

# Los Lagomorfos (Mammalia) de la sucesión del Mioceno inferior de Calamocha (prov. de Teruel)

Nieves LÓPEZ MARTÍNEZ<sup>1</sup>

## RESUMEN

El estudio de 2.336 ejemplares de Lagomorfos procedentes de 13 yacimientos del Mioceno inferior de Calamocha (Teruel) muestra la existencia de dos líneas evolutivas sincrónicas, *Prolagus* y *Lagopsis*, que presentan fuertes fluctuaciones en su abundancia relativa. El modelo gradualista es el que mejor se aplica a la pauta evolutiva observada en el análisis de caracteres. La interpretación climática que había sido atribuida a estos taxones no se corresponde con la atribuida a los Roedores asociados. La correlación de la sucesión de Calamocha con las de las cuencas de Aquitania (Francia) y del Rin (Alemania) puede establecerse tentativamente sobre la semejanza de los Lagomorfos, pero las asociaciones difieren en su composición y abundancia relativa, lo que puede atribuirse a diferencias paleoambientales.

*Palabras-clave:* Mioceno Inferior Continental. Micromamíferos. Europa Occidental. Evolución. Biocorrelación. Paleoclimatología.

## RÉSUMÉ

L'étude de 2.336 exemplaires de Lagomorphes provenant de 13 localités du Miocène inférieur de Calamocha (prov. Teruel), montre la présence de deux lignées synchroniques d'Ochotonidés, *Prolagus* et *Lagopsis*, avec des fortes fluctuations dans leur abondance relative.

<sup>1</sup> Departamento de Paleontología. Facultad de Ciencias Geológicas. Universidad Complutense de Madrid. 28040-Madrid.

Le modèle gradualiste est celui qui explique le mieux le mode d'évolution observé dans l'analyse de caractères. L'interprétation climatique qui avait été attribuée à ces taxons ne correspond pas avec celle attribuée aux Rongeurs associés. Une tentative de corrélation fondée sur la ressemblance de la sucesion de genres de Lagomorphes peut être proposée entre les bassins de Calamocha, d'Aquitaine (France) et du Rhin (Allemagne), mais les associations diffèrent autant dans leur composition que dans leur abondance relative, décelant des différences de paléoenvironnement.

*Mots-clé:* Miocène Inférieur Continental. Micromammifères. Europe Occidental. Evolution. Biocorrélation. Paléoclimatologie.

## I. INTRODUCCIÓN

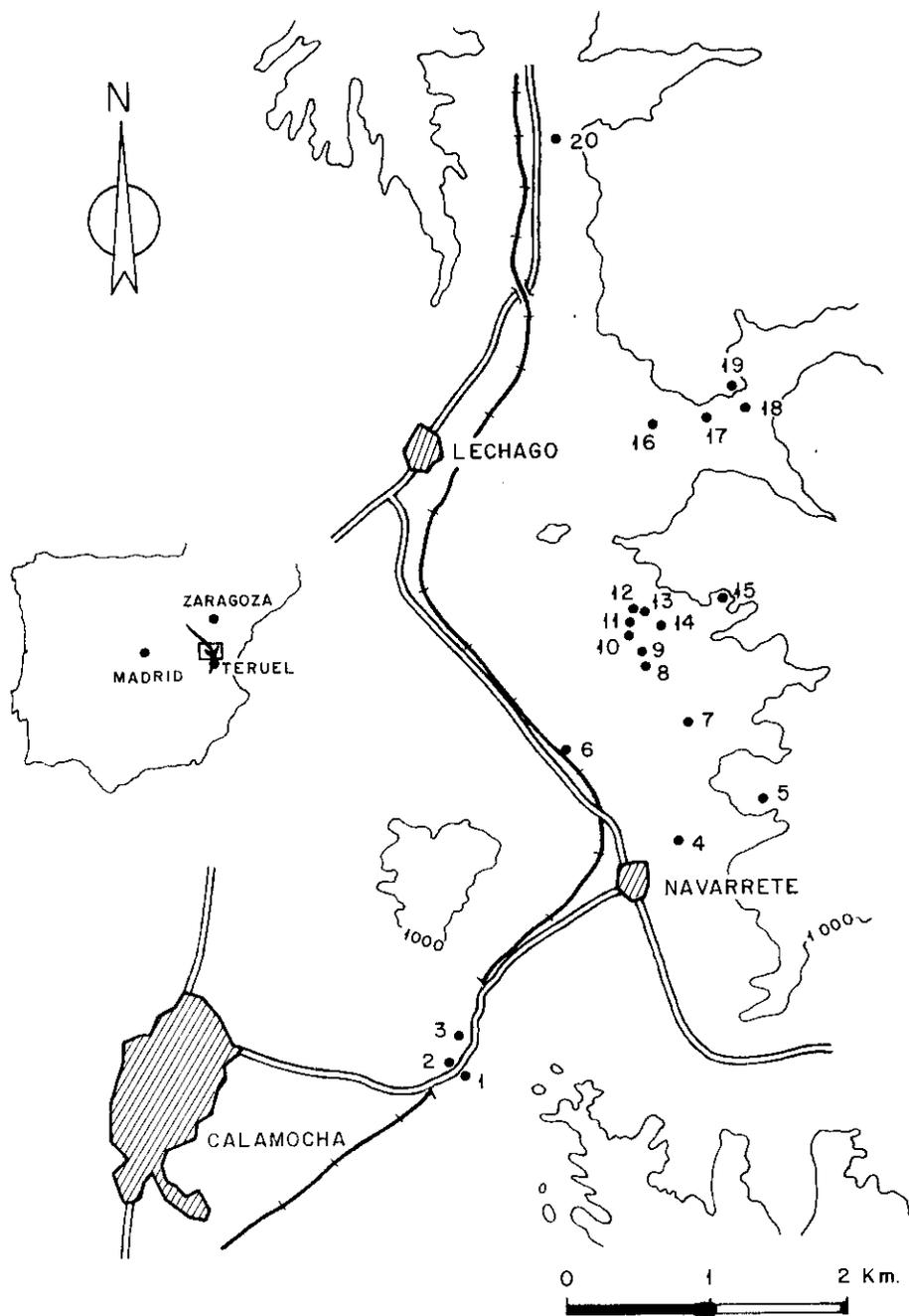
Los sedimentos continentales del Terciario del área de Calamocha, pertenecientes a la cuenca intramontañosa de Calatayud-Teruel, habían sido datados como Mioceno inferior por ADROVER (1972, 1978) con el estudio de la microfauna de Mamíferos del yacimiento de Navarrete del Río.

En 1981, DAAMS y FREUDENTHAL publican la secuencia de Micromamíferos del Aragoniense (Mioceno medio continental) del área de Duroca-Calamocha en la misma cuenca citada. En la región de Calamocha, estos autores añadieron cuatro nuevas faunas (yacimientos de Bañón y Moratilla), que permitieron situar en este área el límite inferior del Aragoniense, referido a la aparición de *Anchitherium* en Europa. En años sucesivos, y en el marco del proyecto «Ramblense» del Instituto Geológico y Minero de España (ver CUENCA y col., 1983), el número de yacimientos del área de Calamocha se ha incrementado hasta más de 20, y constituyen una sucesión estratigráfica única en el mundo, que comprende el tránsito Mioceno inferior-Mioceno medio en ambiente continental.

La fauna de Roedores de esta sucesión ha sido incluida en un modelo de interpretación paleoclimática general para el Mioceno inferior y medio por DAAMS y VAN DER MEULEN (1983). El estudio detallado de las distintas familias de Roedores fósiles está actualmente en curso de realización (G. CUENCA, Sciuridae; M. A. ALVAREZ, Eomyidae; C. SESE, Cricetidae).

---

FIG. 1. Situación de las localidades fosilíferas del Mioceno inferior del área de Calamocha, en la cuenca de Calatayud-Teruel.—1 a 3: La Dehesa 1 a 3.—4: Las Peñas 1, 2.—5: Las Peñas 3.—6: Navarrete.—7: Ramblar 8.—8: Ramblar 4A.—10: Ramblar 7.—11: Ramblar 5A.—12: Ramblar 5B.—13: Ramblar 5C, D.—14: Ramblar 6.—15: Ramblar 10.—16: Valhondo 1.—17: Valhondo 2.—18: Valhondo 3.—19: Valhondo 5.—20. Moratilla.



CUADRO 1.—Distribución de los 2.336 ejemplares estudiados de Lagomorfos del Mioceno inferior de Calamocha (Teruel), por localidades estratigráficamente ordenadas, por taxones y por tipos de piezas dentarias.

Localidad	Taxon	D <sup>2-4</sup> P <sup>2</sup> P <sup>3</sup> P <sup>4</sup> -M <sup>2</sup>				D <sub>3-4</sub> P <sub>3</sub> P <sub>4</sub> -M <sub>3</sub>			TOTAL	
BAÑON 11	<u>Lagopsis peñai</u>			1	1	1	3		6	8
	<u>Prolagus</u> sp.						2		2	
BAÑON 5	<u>Lagopsis</u> sp.			1					1	1
BAÑON 2	<u>Lagopsis peñai</u>		6	8	6		5		25	34
	<u>P. aff. tobieni</u>			4	4		1		9	
MORATILLA	<u>Lagopsis peñai</u>	5	19	30	69	14	39	36	152	386
	<u>P. aff. tobieni</u>	7	33	38	60	20	44	32	234	
LA DEHESA	<u>Lagopsis</u> sp.				1		2		3	8
	<u>Prolagus</u> sp.				3		2		5	
VALHONDO 3	<u>Lagopsis aff. peñai</u>						1	3	4	4
VALHONDO 1	<u>Lagopsis aff. peñai</u>	6	7	38	41	10	25	4	131	200
	<u>P. aff. vasconiensis</u>	7	6	13	23	9	6	5	69	
RAMBLAR 5	<u>Lagopsis aff. peñai</u>	1	11	6	20	2	5	14	59	62
	<u>Prolagus</u> sp.				1	1		1	3	
RAMBLAR 7	<u>Lagopsis aff. peñai</u>	33	35	96	184	59	83	95	585	741
	<u>P. aff. vasconiensis</u>	16	10	24	42	8	16	40	156	
RAMBLAR 4	<u>Lagopsis aff. peñai</u>	3	20	36	39	4	23	16	141	142
	<u>Prolagus</u> sp.							1	1	
RAMBLAR 3	<u>Lagopsis aff. peñai</u>	22	34	78	98	37	57	41	367	401
	<u>P. aff. vasconiensis</u>		5	11	7	2	7	2	34	
RAMBLAR 1	<u>Lagopsis aff. peñai</u>	3	5	15	28	4	11	4	70	
	<u>P. vasconiensis</u>	10	11	17	46	6	10	7	107	178
	<u>Titanomys</u> sp.			1					1	
NAVARRETE	<u>Lagopsis aff. peñai</u>	1		4	2	1	6	5	19	171
	<u>P. vasconiensis</u>	13	10	29	61	7	23	9	152	

El objetivo de esta nota es describir la fauna de Lagomorfos del área de Calamocha, cuyo interés radica en tres aspectos: en primer lugar, su abundancia, habiéndose recogido un total de 2.336 ejemplares de 13 localidades; en segundo lugar, su variabilidad, tanto en las fluctuaciones de sus poblaciones como en sus caracteres morfológicos que permiten describir su evolución. Y, por último, su relación con los Lagomorfos de Francia y Alemania (TOBIEN, 1963, 1974, 1975; LÓPEZ MARTÍNEZ, 1974; RINGEADÉ, 1978, 1979; BUCHER, 1982), pudiendo proponerse una base de correlación, así como una interpretación paleoecológica basada en la distribución latitudinal.

## II. LOS YACIMIENTOS Y SU FAUNA DE LAGOMORFOS

Las localidades fosilíferas que han proporcionado muestras de Lagomorfos son 14, y se encuentran señaladas en el mapa de la figura 1 correspondiente a la hoja 1:50.000 núm. 491 (Calamocha). La distribución de los ejemplares en especies y localidades se ha resumido en el cuadro 1.

El material está constituido en su mayor parte por dientes aislados, siendo excepcionales las mandíbulas más o menos fragmentadas (16) y más raros aún los maxilares (6). El estado de conservación del material es excelente. Los restos proceden del tratamiento de 34.000 kg de sedimento.

La litología de los yacimientos es variada; rara vez arena fina, limolitas y lutitas ocres; generalmente margas grises o verdosas. La secuencia completa tiene unos 150 m de potencia visible, alternando episodios positivos de sedimentación detrítica fina que culminan en un nivel carbonatado discontinuo, expansivo, continuándose con relleno de materiales detríticos en facies más proximales con conglomerados canalizados, arenas y limos claros que corresponden ya al Aragoniense medio.

Los Lagomorfos estudiados, a excepción de un ejemplar de Ramblar I atribuido a *Titanomys* (lám. 1, fig. 5), son Ochotónidos arizodontos de tamaño pequeño, distinguiéndose dos géneros que se asocian en muy diferentes proporciones: *Lagopsis* y *Prolagus*. Cada uno de estos taxones posee una variabilidad poblacional en tamaño y morfología, y una variabilidad cronológica que aparece más o menos clinal. Este último fenómeno, denominado comúnmente tendencia evolutiva es la base de distinción de especies sucesivas o crono-especies. Cuando el supuesto cline se revela como reversible, lo que ocurre con caracteres morfológicos epigenéticos, el sistema queda invalidado. De ello se deriva el interés que para la Paleontología evolutiva tiene

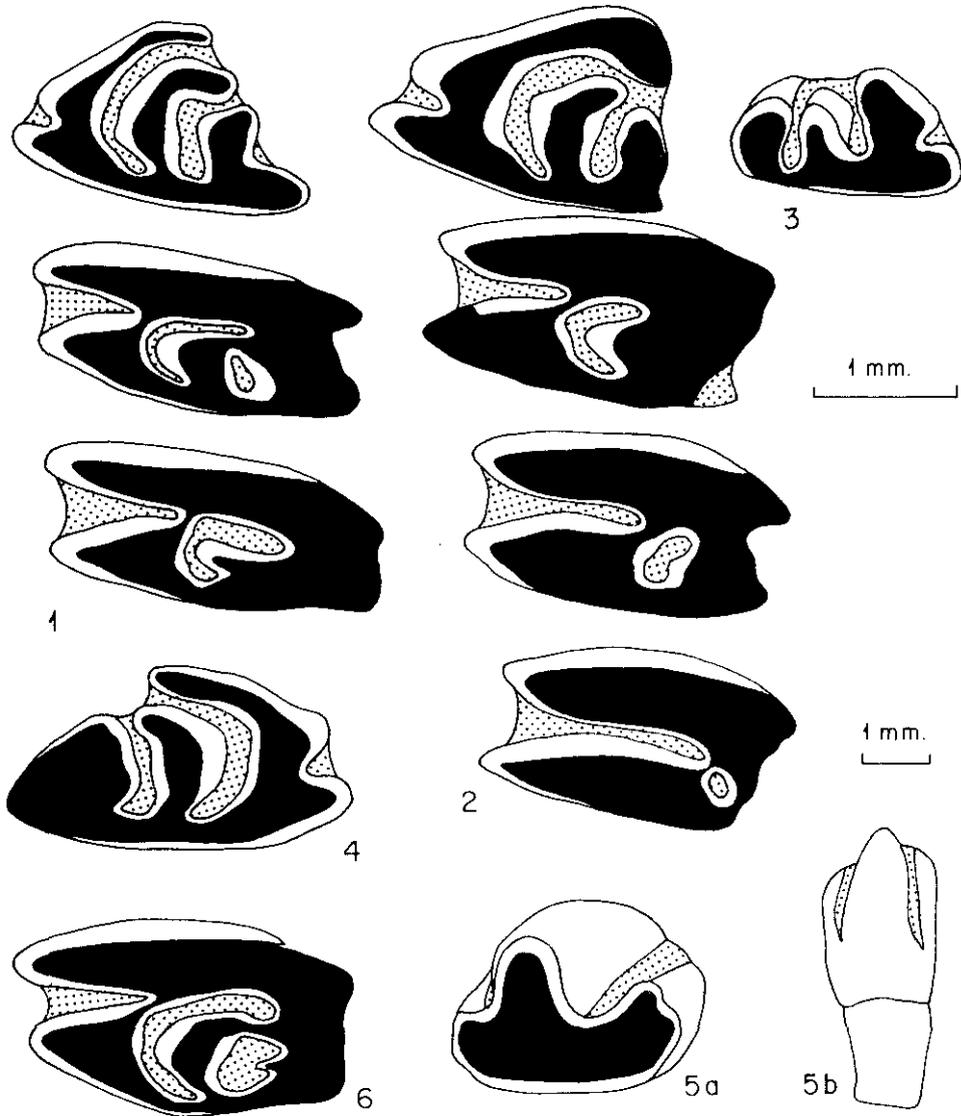


LÁMINA 1.—1. Maxilar izquierdo con P<sup>3</sup>, P<sup>4</sup> y M<sup>1</sup> de *Prolagus* aff. *vasconiensis* de Ramblar 7.—2. Maxilar derecho con P<sup>3</sup>, P<sup>4</sup>, M<sup>1</sup> y M<sup>2</sup> de *Prolagus* aff. *tobieni* de Moratilla (imagen invertida).—3. P<sup>2</sup> superior derecho de *Prolagus* aff. *tobieni* de Moratilla.—4. P<sup>3</sup> superior derecho de *Prolagus vasconiensis* de Navarrete.—5. P<sup>2</sup> superior derecho de *Titanomys* sp. de Ramblar 1. a-vista oclusal; b-vista anterior.—6. P<sup>4</sup> superior izquierdo de *Prolagus vasconiensis* de Navarrete.

el estudio de secuencias o faunas superpuestas en una misma área geográfica lo más aislada posible.

Describiremos a continuación la variabilidad de cada género en la sección de Calamocha antes de confrontar con las interpretaciones evolutivas y paleoecológicas que han sido atribuidas a estos taxones. La terminología empleada en la descripción es la de LOPEZ MARTÍNEZ y THALER, 1975, y puede verse en la figura 2.

### II.1. Género *Prolagus* POMEL

Este género se caracteriza por la fuerte curvatura del mesoflexo en el  $P^3$ , y la presencia de un protoconúlido unido al protocónido en  $P_3$ . Asimismo posee un anterocónido aislado y un centrofléxido en  $P_3$  y una o dos fosetas en  $P^4-M^2$ . No presenta raíces ni  $M_3$ , siendo  $M_2$  trilobulado. La hipsodoncia es mayor que en el género *Lagopsis*, la torsión de sus dientes es menor (lám. 3, fig. 2).

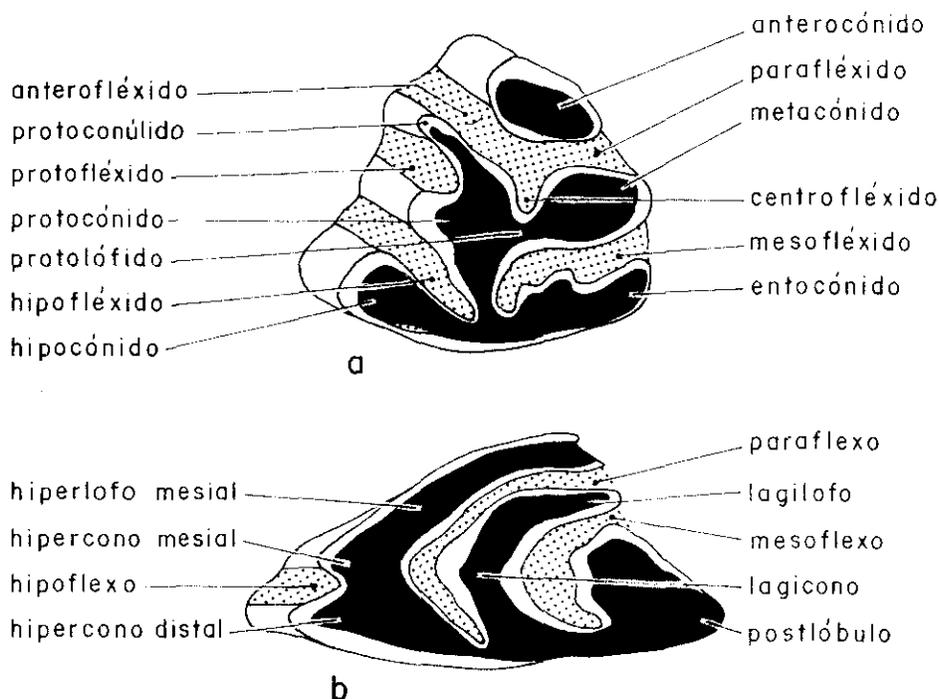


FIG. 2. Nomenclatura empleada en la descripción de los dientes de Lagomorfos.— a)  $P_3$  inferior; b)  $P^3$  superior. Ejemplo: *Prolagus*, según LÓPEZ-MARTÍNEZ, 1974, y LÓPEZ-MARTÍNEZ y THALER, 1975.

En el área de Calamocha, todos los ejemplares de *Prolagus* presentan un protoléfido que fusiona el trigónido de  $P_3$ , es decir, no existe un centrofléfido completo que separe protocónido y metacónido. El anterocónido es siempre menor que el metacónido y aparece siempre aislado. Estas características se encuentran en dos especies de *Prolagus*, *P. vasconiensis* VIRET, del Mioceno inferior y *P. tobieni* LÓPEZ, del Aragoniense. Ambas especies se diferencian en varios caracteres de  $P^{2-4}$  y  $P_3$ , pero nunca se habían encontrado asociadas.

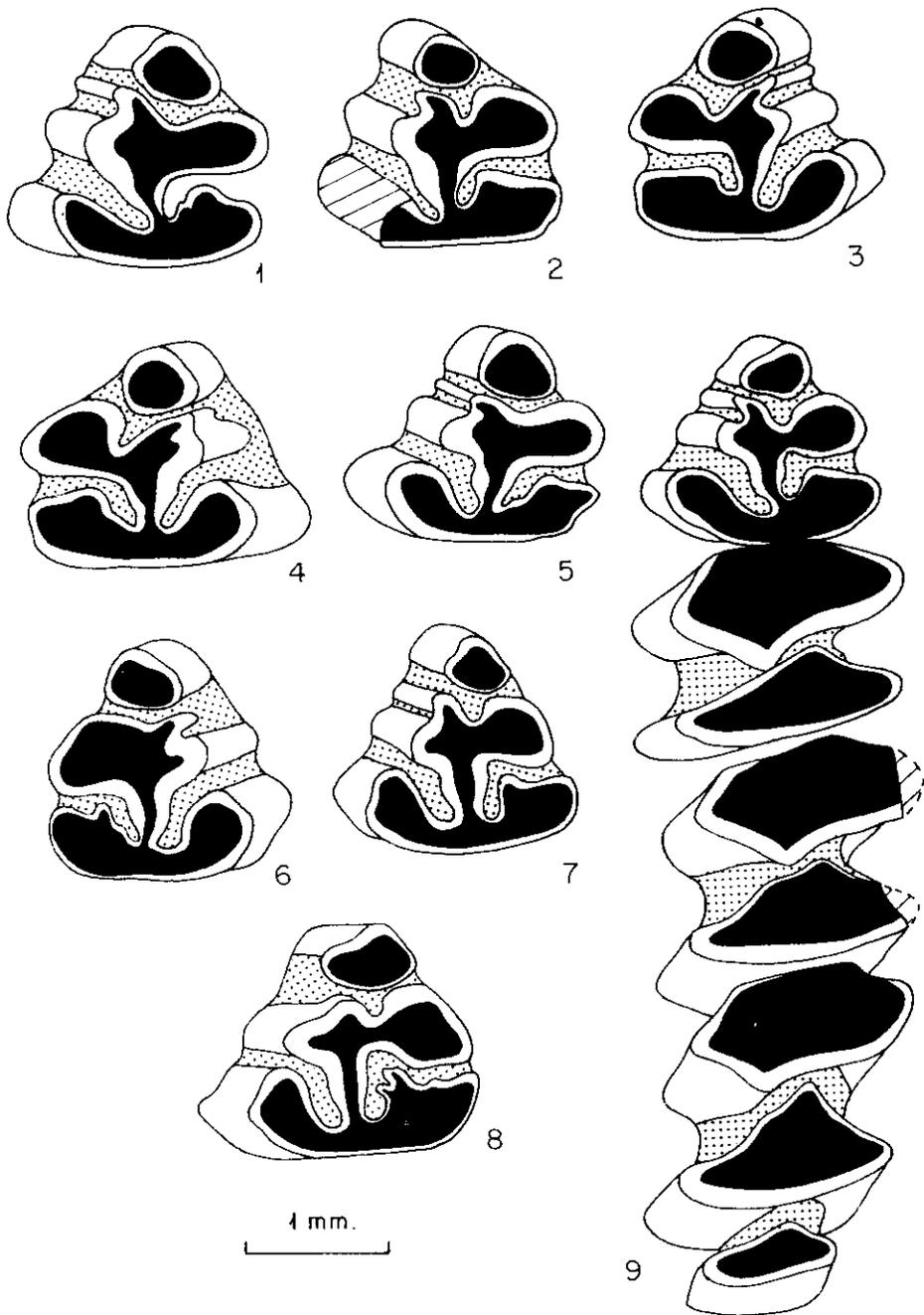
Hemos estudiado la proporción en que aparecen en Calamocha los caracteres típicos de ambas especies. Los caracteres estudiados son seis: 1) hipoflexo de  $P^2$  ausente o presente; 2) lagilofa de  $P^3$  largo o corto; 3) anterocónido de  $P_3$  redondeado o elíptico; 4) centrofléfido de  $P_3$  marcado o débil; 5) mesofléfido de  $P_3$  en ángulo obtuso o en ángulo recto-agudo y 6) protoléfido marcado o débil (ver cuadro 2). El primero de los estadios de los caracteres citados es propio de *P. vasconiensis*, el segundo de *P. tobieni*.

Los morfotipos propios de *P. tobieni* no aparecen todos en un determinado nivel, sino escalonadamente en porcentajes crecientes hasta hacerse dominantes en el yacimiento de Moratilla, en donde aparece el último de los rasgos propios de *P. tobieni*, el anterocónido elíptico. La prueba de la desconexión que estos caracteres presentan entre sí en estas poblaciones está en su combinación al azar, encontrándose las cuatro combinaciones posibles de cada dos caracteres. La asociación de los estadios típicos de ambas especies no se da de forma total en ninguna población de Calamocha, pero son más frecuentes en los yacimientos extremos.

Otro de los rasgos que diferencian ambas especies se encuentra en el  $P^4$ ; *P. vasconiensis* mantiene dos fosetas durante gran parte de la vida del individuo, mientras que en *P. tobieni* la mesofoseta desaparece rápidamente con el desgaste, conservando únicamente la para-foseta. Pero el  $P^4$  de *P. tobieni* se confunde entonces con el  $M^1$  de *P. vasconiensis*, por lo que no es posible distinguir inequívocamente los dientes aislados. En los maxilares en donde  $P^2$  está asociado a  $P^4$  es posible asegurar, gracias a la combinación de ambos, si el ejemplar pertenece a *P. vasconiensis* (lagilofa larga, dos fosetas, lám. 1, fig. 1), o a *P. tobieni* (lagilofa corta, una foseta, lám. 1, fig. 2), caso de Ramblar 7 y Moratilla, respectivamente.

---

LÁMINA 2.—1.  $P_3$  izquierdo de *Prolagus vasconiensis* de Navarrete.—2.  $P_3$  izquierdo de *P. vasconiensis* de Ramblar 1.—3.  $P_3$  derecho de *P. vasconiensis* de Ramblar 1.—4.  $P_3$  derecho de *P. aff. vasconiensis* de Ramblar 7.—5.  $P_3$  izquierdo de *P. aff. vasconiensis* de Ramblar 7. *Prolagus aff. tobieni* de Moratilla: 6.  $P_3$  derecho.—7 y 8.  $P_3$  izquierdos.—9. Serie dentaria inferior izquierda con  $P_3$ ,  $P_4$ ,  $M_1$  y  $M_2$ .



Se puede interpretar estos datos bajo dos hipótesis: A) una sola especie se modifica gradualmente, adquiriendo rasgos nuevos hasta eliminar los caracteres primitivos, y B) una especie inicial es reemplazada por otra especie próxima, con la que compite hasta la extinción o el desplazamiento de la primera.

Estas dos hipótesis están en la base de los modelos evolutivos en Paleontología: evolución filética o gradualista en el primer caso, especiación o evolución puntuacionista en el segundo. En nuestro modelo, la aparición sucesiva y estocástica de los caracteres sugiere una evolución gradual; un caso de reemplazamiento mostraría la entrada de una nueva especie con aparición brusca de nuevos caracteres y combinaciones seleccionadas y estables. Mientras no se ponga de manifiesto la existencia de discontinuidades en el interior de estas poblaciones, la hipótesis gradualista es la que mejor se aplica a los datos.

CUADRO 2.—Distribución porcentual de los caracteres diferenciales de *Prolagus vasconiensis* y *P. tobieni* en el Mioceno inferior de Calamocha.—1. Hipoflexo de  $P^2$ : a-ausente, b-presente.—2. Lagilofo de  $P^2$ : a-largo, b-corto.—3. Anterocónido de  $P_3$ : a-circular, b-elíptico.—4. Centrofléxido de  $P_3$ : a-marcado, b-débil.—5. Mesofléxido de  $P_3$ : a-obtuso, b-recto o agudo.—6. Protofléxido de  $P_3$ : a-marcado, b-débil.

Localidad	Caracteres <i>P. vasconiensis</i>						Caracteres <i>P. tobieni</i>						Nº ejemplares		
	$p^2$		$p^3$		$P_3$		$p^2$		$p^3$		$P_3$		$p^2 \cdot p^3$	$P_3$	
	1a	2a	3a	4a	5a	6a	1b	2b	3b	4b	5b	6b			
MORATILLA	42	28	80	46	25	62	58	72	20	54	75	38	33	38	44
VALHONDO 1	65	70	100	50	66	66	35	30		50	33	33	6	13	6
RAMBLAR 7	90	70	100	40	70	50	10	30		60	30	50	10	24	16
RAMBLAR 3	100	75	100	40	60	82		25		60	40	18	5	11	7
RAMBLAR 1	100	100	100	45	70	50				55	30	50	11	17	10
NAVARRETE	100	100	100	70	100	30				30		70	10	29	23

## II.2 Género *Lagopsis* SCHLOSSER

Este género presenta típicamente un mesoflexo recto, corto o ausente en  $P^3$ , y un anterocónido soldado al trigónido en  $P_3$ . Asimismo se caracteriza por la pérdida de las fosetas en  $P^4-M^2$ , y la presencia de un  $M_3$  reducido. La corona de  $P_3$  es recta, y la de los molares superior-

res presenta mayor torsión que en *Prolagus* y menor hipsodancia (lám. 3, fig. 1), aunque el mismo radio de curvatura.

Cada una de las poblaciones de *Lagopsis* del área de Calamocha presenta una morfología y tamaño poco variable, lo que indica la existencia de una única especie en cada población, como es frecuente en las asociaciones de Lagomorfos tanto actuales como fósiles, en donde la mayoría de los géneros son monotípicos.

La variabilidad morfológica de la dentición de *Lagopsis* se encuentra principalmente en el desarrollo del mesoflexo en P<sup>3</sup>, la profundidad del hipoflexo en P<sup>4</sup> y la forma y desarrollo del anterocónido en P<sub>3</sub>. Los tres caracteres, sobre todo los dos primeros, varían con la edad del individuo. Su estudio requiere una división previa de la población en clases de edad. Simplificamos el análisis reduciéndolo al estudio del tercer carácter que está menos ligado al tamaño. Su variabilidad puede agruparse en tres tipos:

- A) Anterocónido redondeado y pequeño, menor o igual al metacónido.
- B) Anterocónido redondeado y grande, mayor que el metacónido.
- C) Anterocónido comprimido y grande, que puede tener estrías.

Los tres morfotipos aparecen en la especie *Lagopsis peñai* ROYO (ver LÓPEZ MARTÍNEZ, 1977). Esta especie puede presentar también, en pequeña proporción, un cuarto tipo de anterocónido D) grande y dividido en dos por un anterofléxido, estadio característico de la especie *Lagopsis verus* HENSEL del Aragoniense superior, que está ausente de las poblaciones aquí estudiadas.

En el cuadro 3 se resume la distribución de la variación del anterocónido en el P<sub>3</sub> de *Lagopsis* de Calamocha. El tipo C aparece al nivel de Ramblar 3 en pequeño porcentaje (6 a 15 por 100) hasta el nivel de Moratilla en donde es dominante, al igual que en las poblaciones del Aragoniense (LÓPEZ MARTÍNEZ, 1977), lo que caracteriza a la especie *L. peñai*.

En las poblaciones inferiores al nivel de Moratilla, la variabilidad del anterocónido va acompañada por una diferencia en el desarrollo del parafléxido. Ambas estructuras, sin embargo, no están ligadas, pudiendo encontrarse todas las combinaciones posibles de anterocónidos tipo A y B, con parafléxidos largos y cortos. El tipo C, sin embargo, siempre aparece ligado al parafléxido largo.

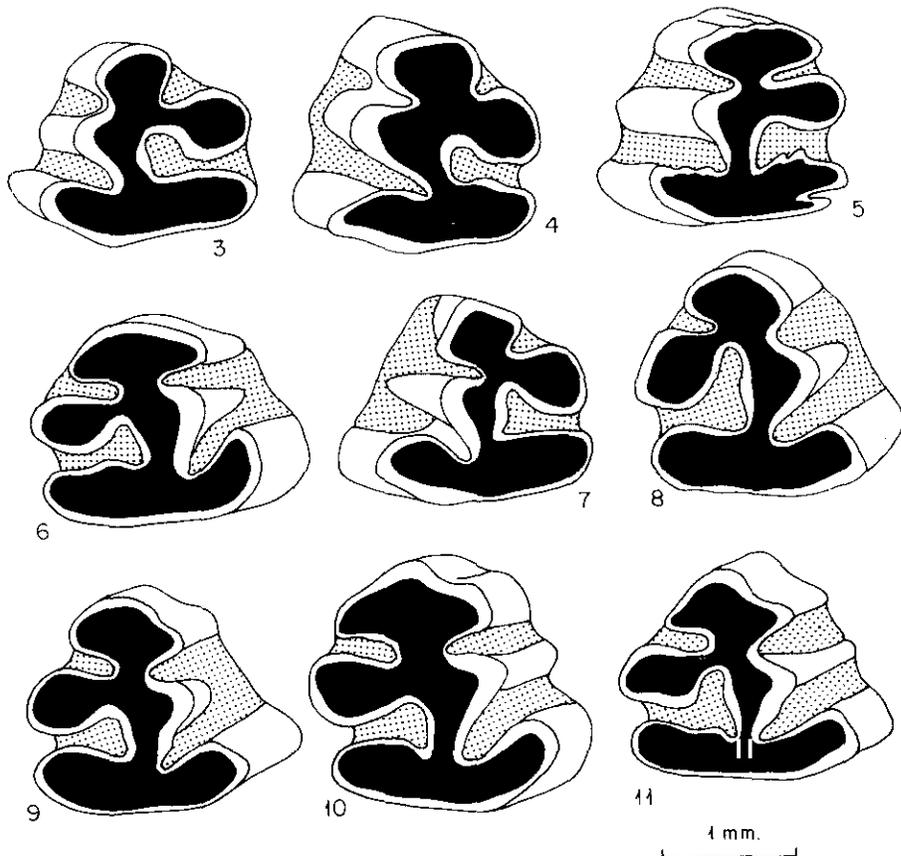
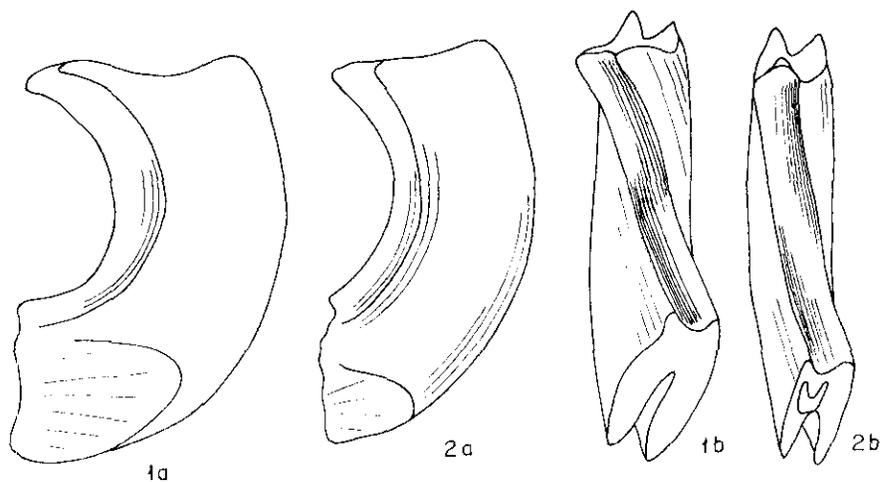
La combinación anterocónido tipo A/parafléxido muy corto es propia de la especie «*Lagopsis*» *spiracensis* BAUDELLOT y CROUZEL, que fue descrita como subespecie de *L. peñai* y posteriormente elevada

CUADRO 3.—Distribución en porcentaje de los tres morfotipos distinguidos en base al anteroconónido de  $P_3$  de *Lagopsis* en las poblaciones del Mioceno inferior de Calamocha.

Localidades	Tipos de anteroconónido $P_3$ <i>Lagopsis</i>			Total $P_3$
	 			
	A. pequeño ant. < met.	B. grande ant. > met.	C. grande ant. >> met.	
BAÑON 11			100	3
BAÑON 2		40	60	5
MORATILLA		39	61	39
LA DEHESA		100		2
VALHONDO 1	38	56	6	25
RAMBLAR 5		100		5
RAMBLAR 7	41	52	7	83
RAMBLAR 4	33	52	15	23
RAMBLAR 3	60	32	8	57
RAMBLAR 1	64	36		11
NAVARRETE	100			6

al rango específico (DÍAZ MOLINA y LÓPEZ MARTÍNEZ, 1979; BUCHER, 1982). Sin embargo, la población-tipo de Spira-de-Conflent (BAUDELLOT y CROUZEL, 1974, p. 321, figs. 3 y 4) muestra rasgos mucho más primitivos en sus dientes superiores, descritos por error como *Prolagus vasconiensis*, pues conserva las fosetas en  $P^4$  y  $M^1$ . Asimismo, su  $P^3$ , característico de *Marcuinomys* y *Lagopsis*, posee un mesoflexo recto y corto, lo que indica su proximidad con *Marcuinomys* y lo aleja del género *Prolagus*, que siempre tiene un mesofléxido largo y curvo en

LÁMINA 3.—1. *Lagopsis* aff. *peñai* de Ramblar 7. a-vista anterior; b-vista labial.—2. *Prolagus* aff. *vasconiensis* de Ramblar 7. a-vista anterior; b-vista labial. *Lagopsis* aff. *peñai*.—3.  $P_3$  izquierdo de Navarrete, tipo A.—4.  $P_3$  izquierdo de Ramblar 1, tipo B.—5.  $P_3$  izquierdo de Ramblar 3, tipo C.—6.  $P_3$  derecho de Ramblar 4, tipo C.—7.  $P_3$  izquierdo de Ramblar 7, tipo A.—8.  $P_3$  derecho de Valhondo 3, tipo B. *Lagopsis* *peñai*.—9 y 10.  $P_3$  derechos de Moratilla, tipo C.—11.  $P_3$  derecho de Bañon 11, tipo C.



su P<sup>3</sup>. Las fosetas de P<sup>4</sup>-M<sup>1</sup> y la morfología del P<sup>3</sup> (fig. 3 del trabajo citado), semejantes a las piezas homólogas de Marcoin (ver LAVOCAT, 1951, lám. 19, figs. a-f; TOBIEN, 1974, fig. 91), son concluyentes para incluir en el género *Marcuinomys* a dicha especie.

Así pues, las poblaciones de *Lagopsis* del Mioceno inferior del área de Calamocha muestran la aparición de un anterocónido comprimido, ensanchado, y un parafléxico largo, típicos de *L. peñai*, a partir de un tipo de anterocónido pequeño, redondeado, y parafléxico muy corto que se encuentra en *Marcuinomys spiracensis*. Las poblaciones cronológica y morfológicamente intermedias de los niveles desde Navarrete hasta Valhondo 1 no pueden incluirse en ninguno de los dos taxones, y provisionalmente las denominaremos como *Lagopsis aff. peñai*.

La especie *Lagopsis cadeoti* VIRET de Estrepouy, supuestamente distinta a *L. peñai* por tener anterocónido elíptico en vez de triangular (BUCHER, 1982) muestra una proporción de morfotipos C aún mayor que en Moratilla (tipo A = 0 %, tipo B = 17 %, tipo C = 83 %, total P<sub>3</sub> = 16). En Moratilla aparecen tanto anterocónidos elípticos como triangulares (lám. 3, figs. 9, 10), por lo que la distinción de *L. cadeoti* y *L. peñai* es insuficiente. Las diferencias de tamaño aducidas por BUCHER (1982) no parecen justificadas en sus tablas de medidas. *L. cadeoti* debe por el momento considerarse sinónimo de *L. peñai*, como ya señalaron VILLALTA y CRUSAFONT (1947).

### III. CORRELACIÓN E INTERPRETACIÓN PALEOCLIMÁTICA

Desde el Oligoceno superior hasta el Mioceno inferior, TOBIEN (1975) define en Alemania cuatro zonas basadas en Lagomorfos: zona A con *Amphilagus antiquus*, zona B con *Titanomys*, zona C con una especie de *Prolagus* y zona D con dos especies de *Prolagus*. La sucesión de Lagomorfos en este período en Francia es menos conocida, apareciendo en los niveles más recientes diferencias atribuibles a un componente biogeográfico y/o paleoclimático. La unidad MN 0 contiene *A. antiquus*, la MN 1 y MN 2a presentan *Titanomys*, y en la unidad MN 2b aparecen *Prolagus vasconiensis* y *Lagopsis*, que continúan en la unidad MN 3 (zonación de MEIN, 1975). Las diferencias más notables respecto a Alemania son a) la menor diversidad de *Prolagus*, y b) la presencia, aunque en pequeña proporción, de *Lagopsis*, que no aparece en Alemania hasta el final del Mioceno medio.

En España no se ha registrado aún ninguna fauna con *A. antiquus*. Las faunas de Bergasa y Autol (CUENCA, 1983), situadas en la unidad X de DAAMS y VAN DER MEULEN (1983), no contienen Lagomorfos. Santa Cilia, en la unidad Y, contiene *Titanomys* (LÓPEZ MARTÍNEZ, 1977).

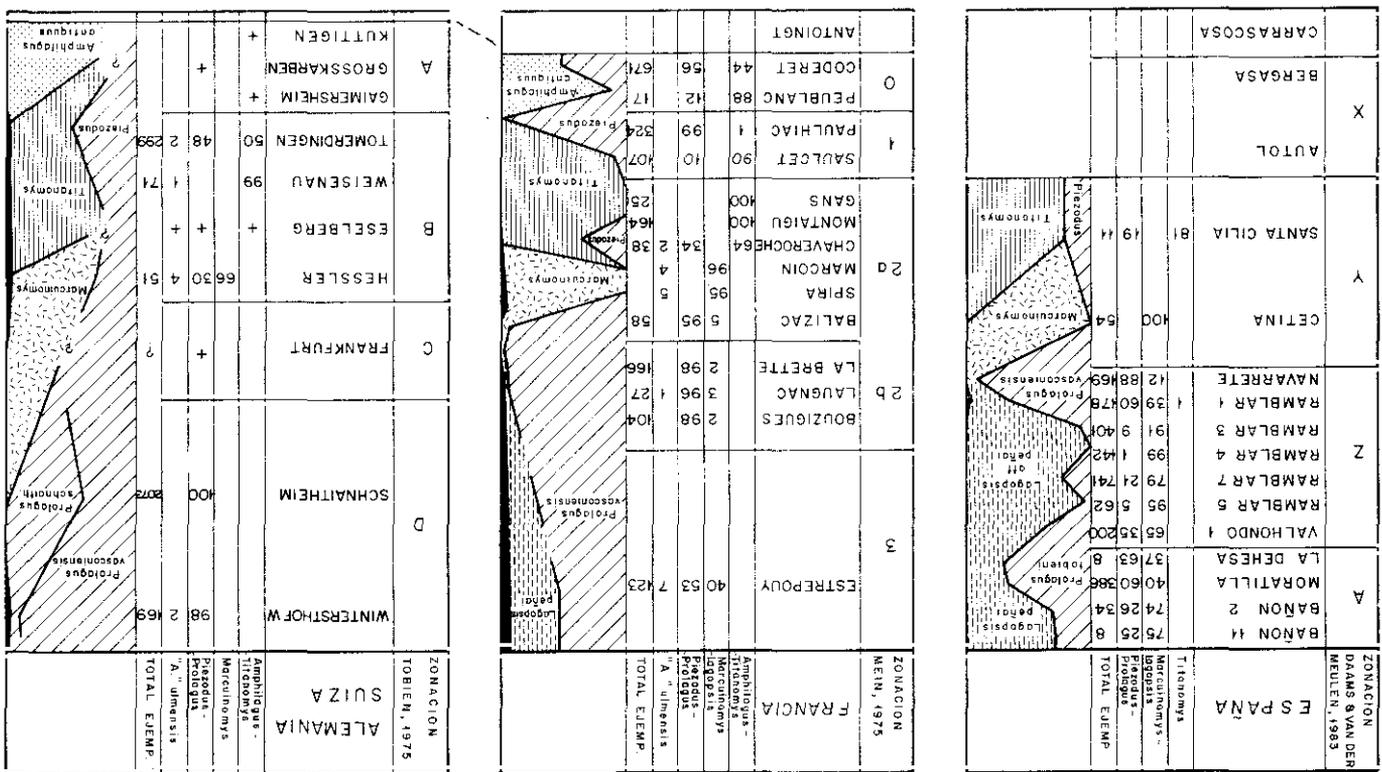


FIG. 3: Distribución de la fauna de Lagomorfos en tres regiones de Europa Occidental durante el Oligoceno superior y Mioceno inferior, con indicación de la abundancia relativa y la correlación propuesta entre escalas regionales.

Las localidades de Calamocha con *Lagopsis* y *Prolagus* se dividen entre las unidades Z y A. *Lagopsis* en España es mucho más abundante, y *Prolagus* presenta mayor variabilidad que en Francia. En la figura 3 se han representado las faunas de Lagomorfos de las tres regiones de Europa Occidental indicando su posible correlación y su abundancia relativa.

*Lagopsis* presenta una clara distribución meridional, aumentando su abundancia relativa al disminuir la latitud. Este hecho anteriormente descrito por nosotros (LÓPEZ MARTÍNEZ, 1977, fig. 15) ha sido interpretado por MEIN (1983) como indicador de los requerimientos térmicos mayores de *Lagopsis* en relación con los demás Ochotónidos del Neógeno europeo.

La interpretación paleoclimática de las faunas de Roedores del área de Calamocha (DAAMS y VAN DER MEULEN, 1983) permite contrastar la hipótesis de MEIN. Estos autores sitúan en la zona Z, en donde *Lagopsis* es especialmente abundante, un máximo de frío para el Neógeno de España, basándose en las proporciones relativas entre *Peridromys murinus* y *Microdyromys*. Este último taxón sería un indicador termófilo que se encuentra prácticamente ausente de las faunas de esta unidad. Ambas hipótesis, por tanto, son contradictorias, y uno de los dos taxones supuestamente termófilos no lo es, o es euritermo.

Las fluctuaciones de *Prolagus* y *Lagopsis* en el área de Calamocha no son atribuibles al azar, por estar relacionadas con las de los Roedores de la misma secuencia. La zona Z presenta fuertes oscilaciones del hamster *Eucricetodon*, que es el principal Cricétido de estas faunas. *Eucricetodon* es muy abundante en Navarrete (> 50 %), y después se hace muy raro (8 % en Ramblar 1, ausente en Ramblar 3 y 4, 16 % en Valhondo 1) hasta prácticamente desaparecer en la zona A. Las fluctuaciones de *Prolagus* en la zona Z coinciden estrechamente con las de *Eucricetodon*, sugiriendo que ambos taxones están ligados a un mismo factor ecológico.

Este factor podría ser la humedad relativamente alta. *Prolagus* vuelve a ser abundante en las zonas A y B, donde ya no hay *Eucricetodon* pero abundan los Eomyidos. Este hecho ha sido relacionado por DAAMS y VAN DER MEULEN (1983) con un aumento de la humedad relativa, lo que sugeriría que *Prolagus* es un taxón higrófilo. Aunque esta interpretación es plausible, la ausencia de *Prolagus* en asociaciones de hábitat húmedo, como Buñol en el Aragoniense, y su sustitución por *Lagopsis* indica que la humedad relativa no es el factor limitante de las fluctuaciones de estos Ochotónidos, aunque pueda tener un papel relevante en ellas.

En conclusión, los Lagomorfos en el Mioceno inferior constituyen un excelente material para el estudio evolutivo, biostratigráfico y paleoecológico. En el aspecto evolutivo, las dos líneas estudiadas,

*Prolagus* y *Lagopsis*, parecen ajustarse mejor a una evolución gradualista. Desde el punto de vista biostratigráfico, permiten una precisión a nivel de biozona semejante a la de los Roedores. En el aspecto paleoecológico, su distribución geográfica marcadamente latitudinal y sus grandes fluctuaciones relativas coincidentes con las de otros micromamíferos, prueban su estrecha relación con el medio y permiten contrastar las hipótesis establecidas sobre otros taxones.

## BIBLIOGRAFIA

- ADROVER, R. (1972), Yacimiento de micromamíferos en Navarrete del Río (provincia de Teruel, España). Nota preliminar. *Acta geológica hispánica*, Barcelona, 7 (6): pp. 176-177.
- (1978), Les Rongeurs et Lagomorphes (Mammalia) du Miocène inférieur continental de Navarrete del Río (province de Teruel, Espagne). *Docum. Lab. Géol. Sci. Lyon*, 72: pp. 43-47.
- BAUDELLOT, S., y CROUZEL, F. (1974), La faune burdigalienne des gisements d'Espira de Conflent (Pyrénées Orientales). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 110 (3-4): pp. 311-326.
- BUCHER, H. (1982), Etude des genres *Marcuinomys* LAVOCAT et *Lagopsis* SCHLOSSER (Lagomorpha, Mammalia) du Miocène inférieur et moyen de France. Implications biostratigraphiques et phylogénétiques. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, París, 4 (1-2): pp. 43-74.
- CUENCA, G. (1983), Nuevo yacimiento de Vertebrados del Mioceno inferior del borde meridional de la Cuenca del Ebro. *Estudios Geol.*, Madrid, 39: pp. 217-224.
- CUENCA, G.; DAAMS, R.; FREUDENTHAL, M.; GABALDÓN, V.; LACOMBA, J. I.; LÓPEZ-MARTÍNEZ, N.; SACRISTÁN, M. A., y VEGA, C. (1983), La sucesión de micromamíferos en el Mioceno inferior de España. El proyecto «Ramblense». *Col-Pa*, 38: pp. 7-12.
- DAAMS, R., y FREUDENTHAL, M. (1981), Aragonian: the Stage concept versus Neogene Mammal zones. *Scripta Geologica*, Leiden, 62: pp. 1-17.
- DAAMS, R., y VAN DER MEULEN, A. (1983), Paleoenvironmental and Paleoclimatic interpretation of Micromammal faunal succession in the Upper Oligocene and Miocene of North Central Spain. *Interim-Coll. RCMNS Paleoclimatic Evol.*, Montpellier (preprint).
- DÍAZ MOLINA, M., y LÓPEZ MARTÍNEZ, N. (1979), El Terciario continental de la Depresión Intermedia (Cuenca). Biostratigrafía y Paleogeografía. *Estudios geol.*, Madrid, 35: pp. 149-167.
- LAVOCAT, R. (1951), Révision de la faune des mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. *Sci. Avenir.*, París, 153 p.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N. (1974), Evolution de la lignée *Piezodus-Prolagus* (Lagomorpha, Ochotonidae) dans le Cénozoïque d'Europe sud-Occidentale. *Thèse Univ. Sci. Tech. Languedoc. Acad. Montpellier*, 165 pp., 18 láms.
- (1977), Revisión sistemática y biostratigráfica de los *Lagomorpha* (Mammalia) del Terciario y Cuaternario inferior de España. *Tesis doctoral*. Universidad Complutense de Madrid, 470 pp.
- LÓPEZ MARTÍNEZ, N., y THALER, L. (1975), Biogéographie, évolution et compléments à la systématique du groupe d'Ochotonidés *Piezodus-Prolagus* (Mammalia, Lagomorpha). *Bull. Soc. Géol. France*, París, 7 (17) 5: pp. 850-866.

- MEIN, P. (1975), Proposition de Biozonation du Neogene Méditerranéen à partir des Mammifères, in ALBERDI, M. T., y AGUIRRE, E. (Eds.). *Actas I Col. Int. Biostrat. Neog. sup. Cuat. Inf. Trab. Neog. Cuat.*, Madrid, 4: pp. 112-113.
- (1983), Composition quantitative des faunes de Mammifères du Miocène moyen et supérieur de la région Lyonnaise. *Interim-Coll. RCMNS Paleoclimatic Evol.* Montpellier, pp. 75-79 (preprint).
- RINGEADE, M. (1978), Contribution à la biostratigraphie des faciès continentaux d'Aquitaine (Eocène supérieur-Miocène inférieur) para l'étude des Micromammifères et des Charophytes. Thèse ès Sciences. Université de Bordeaux III, 572: 318 pp.
- (1979), Découverte de nouveaux Lagomorphes dans le Miocène inférieur d'Aquitaine et implications biostratigraphiques. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, Bordeaux, 26: pp. 111-157.
- TOBIEN, H. (1963), Zur Gebiss-Entwicklung Tertiärer Lagomorphen (Mamm.) Europas. *Notizbl. Hess. L.-Amt. Bodenforsch*, Wiesbaden, 91: pp. 16-35.
- (1974), Zur Gebissstruktur, Systematik und Evolution der Genera *Amphilagus* und *Titanomys* (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen im jüngeren Tertiär Mittel- und Westeuropas. *Mainzer geowiss. Durs. Mitt. Mainz*, 3: pp. 95-214.
- (1975), Zur Gebissstruktur, Systematik und Evolution der Genera *Piezodus*, *Prolagus* und *Ptychoprolagus* (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen im Jüngeren Tertiär Mittel- und Westeuropas. *Notizbl. Hess. L.-Amt. Bodenforsch*, Wiesbaden, 103: pp. 103-186.
- VILLALTA, J. F., y CRUSAFONT, M. (1947), Sobre la probable identidad de dos especies Miocénicas de *Lagopsis*. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat.*, Madrid, 45 (5-6): pp. 367-374.