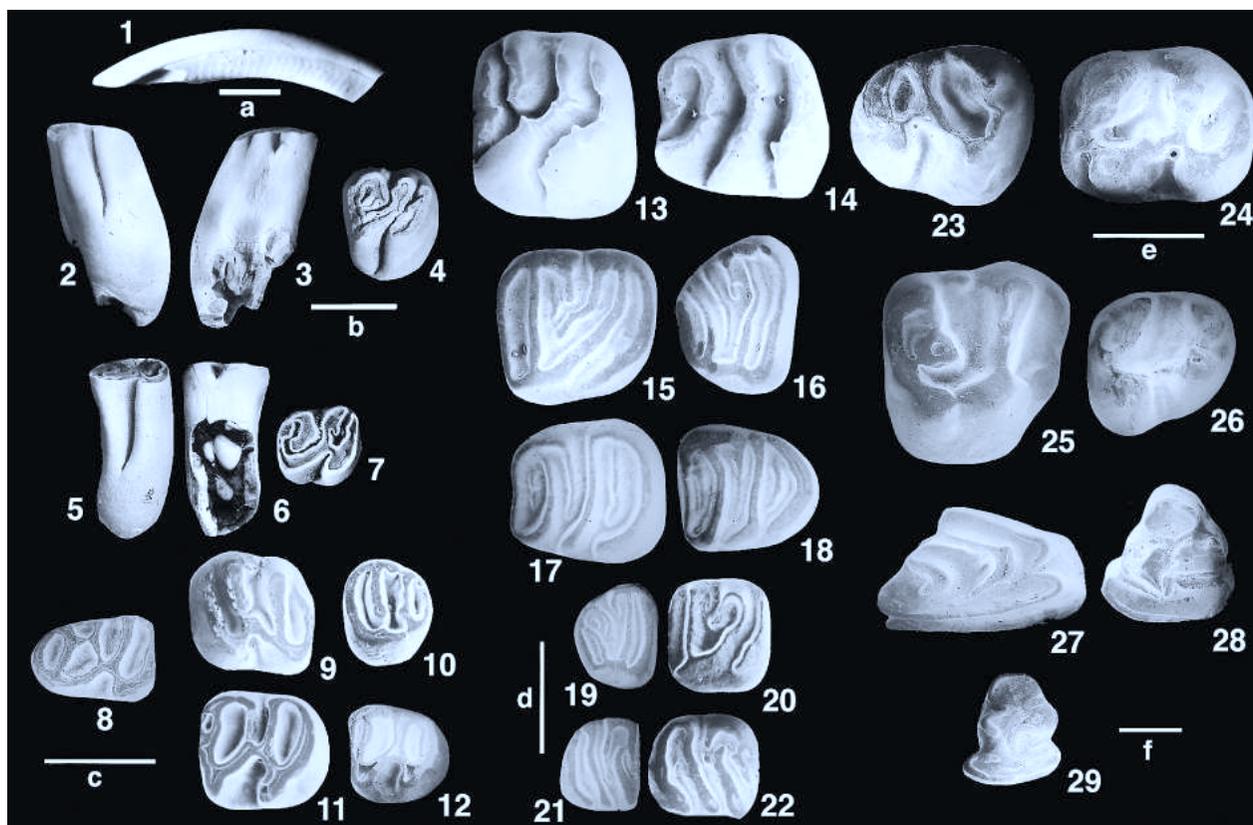


Figura 6. Fósiles de dientes de micromamíferos (Roedores y Lagomorfos) del Mioceno inferior de las Bardenas Reales de Navarra. 1-4, *Stenofiber eseri*. 5-7, *Castoridae* indet. 8-12, *Ligerimys fahlbuschi*. 13-14, *Armantomys parsani*. 15-18, *Pseudodryomys ibericus*. 19-22, *Peridyromys murinus*. 23-24, *Eucricetodon infralactorensis*. 25-26, *Heteroxerus rubricati*. 27-28, *Prolagus vasconiensis*. 29, *Lagopsis penai*. (Barras de escala c, d, e y f = 1mm). Tomado de MURELAGA (2000).

CONCLUSIÓN Y PROSPECTIVAS

Las investigaciones realizadas en los últimos años por el equipo de paleovertebristas de la Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea abarcan un amplia área geográfica de los Pirineos occidentales, con yacimientos paleontológicos de diversas edades (Cretácico a Mioceno) y de distinta naturaleza litológica y ambiente deposicional (marinos y continentales). Tales estudios abordan aspectos tafonómicos, paleobiológicos y bioestratigráficos. Las prospecciones y excavaciones en el área de estudio han permitido descubrir y explotar yacimientos de vertebrados continentales de gran relevancia en el contexto europeo, como es el caso de Laño (Condado de Treviño) para el Cretácico final, Zambrana (Álava) para el Eoceno superior y varias localidades de las Bardenas Reales y áreas colindantes de Navarra para el Mioceno inferior y medio. Asimismo, se ha hallado una notable variedad de icnitas de aves y mamíferos en facies marinas litorales y continentales del Terciario de la Alta Navarra. El estado de conocimiento sistemático de las faunas de vertebrados es aún desigual, ya que las asociaciones fósiles continentales han recibido hasta la fecha mayor atención que las marinas.

Las prospectivas de futuro tienen por objeto profundizar en el estudio paleobiológico de las asociaciones de vertebrados y en el conocimiento de la geología de las formaciones que contienen los niveles fosilíferos. Es importante incidir en el estudio de los procesos fosildiagenéticos a través del análisis petrográfico, mineralógico y geoquímico del hueso fósil para la posterior inferencia paleontológica, así como contextualizar desde un punto de vista geológico los yacimientos de vertebrados, para perfilar aspectos sobre la evolución de los ecosistemas continentales y marinos del Cretácico Superior y Terciario en las regiones estudiadas. Todo ello puede revertir en una mejor valoración de las dimensiones educativa, cultural y patrimonial de estos enclaves naturales.

AGRADECIMIENTOS

A KORO MARIEZKURRENA (Sociedad de Ciencias Aranzadi), por darnos la oportunidad de participar en este número especial de la revista *Munibe*, en

homenaje al PROF. JESÚS ALTUNA. Nuestro agradecimiento a JAVIER ELORZA, XABIER ORUE-ETXEBARRIA, AITOR PAYROS, JUAN IGNACIO BACETA, NESTOR ETXEBARRIA, ARANTZA ARANBURU y otros compañeros de facultad, así como a JESUS ALONSO y J. CARMELO CORRAL (Museo de Ciencias Naturales de Álava, Vitoria-Gasteiz), JORGE MORALES, CARMEN SESÉ y DOLORES SORIA (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid), NATHALIE BARDET, FRANCE DE LAPPARENT, JEAN-CLAUDE RAGE y LÉONARD GINSBURG (Muséum national d'Histoire naturelle, París), SALVADOR MOYA, LOURDES CASANOVAS y PEPE SANTAFÉ (Institut de Paleontologia M. Crusafont, Sabadell), PEPELU SANZ y ÁNGELA BUSCALIONI (Universidad Autónoma de Madrid), GLORIA CUENCA y JOSÉ IGNACIO CANUDO (Universidad de Zaragoza), MIGUEL ANGEL CUESTA (Universidad de Salamanca), SALVADOR GARCÍA (Museo de Paleontología de Cenicero) y Junta de las Bardenas Reales de Navarra, por su ayuda. Gracias asimismo a todos los que han colaborado con nosotros en las labores de campo, en especial a JOSÉ ANTONIO SUEIRO, ANDRÉS FEBRERO, GUILLERMO GARCIA VALDÉS, ELISEO MARTÍNEZ y JOAQUÍN y JOKIN DEL VALLE DE LERSUNDI. También a JESÚS LUIS BELZUNEGUI, GUSTAVO GASPAR, MIGUEL ÁNGEL APESTEGIA, PATXI DEL ROSARIO, ELVIRA AYERRA y JOSÉ FERNÁNDEZ.

Esta investigación ha recibido subvenciones de la Universidad del País Vasco/EHU (Grupo de investigación consolidado 9/UPV 00121.310-15303/2003, periodo 2003-2005), Ministerio de Ciencia y Tecnología (proyecto de investigación BOS2000-1369, 2001-2003) y Ministerio de Educación y Ciencia (proyectos CGL2004-02338 y CGL2004-00780, 2004-2007), así como ayudas de la Diputación Foral de Álava (1993, 1994, 1995, 1996, 2000), Gobierno de Navarra (1995-1997), The Dinosaur Society (1997), Gobierno Vasco (1988, 1997, 1998-2000) y Acción integrada hispano-francesa MEC/MRT (1992).

Los autores desean agradecer al Ministerio de Educación y Ciencia/Ciencia y Tecnología la concesión de una beca predoctoral (A.Ba.), una ayuda postdoctoral y un contrato del Programa Ramón y Cajal (X.P.S.), al Gobierno Vasco la concesión de una beca predoctoral (X.M.) y una beca postdoctoral (A.Ba.), y a la UPV/EHU la concesión de una beca predoctoral (A. Be.).

BIBLIOGRAFÍA

- ÁLVAREZ-SIERRA, M.A. & DAAMS, R.
1994 Synthesis of Late Oligocene/Early Miocene micromammal faunas of the Western part of the Ebro Basin (La Rioja, Spain). *X Jornadas de Paleontología*, 15-18, Madrid.
- ANTÓN, M., LÓPEZ, G. & SANTAMARÍA, R.
1993 Estudio preliminar de la icnofauna miocena del yacimiento de Salinas de Añana (provincia de Álava). *IX Jornadas de Paleontología*, 23-28, Málaga.
- ANTÓN, M., LÓPEZ, G. & SANTAMARÍA, R.
2004 Carnivore trackways from the Miocene site of Salinas de Añana (Alava, Spain). *Ichnos* 11, 371-384.
- ASTIBIA, H.
1986 *Los macromamíferos del Mioceno medio de Tarazona de Aragón (Depresión del Ebro, provincia de Zaragoza)*. Tesis Doctoral, Universidad del País Vasco/EHU, Bilbao (inédita), 265 p.
1987 Los macromamíferos del Mioceno medio de Tarazona de Aragón (Depresión del Ebro, provincia de Zaragoza). *Paleontología i Evolució* 21, 11-42.
- ASTIBIA, H., ARANBURU, A., PEREDA SUBERBIOLA, X., MURELAGA, X., SESÉ, C., CUESTA, M.A., MOYÀ-SOLÀ, S., BACETA, J.I., BADIOLA, A. & KÖHLER, M.
2000 Un nouveau site à vertébrés continentaux de l'Eocène supérieur de Zambrana (bassin de Miranda-Treviño, Alava, Pays basque). *Geobios* 32, 233-248.
- ASTIBIA, H., BUFFETAUT, E., BUSCALIONI, A. D., CAPPETTA, H., CORRAL, C., ESTES, R., GARCÍA GARMILLA, F., JAEGER, J.-J., JIMÉNEZ FUENTES, E., LE LOEUFF, J., MAZIN, J.-M., ORUE-ETXEBARRIA, X., PEREDA SUBERBIOLA, J., POWELL, J.E., RAGE, J.-C., RODRÍGUEZ LÁZARO, J., SANZ, J.L. & TONG, H.
1990 The fossil vertebrates from Laño (Basque Country, Spain): new evidence of the composition and affinities of the Late Cretaceous continental faunas of Europe. *Terra Nova* 2, 460-466.
- ASTIBIA, H., CASTAÑOS, P., MURELAGA, X. & PEREDA SUBERBIOLA, X.
1995b Las faunas de tetrápodos fósiles del País Vasco: una visión de conjunto. *Actas del VI Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía*, Trelew, 23-29.
- ASTIBIA, H., CORRAL, J.C., MURELAGA, X., ORUE-ETXEBARRIA, X. & PEREDA SUBERBIOLA, X. (Coords.)
1999a Geology and Palaeontology of the Upper Cretaceous vertebrate-bearing beds of the Laño quarry (Basque-Cantabrian Region, Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* 14 (Núm. Esp. 1), 1-380.
- ASTIBIA, H., GARCÍA GARMILLA, F., ORUE-ETXEBARRIA, X., RODRÍGUEZ LÁZARO, J., BUSCALIONI, A.D., SANZ, J.L. & JIMÉNEZ FUENTES, E.
1987 The Cretaceous-Tertiary boundary in a sector of the South limb of the Miranda-Treviño synclinal: the first appearance of Chelonia and Archosauria in the Basque Country. *Cretaceous Research* 8, 15-27.
- ASTIBIA, H., GINSBURG, L., JANOO, A., MARTINEZ, E., MURELAGA, X., PEREDA-SUBERBIOLA, X. & SESE, C.
1995a *Primeros datos sobre las faunas de tetrápodos fósiles del Terciario continental de las Bardenas Reales de Navarra (Depresión del Ebro)*. XI Jornadas de Paleontología, Tremp, 41-43.
- ASTIBIA, H., MAZO, A.V. & SANTAFE, 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., MURELAGA, X., PAYROS, A., PEREDA SUBERBIOLA, X. & TOSQUELLA, J.
1999b Tortugas y sirenios fósiles en el Eoceno marino de Navarra y Cuenca de Jaca. *Geogaceta* 25, 15-18.
- ASTIBIA, H., MURELAGA, X. & PEREDA SUBERBIOLA, X.
1996 MÁXIMO RUIZ DE GAONA como prehistoriador y paleontólogo de vertebrados. *Príncipe de Viana*, suplemento de Ciencias 14/15, 65-76.
- ASTIBIA, H. & PEREDA SUBERBIOLA, X.
2003 El trabajo de campo en Paleontología de Vertebrados. Ejemplos en las cuencas surpirenaicas occidentales. In: JIMÉNEZ FUENTES, E. & CIVIS ROVERO, J. (eds.), *Los vertebrados fósiles en la historia de la Vida. Excavación, estudio y patrimonio*. Eds. Universidad de Salamanca, Aquilafuente, 363-381.
- ASTIBIA, H., MURELAGA, X., PEREDA SUBERBIOLA, X., PAYROS, A., BACETA, J.I., BADIOLA, A. & BERRETEAGA, A.
2004 Bird and mammal footprints from the tertiary of Navarre (western Pyrenees). *32nd International Geological Congress*, Florence, Abstracts, p. 599.
- ASTIBIA, H., VALLE DE LERSUNDI, J. DEL & MURELAGA, X.
1994 Icnitas de artiodáctilos (Mammalia) del Paleógeno del Olcoz (Depresión del Ebro, Navarra). *Estudios geológicos* 50, 119-126.
- AZANZA, B.
1986 Estudio geológico y paleontológico del Mioceno del sector Oeste de Borja (prov. de Zaragoza). *Cuadernos de Estudios Borjanos* 17-18, 63-126.
- BACETA J.I., BERNAOLA, G., ORUE-ETXEBARRIA, X., APELLANIZ, E., PUJALTE, V. & CABALLERO, F.
Contribuciones del Pirineo Vasco al conocimiento de la crisis biológica del límite Cretácico-Terciario. *Munibe (Antropología-Arkeología)* 57, .
- BADIOLA, A.
2004 *Estudio paleontológico del yacimiento del Eoceno superior de Zambrana (Álava, Región Vasco-Cantábrica). Tafonomía, Paleobiología de Mamíferos e implicaciones biocronológicas*. Tesis doctoral, Universidad del País Vasco/EHU, Bilbao (inédita), 417 p.

- BADIOLA, A., ASTIBIA, H., MORALES, J., SORIA, D., MURELAGA, X. & PEREDA SUBERBIOLA, X.
2001 Bovidae (Artiodactyla, Mammalia) del Mioceno medio de Tarazona de Aragón (Depresión del Ebro, provincia de Zaragoza). *Estudios geológicos* 57, 71-88.
- BADIOLA, A., ASTIBIA, H., PEREDA SUBERBIOLA, X. & MURELAGA, X.
2002a First record of the genus *Leptolophus* (Mammalia, Perissodactyla) in the Late Eocene (Priabonian) of Europe. *Geodiversitas* 24, 841-848.
- BADIOLA, A., BERRETEAGA, A., ELORZA, J.J., ETXEBARRIA, N., BEOBIDE, G., PEREDA SUBERBIOLA, X. & ASTIBIA, H.
2002b Datos tafonómicos del yacimiento eocénico de Zambrana (Cuenca de Miranda-Treviño, Álava). *XVIII Jornadas de Paleontología y II Congreso Ibérico de Paleontología*, Salamanca, 17-18.
- BADIOLA, A., PEREDA SUBERBIOLA, X. & CUESTA, M.A.
2005 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.
- BARDET, N., CORRAL, J.C. & PEREDA SUBERBIOLA, X.
1993 Primeros restos de reptiles marinos en el Cretácico Superior de la Cuenca Vasco-Cantábrica. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 8, 27-36.
- 1997 Les mosasaures (Squamata) du Crétacé supérieur du Bassin Basco-Cantabrique. *Geobios M.S.* 20, 19-26.
- BERRETEAGA, A., BADIOLA, A., ASTIBIA, H., PEREDA SUBERBIOLA, X., ELORZA, J., ETXEBARRIA, N. & ALVAREZ, A.
2004 Estudio geoquímico de fósiles de vertebrados de varias localidades del Cretácico Superior y Paleógeno de los Pirineos occidentales. *Geogaceta* 36: 171-174.
- CORRAL, J.C.
1996 *Squalicorax pristodontus* (Agassiz, 1843), selacio citado por M. RUIZ DE GAONA en la Sierra de Urbasa (Navarra). Descripción de nuevo material en Álava. *Príncipe de Viana, suplemento de Ciencias* 14/15, 125-136.
- CORRAL, J.C., PEREDA SUBERBIOLA, X. & BARDET, N.
2004 Marcas de ataque atribuidas a un selacio en una vértebra de mosasaurio del Cretácico Superior de Álava (Región Vasco-Cantábrica). *Revista Española de Paleontología* 19, 23-32.
- CRUSAFONT, M., TRUYOLS, J. & RIBA, O.
1966 Contribución al conocimiento de la estratigrafía del Terciario continental de Navarra y Rioja. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España* 90, 53-76.
- CUENCA, G.
1985 Los roedores (Mammalia) del Mioceno inferior de Autol (La Rioja). *Ciencias de la Tierra* 2, 1-96.
- CUENCA, G., CANUDO, J.I., LAPLANA, C. & ANDRES, J.A.
1992 Bio y cronoestratigrafía con mamíferos en la Cuenca Terciaria del Ebro: ensayo de síntesis. *Acta Geologica Hispanica* 27, 127-143.
- ELORZA, J.J., ASTIBIA, H., MURELAGA, X. & PEREDA SUBERBIOLA, X.
1999 Francolite as a diagenetic mineral in dinosaur and other Upper Cretaceous reptile fossil bones (Laño, Iberian Peninsula). *Cretaceous Research* 20, 169-187.
- EZQUERRA DEL BAYO, J.
1850 Ensayo de una descripción general de la estructura geológica del terreno de España en la Península. *Memorias de la Real Academia de Ciencias Madrid*, 161-184.
- HERNÁNDEZ PACHECO, F.
1929 Pistas de aves fósiles en el Oligoceno de Peralta de la Sal (Lérida). *Memorias de la Real Sociedad de España de Historia Natural* 15, 379-382.
- HERNÁNDEZ, J. M., GARCIA FERNÁNDEZ, S., CABALLERO, F., MUÑOZ-JIMÉNEZ, A. & MURELAGA, X.
2003 Estudio sedimentológico de la sucesión con nuevos niveles de vertebrados fósiles del Mioceno inferior de Lardero (La Rioja). *Geogaceta* 34, 55-58.
- IRIARTE, E., BADIOLA, A., HERNÁNDEZ, J.M. & BERRETEAGA, A.
2004 Sedimentología e interpretación paleambiental de la sucesión con niveles de vertebrados fósiles del Eoceno superior de Zambrana (Cuenca de Miranda-Treviño, Álava). *Geogaceta* 34, 131-134.
- LACARRA, E.
1919 Hallazgo importante en las Yeseras de Monteagudo (Navarra). *Boletín de San Nicolás de Tolentino (P.P. Agustinos)*, 385-390.
- LACOMBA ANDUEZA, J. I.
1988 *Estudio de las faunas de micromamíferos del Oligoceno superior y Mioceno inferior en las cuencas de Loranca, Ebro riojano y Ebro aragonés. Aspectos paleoecológicos*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid (inédita), 403 pp.
- LÉCUYER, C., BOGEY, C., GARCIA, J.-P., GRANDJEAN, P., BARRAT, J.-A., FLOQUET, M., BARDET, N. & PEREDA SUBERBIOLA, X.
2003 Stable isotope composition and rare earth element content of vertebrate remains from the Late Cretaceous of northern Spain (Laño): did the environmental record survive?. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 193, 457-471 [Corrigendum *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 196, 427-428].
- MANGIN, J.P.
1962 Traces de pattes d'oiseaux et flutes-casts associés dans un "facies flysch" du Tertiaire Pyrénéen. *Sedimentology* 1, 163-166.
- MARTÍNEZ SALANOVA SANCHEZ, J.
1987 Estudio paleontológico de los micromamíferos del Mioceno inferior de Fuenmayor (La Rioja). *Ciencias de la Tierra* 10, 1-99.
- MORATALLA, J. J., GARCÍA MONDÉJAR, J., SANTOS, V. F., LOCKLEY, M. G., SANZ, J.L. & JIMÉNEZ, S.
1994 Sauropod trackways from the Lower Cretaceous of Spain. *Gaia* 10, 75-84.

- MURELAGA, X.
2000 *Estudio de las faunas de vertebrados del Mioceno inferior de las Bardenas Reales y áreas colindantes (Cuenca del Ebro, Navarra)*. Tesis doctoral, Universidad del País Vasco/EHU, Bilbao (inédita), 363 pp.
- MURELAGA, X., GARCIA GARMILLA, F. & PEREDA SUBERBIOLA, X.
2005 Primeros restos de vertebrados en el Cretácico Superior de Quecedo de Valdivielso (Burgos). *Geogaceta* 37, 195-198.
- MURELAGA, X., LARRASOÑANA, J.C. & GARCÉS, M.
2004 Nueva localidad fosilífera en el Mioceno inferior de las Bardenas Reales de Navarra (Cuenca del Ebro, Península Ibérica). *Geogaceta* 36, 179-182.
- MURELAGA, X., ASTIBIA, H., SESÉ, C., SORIA, D. & PEREDA-SUBERBIOLA, X.
e.p. Mamíferos del Mioceno inferior de las Bardenas Reales de Navarra (Cuenca del Ebro, Península Ibérica). *Munibe*.
- MURELAGA, X., BACETA, J.I., ASTIBIA, H., BADIOLA, A. & PEREDA SUBERBIOLA, X.
2000 Icnitas de perisodáctilos en el Oligoceno de Navarra: posición estratigráfica y sistemática. *Geogaceta* 27, 15-18.
- MURELAGA, X., CABALLERO, F., RODRIGUEZ LAZARO, J., ASTIBIA, H. & PEREDA SUBERBIOLA, X.
1997 Análisis preliminar de los ostrácodos del Mioceno inferior de las Bardenas Reales de Navarra (Cuenca del Ebro). *Geogaceta* 22, 129-132.
- MURELAGA, X., LAPPARENT DE BROIN, F. DE, PEREDA SUBERBIOLA, X. & ASTIBIA, H.
1999 Deux nouvelles espèces de chéloniens dans le Miocène inférieur du Bassin de l'Èbre (Bardenas Reales de Navarra). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, Sciences de la Terre et des planètes* 328, 423-429.
- MURELAGA, X., PEREDA SUBERBIOLA, X., DE LAPPARENT DE BROIN, F., RAGE, J.C., DUFFAUD, S., ASTIBIA, H. & BADIOLA, A.
2002 Amphibians and reptiles from the Lower Miocene of the Bardenas Reales of Navarra (Ebro Basin, Iberian Peninsula). *Geobios* 35, 347-365.
- PAYROS, A., ASTIBIA, H., CEARRETA, A., PEREDA SUBERBIOLA, X., MURELAGA, X. & BADIOLA, A.
2000 The Late Eocene South Pyrenean coastal deposits (Liedena Sandstones, Navarra): facies, benthic microfossil and avian ichnology. *Facies* 42, 107-132.
- PEREDA SUBERBIOLA, X., ASTIBIA, H. & BUFFETAUT, E.
1995 New remains of the armoured dinosaur *Struthiosaurus* from the Late Cretaceous of the Iberian Peninsula (Laño locality, Basque-Cantabric Basin). *Bulletin de la Société géologique de France* 166, 207-211.
- PEREDA SUBERBIOLA, X., ASTIBIA, H., MURELAGA, X., ELORZA, J.J. & GÓMEZ-ALDAY, J.J.
2000 Taphonomy of the Late Cretaceous dinosaur-bearing beds of the Laño Quarry (Iberian Peninsula). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 157, 247-275.
- PEREDA SUBERBIOLA, X., MURELAGA, X., ASTIBIA, H. & BADIOLA, A.
2001 Restos fósiles del cocodrilo *Diplocynodon* (Alligatoroidea) en el Mioceno inferior de la Bardenas Reales de Navarra. *Revista Española de Paleontología* 16, 223-242.
- PEREDA SUBERBIOLA, X., MURELAGA, X., BACETA, J.I., CORRAL, J.C., BADIOLA, A. & ASTIBIA, H.
1999 Nuevos restos fósiles de vertebrados continentales en el Cretácico superior de Alava (Región Vasco-Cantabria): sistemática y posición estratigráfica. *Geogaceta* 26, 79-82.
- PILLERI, G., BIOSCA, J. & VIA, L.
1989 *The Tertiary Sirenia of Catalonia*. Brain Anatomy Institute. Berna (Suiza), 98 pp.
- RAAF, J.F.M. DE, BEETS, C. & KORTENBOUT VAN DER SLUIJS, G.
1965 Lower Oligocene bird-tracks from Northern Spain. *Nature* 207 (4993), 146-148.
- RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ, L.R., VELLIDO, F., DIEZ MONTES, A., GALLASTEGUI, G., GONZÁLEZ CLAVIJO, E., LÓPEZ OLMEDO, F., MARÍN, C., MARTÍN PARRA, L.M., MARTÍN SERRANO, A., MATAS, J., MONTES, M., NOZAL, F., ROLDÁN, F. & RUBIO, F.
2004 *Mapa Geológico de España*, escala 1:2000000. Instituto Geológico y Minero de España.
- RODRÍGUEZ LÁZARO, J., MARTÍN-RUBIO, M. & CABALLERO, F.
1998 Ostrácodos del Mioceno continental de las Bardenas Reales (Navarra): sistemática y paleoecología. *XIV Jornadas de Paleontología*, Tenerife, 147-148.
- RUIZ DE GAONA, M., VILLALTA, J.F. & CRUSAFONT, M.
1946 El yacimiento de mamíferos fósiles de las Yeseras de Monteagudo (Navarra). *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España* 16, 159-185.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (Ed.)
1987 International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Palaeoecology of the European Paleogene. *Münchner Geowissenschaften Abhandlungen* 10, 1-311.