

## Un nuevo método de estudio de la ciclicidad en el crecimiento de las escamas ganoideas, aplicado a Fontllonga 3 (Paleoceno Inferior, Lleida)

*A new method for the study of the cyclicity in the growth of ganoid scales applied to Fontllonga 3 (Lower Palaeocene, Lleida, Spain)*

Isabel IGLESIAS MARTÍN<sup>1</sup> y Rodrigo SOLER GIJÓN<sup>2</sup>

### RESUMEN

En este trabajo se estudia la morfología y la histología de las escamas óseas ganoideas (lepidosteoides) provenientes del yacimiento de Fontllonga 3 (cuenca de Tremp, Lleida), de edad Paleoceno Inferior, con el objetivo de conocer las pautas de crecimiento que presentan. Se realiza un análisis del crecimiento alométrico de las escamas ganoideas, con una descripción detallada de la disposición en cuña de las capas de ganoína, la cual no permite utilizar métodos de conteo. Se desarrolla una nueva técnica de medición de las indentaciones existentes en la interfase ganoína-isopedina, con la que se obtienen gráficas que representan el crecimiento de la ganoína. Se indica la longitud (en micras) de cada indentación de ganoína desde la zona central embrionaria a la periferia de la escama. Ello nos ha permitido detectar una ciclicidad en el crecimiento de la ganoína, que puede ser comparada con la de la isopedina. Los ritmos de crecimiento están relacionados con las variaciones fisiológicas del organismo y sincronizados con las variaciones ambientales (principalmente climáticas y geográficas), por lo que el estudio de los patrones de crecimiento de las escamas permite inferir datos paleoambientales.

**Palabras clave:** Esqueletocronología, Ciclicidad, Actinopterigios, Escamas ganoideas, Ganoína, Isopedina, Paleoceno Inferior, Pirineos.

<sup>1</sup> Urbanización Las Arenas n.º 15, 13005 Ciudad Real (España).

<sup>2</sup> Institut für Paläontologie, Museum für Naturkunde der Humboldt Universität zu Berlin, Invalidenstrasse 43, D-10115 Berlin (Alemania).

## ABSTRACT

This paper deals with the morphology and histology of ganoid scales (lepidosteoid type) from the Early Palaeocene of Fontllonga 3 (Lleida, Spain), in order to establish its growth patterns. A new technique of analysis of the growth of the ganoid scales is described. Allometric growth of these ganoid scales is described in detail. The interruptions of the ganoine layers preclude the use of rings counting methods. The new method consists on the measurement of the length of the steps of the ganoine layers on the ganoine-isopedine interface in transverse section. Data are represented in bivariate plots showing number of ganoine layers (from the embryonic central area outwards) against length (in  $\mu\text{m}$ ) of each ganoine step overlapping the isopedine. These charts enable to distinguish the growth cycles of the ganoine, and then to compare the ganoine growth pattern with that of the isopedine. Growth rythms are closely related to physiological variations, which are synchronized to environmental changes (mainly climatic and geographic); therefore the study of growth patterns allows inferring palaeoenvironmental conditions.

**Key words:** Skeletochronology, Cyclicity, Actinopterygians, Ganoid scales, Ganoine, Isopedine, Lower Palaeocene, Pyrenees.

## INTRODUCCIÓN

La crecimiento cíclico de los peces óseos sigue ritmos endógenos que tienen una base genética. Así, es bien conocido que diversos procesos fisiológicos del crecimiento siguen ciclos internos circadianos, mensuales, etc (MEUNIER & PASCAL, 1981; CAMPANA & NELSON, 1985; GAULDIE & NELSON, 1988; CASTANET *et al.*, 1993). Sin embargo, los ritmos internos están modulados y amplificados por factores externos ambientales tales como la estacionalidad climática o los ciclos mareales. Este hecho es la base para la inferencia de condiciones ambientales a partir del estudio de los patrones de crecimiento de los organismos. Las variaciones cíclicas en las tasas de crecimiento son mostradas por los cambios texturales de las marcas de crecimiento de las estructuras esqueléticas (escamas, dientes, espinas y huesos) y de los otolitos. El estudio de las marcas de crecimiento por parte de la Esqueletochronología (MEUNIER, 1988), permite inferir los factores ambientales que determinaron los cambios en el crecimiento. Las características de las marcas están directamente relacionadas con la intensidad y características de los factores ambientales (PANNELLA, 1971, 1980; CAMPANA, 1984; LECOMTE *et al.*, 1986; MEUNIER, 1988; MEUNIER *et al.*, 1994; CASTANET *et al.*, 1993; PATTERSON, 1998). Los ele-

mentos esqueléticos fósiles mantienen fielmente el registro de las pautas de crecimiento de los organismos del pasado lo que permite estudiar las condiciones paleoambientales que rodearon a esos organismos (THOMSON & McCUNE, 1984a; SCHULTZE, 1999).

Restos aislados de peces óseos actinopterigios son elementos muy abundantes en las cuencas terciarias. Estos elementos son una fuente de información muy importante en los estudios de esqueletocronología y paleoecología de los que hemos hablado anteriormente. En nuestro trabajo se estudian escamas ganoideas de *Lepisosteiformes* del *Palaeoceno Inferior* de Fontllonga 3 (Lleida). El estudio de las escamas ganoideas resulta especialmente interesante, ya que en ellas hay dos pautas de crecimiento interrelacionadas, cada una correspondiente a un tipo de tejido diferente: la ganoína y la isopedina, tal como sabemos en detalle del estudio de peces —holósteos— fósiles y actuales (THOMSON & McCUNE, 1984a, b; SIRÉ, 1994). La ganoína que cubre la escama está formada por capas sucesivas que se depositan episódicamente en alternancia con la isopedina que forma la parte basal de la escama. Debido a esta alternancia es característica la existencia de indentaciones en la interfase ganoína-isopedina. Hasta ahora las medidas esqueletocronológicas obtenidas de escamas óseas se ceñían básicamente al estudio de la isopedina. Tan sólo algunos autores, como THOMSON & McCUNE (1984a), habían hecho un conteo de las capas de ganoína. En nuestro trabajo se analiza el crecimiento de la ganoína y se compara con el de la isopedina, para tener una idea más completa del crecimiento de la escama. Para cuantificar el crecimiento de la ganoína se desarrolla una nueva técnica consistente en medir la longitud de las indentaciones resultantes de la interacción entre los dos tipos de crecimiento. El objetivo es obtener gráficas que expresen numéricamente las pautas de crecimiento de la ganoína y que puedan ser relacionadas con el crecimiento de la isopedina. Previamente se realiza un estudio morfológico e histológico, necesario para entender cómo funciona el crecimiento de una escama ganoidea. Los resultados expuestos en este trabajo son la base para futuros estudios paleobiológicos y paleoambientales.

## MARCO GEOLÓGICO

El yacimiento de Fontllonga 3 se encuentra en la provincia de Lleida, en la cuenca surpirenaica central, flanco S del sinclinal de Ager, en la unidad de las Sierras Marginales catalanas. Pertenece a la Formación Tremp, en la que se registra el paso de Cretácico (Maastrichtiense) a Terciario (Daniense). Esta formación se encuentra sobre la Formación Les Serres, que son calizas marinas.

La Formación Tresp es formada por depósitos de transición marino-conti-nental. La parte inferior consta de tres unidades: dos carbonáticas y una terrí-gena, que es la unidad 2. El yacimiento de Fontllonga 3 está en la parte superior de esta segunda unidad, que es una sucesión detrítica estrato y granocreciente con una potencia de 150 m. El material procede de un nivel lenticular de mar-gas grises intercalado entre dos niveles de arenisca. Esta unidad 2 se ha inter-pretado como un medio fluvial con influencia marina, lo que correspondería a la parte proximal de un estuario (ÁLVAREZ-SIERRA *et al.*, 1994).

Fontllonga 3 se ha datado como Daniense temprano (Paleoceno) siguiendo criterios bioestratigráficos y paleomagnéticos. En cuanto a la situación exacta, descripción y datación del yacimiento por isótopos se encuentra más informa-ción en LÓPEZ-MARTÍNEZ *et al.* (1996, 1998).

## MATERIAL Y MÉTODOS

El material estudiado se compone de 50 escamas ganoideas (Figs. 1-3) se-leccionadas de entre unas 4000 escamas aisladas obtenidas por lavado-tamiza-do de sedimento fosilífero. El material estudiado se encuentra depositado en el departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid (siglas FONT3-HOL-).

Las escamas de Fontllonga se han asignado a Lepisosteiformes por la mor-fología externa e interna. Alguna de las escamas, de contorno redondeado, son similares a las escamas dorsales y fulcrales de *Atractosteus*, un Lepisos-teiforme distribuido desde el Cretácico hasta la actualidad (WILEY & SCHULTZE, 1984). Por las características histológicas las escamas de Fontllonga perte-necen al tipo Lepidosteoidea incluido en el grupo de escamas ganoideas (cf. SCHULTZE, 1996). Las escamas Lepidosteoideas están constituidas por ganoína e isopedina. La presencia de canales de Williamson y la ausencia de dentina sugiere a los Lepisosteiformes. Los picnodontiformes, cuyos restos (dientes fun-damentalmente) son también abundantes en Fontllonga (ÁLVAREZ-SIERRA *et al.* 1994), presentan escamas sin ganoína lo que los aleja del material estudiado en este trabajo. Finalmente, los polipteriformes otro grupo de peces muy común en depósitos paleocenos, son excluidos de la asignación taxonómica ya que sus es-camas presentan dentina entre la ganoína y la isopedina (ver GAYET & MEU-NIER, 1991; MEUNIER & GAYET, 1996).

Se han realizado más de un centenar de láminas delgadas en el Departamen-to de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universi-dad Complutense de Madrid. Para la elaboración de las mismas se ha usado el

siguiente material: resinas (Lakeside o Stratyl indistintamente), pegamento (Microtek), carborundo (tamaño de grano 320, 600 y 1000) y alúmina. A partir de estas láminas delgadas se han estudiado los elementos histológicos y estructurales de la escama y se ha seguido la siguiente metodología analítica: 1) medida de las indentaciones de ganoína, 2) representación gráfica de los datos y 3) comparación de los ciclos de crecimiento a partir de las gráficas.

La medida de las indentaciones de ganoína es una novedad de este trabajo. Esta nueva técnica consiste en medir la porción de ganoína que cubre cada capa de isopedina en la interfase ganoína-isopedina cuando se observa la escama en sección transversal (Fig. 1). Para ello se ha utilizado un micrómetro acoplado al microscopio óptico y se ha medido (en micras) desde el inicio de una indentación hasta su cúspide (Fig. 1D). Se empieza a medir desde la zona embrionaria, en la parte media, hasta la periferia de la escama (Fig. 1B). Las secciones transversales son perpendiculares al eje anteroposterior de la escama (Fig. 1A).

## MORFOLOGÍA EXTERNA E HISTOLOGÍA DE LAS ESCAMAS GANOIDEAS

La forma de las escamas ganoideas varía según la posición que ocupa en el pez tal como conocemos de individuos completos y articulados. Con el fin de determinar la posición natural de cada tipo de escama se ha comparado el material de Fontllonga 3 con especímenes completos de *Atractosteus trausi* del Eoceno de Messel, Alemania (colección EDINGER, Museo de Historia Natural de Berlín). Primeramente distinguimos entre escamas simétricas (Fig. 2) y asimétricas (Figs. 1A y 3A). Las primeras estarían ocupando las zonas dorsal y ventral y las segundas se localizarían en los flancos del pez. Las escamas simétricas tienen forma ovalada (Fig. 2A) o circular (Fig. 2B); las del flanco, romboidal (Figs. 1A y 3A) o rectangular.

En cuanto a las características histológicas distinguimos dos tejidos diferentes, ganoína e isopedina. En sección transversal, la ganoína es marcadamente birrefringente cuando se observa una preparación histológica al microscopio con luz polarizada. La isopedina, basal, es de color más oscuro.

La ganoína se genera en la capa basal de la epidermis y es un tipo de esmalte con estructura pseudoprismática (SIRÉ, 1994; SCHULTZE, 1996). La isopedina se genera dentro de la dermis y es tejido celular óseo de tipo laminar (THOMSON & MCCUNE, 1984b; SIRÉ, 1994).

La superficie externa de la ganoína muestra tubérculos muy pequeños, visibles a partir de 30 aumentos. En la Fig. 4 se puede observar la forma y dis-

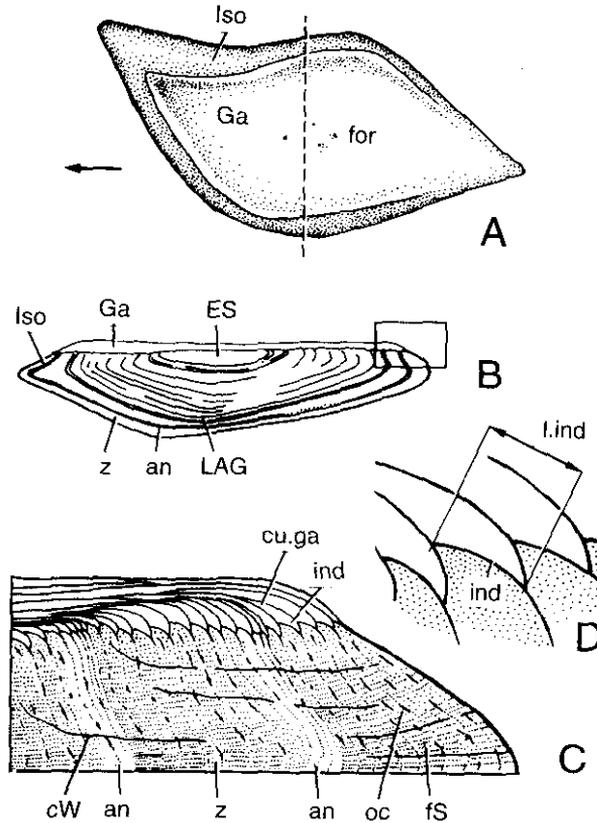


Figura 1.—Terminología empleada en la descripción de las escamas ganoideas de Fontllonga 3 (Paleoceno Inferior, Lleida, España). A, Vista externa de una escama romboidal (según espécimen FONT3-HOL41); la línea discontinua señala la orientación de la sección transversal mostrada en la Fig. B. B, Sección transversal. C, Detalle de sección transversal mostrando los componentes histológicos diagnósticos. D, Detalle de la interfase ganoína-isopedina. Abreviaturas: an, annulus; cu.ga, cuña de ganoína; cW, canal de Williamson; ES, escama embrionaria; for, foramen; fS, fibra de Sharpey; Ga, ganoína; ind, indentación; Iso, isopedina; LAG, línea de parada de crecimiento; Lind, longitud de indentación; oc, osteocito; z, zona. La flecha en Fig. A orienta el extremo anterior de la escama.

Figure 1.—Terminology used for the ganoïd scales from Fontllonga 3 (Lower Palaeocene, Lleida, Spain). A, External view of rhomboidal scale (after FONT3-HOL41); the discontinuous line indicates the orientation of the transverse thin section shown in Fig. B. B, Transverse thin section. C, Detail of transverse section showing the main histological components. D, Detail of the ganoine-isopedine interface. Abbreviations: an, annulus; cu.ga, ganoine wedge; cW, canal of Williamson; ES, embryonary scale; for, foramen; fS, Sharpey's fibre; Ga, ganoine; ind, indentation; Iso, isopedine; LAG, line of arrested growth; Lind, indentation length; oc, osteocyte (cell lacuna); z, zone. Arrow points anteriorly.

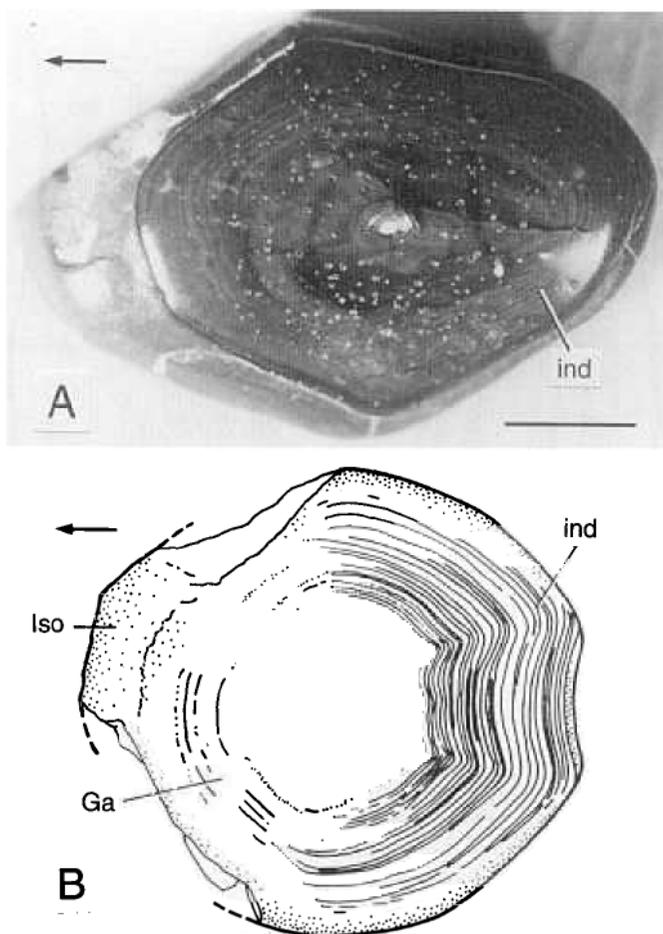


Figura 2.—Escamas ganoideas simétricas. Paleoceno Inferior de Fontllonga 3 (Lleida, España). A, Escama ovoidal FONT3-HOL60. B, Escama circular FONT3-HOL52. Se distingue la cubierta de ganoína en la superficie y la isopedina en la parte inferior, desbordando lateralmente. A través de la cubierta de ganoína se pueden observar las indentaciones en la interfase ganoína-isopedina. En la superficie de la ganoína del ejemplar FONT3-HOL60 se pueden ver pequeñas cavidades circulares distribuidas aleatoriamente, y un gran foramen central. Las escalas representan 1 mm. Ver Fig. 1 para abreviaturas.

Figure 2.—Ganoid symmetrical scales. Lower Palaeocene from Fontllonga 3 (Lleida, Spain). A, Oval scale, FONT3-HOL60. B, Round scale FONT3-HOL52. Note the ganoine layer covering the basal isopedine. The transparent ganoine allows to see the toothed interface between the ganoine and the bone. The ganoine layer exhibits small circular cavities and a central foramen in specimen FONT3-HOL60. Scale bars represent 1 mm. Abbreviations as in Fig. 1.

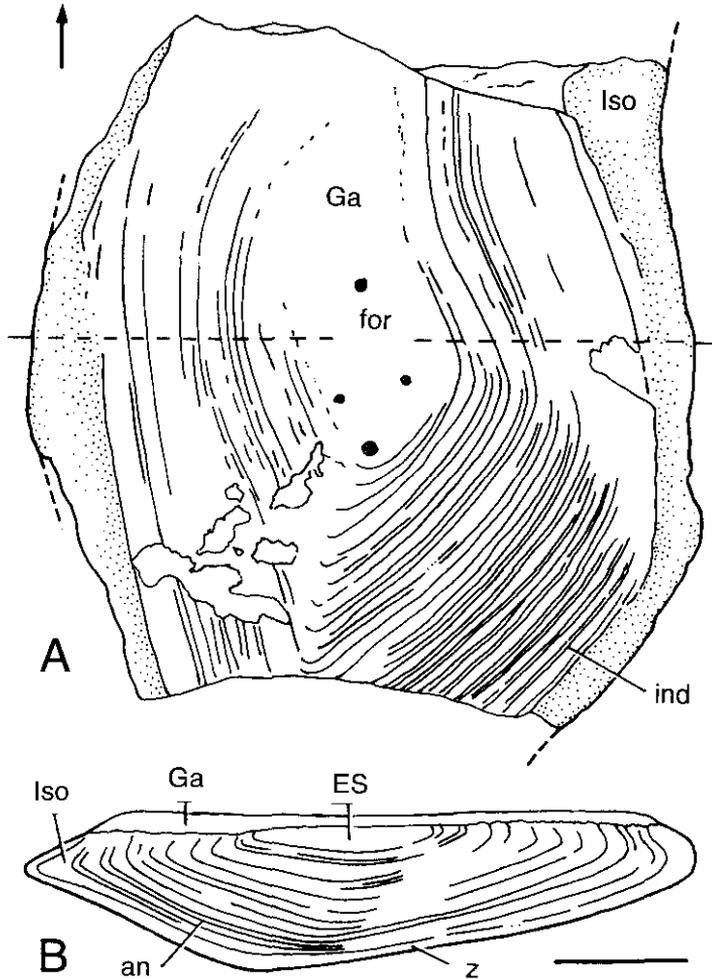


Figura 3.—Escama romboidal asimétrica, FONT3-HOL41. Paleoceno Inferior de Fontllonga 3 (Lleida, España). A, Vista externa. Se aprecian las indentaciones en la interfase ganoína-isopedina. La línea horizontal discontinua en el centro de la Fig. señala la orientación de la sección transversal (ver Fig. 2B). B, Sección transversal. Zonas (capas de hueso de crecimiento rápido) alternan con annuli (hueso de crecimiento lento). La escala supone 1 mm. Ver Fig. 1 para abreviaturas.

Figure 3.—Rhomboidal ganoid scale, asymmetrical, FONT3-HOL41. Lower Palaeocene from Fontllonga 3 (Lleida, Spain). A, External view. The toothed interface between the ganoine and the bone is shown. The discontinuous line indicates the transverse thin section. B, Transverse thin section. Several zones alternate with annuli. Note the embryonic centre of the scale and the centrifugal apposition of bone layers. Scale bar represents 1 mm. Abbreviations as in Fig. 1.

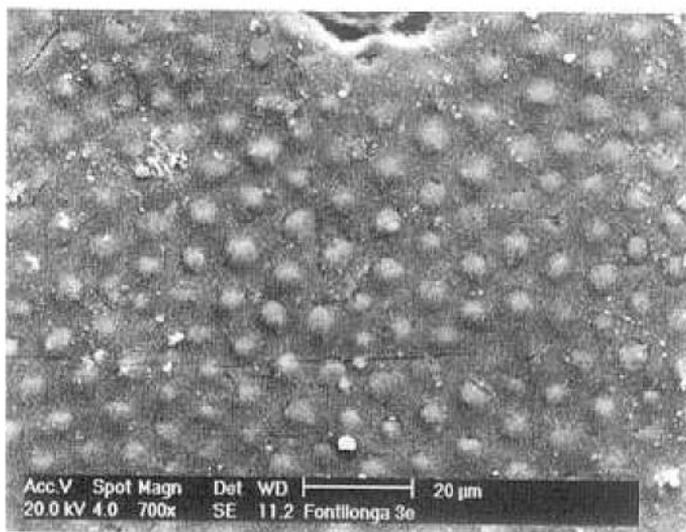


Figura 4.—Escama romboidal asimétrica, FONT3-HOL61. Paleoceno Inferior de Fontllonga 3 (Lleida, España). Detalle de la superficie de la ganoína visto a 700 aumentos con MEB. Se observa la ornamentación consistente en tubérculos más o menos similares in diámetro que mantienen un interespaciado regular.

Figure 4.—Rhomboidal ganoid scale, asymmetrical, FONT3-HOL61. Lower Palaeocene from Fontllonga 3 (Lleida, Spain). SEM view of the ganoine surface showing the tubercles. Note the regularity in the width and spacing of the tubercles.

tribución que presentan los tubérculos vistos con el Microscopio Electrónico de Barrido a 700 aumentos. Es de destacar la regularidad en la distancia intertubercular y las constancia en el diámetro de los tubérculos. La presencia de tubérculos es común en las escamas ganoideas (SCHULTZE, 1996). GAYET & MEUNIER (1986) y MEUNIER & GAYET (1996) estudiaron el diámetro y distancia entre tubérculos de las escamas ganoideas con fines taxonómicos. Estos estudios todavía no nos parecen concluyentes ya que se mantienen a nivel de parataxón. Recientemente SCHULTZE (1996) ha indicado que diferentes géneros pueden presentar valores similares de diámetro y espacio intertubercular por lo que es dudosa la utilidad de esta metodología en taxonomía.

En sección transversal distinguimos las distintas capas que constituyen la ganoína (Figs. 1C, 5). El espesor de cada capa disminuye gradualmente de la periferia a la zona central de la escama. Las capas que disminuyen rápidamente el espesor forman cuña entre otras dos que tienen mayor extensión. Así mismo, es un patrón común que las capas de un lado de la escama formen cuña

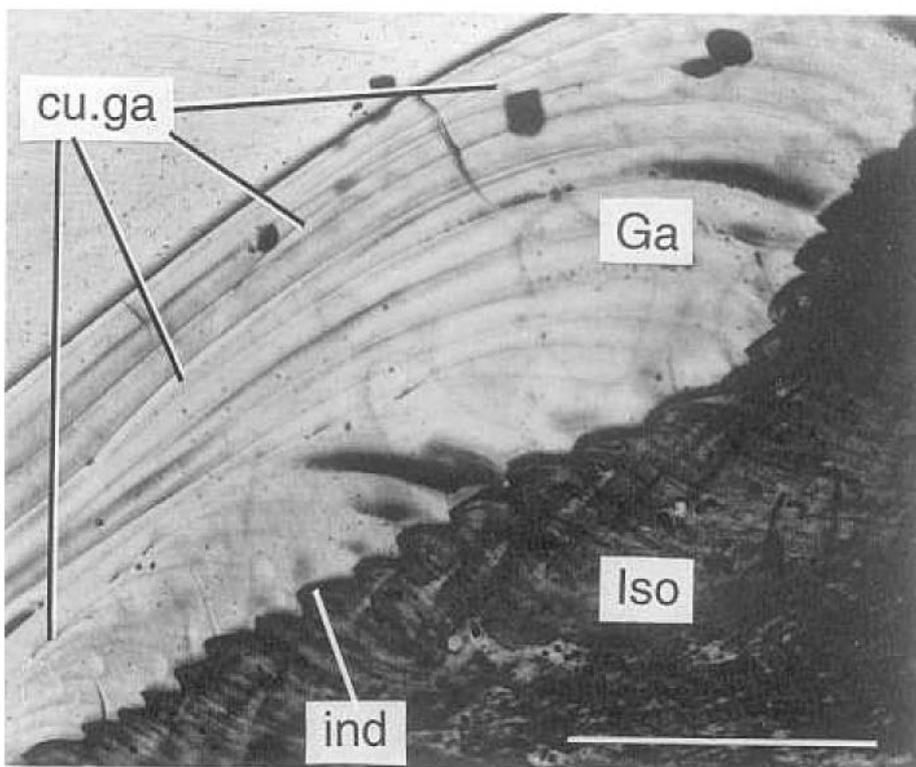


Figura 5.—Escama romboidal asimétrica, FONT3-HOL10. Paleoceno Inferior de Fontllonga 3 (Lleida, España). Sección transversal vertical vista al microscopio óptico con luz transmitida y nícoles paralelos. Podemos apreciar el desarrollo de cuñas en la ganoína y la relación de las capas de ganoína con las indentaciones. La escala supone 0,5 mm. Abreviaturas como en Fig. 1.

Figure 5.—Rhomboidal ganoid scale, asymmetrical, FONT3-HOL10. Lower Palaeocene from Fontllonga 3 (Lleida, Spain). Detail of transverse thin section as seen with transmitted natural light. The toothed interface separates the ganoine from the isopodine. The ganoine is multi-layered. Note that the thickness of the ganoine layers decreases from the margin to the center of the scale. Scale bar represents 0.5 mm. Abbreviations as in Fig. 1.

con las del lado contrario. Estas configuraciones de la ganoína serán descritas en detalle más adelante.

En la ganoína se observan unas cavidades circulares, dispuestas aleatoriamente, tanto en la superficie más externa de la última capa depositada (Fig. 2A) como en las capas internas depositadas anteriormente y cubiertas por capas más recientes. Pueden observarse en sección y en superficie, por transparencia de la

propia ganoína. MEUNIER & GAYET (1992) describieron cavidades similares en escamas ganoideas de semionótidos del Cretácico Superior de Bolivia. Estos autores interpretaron estas cavidades como el resultado de la reabsorción de calcio en momentos de stress fisiológico, producido por cambios de salinidad en el medio.

Los principales elementos histológicos que aparecen en la isopedina son los osteocitos, los canales de Williamson (WILLIAMSON, 1849) y las fibras de Sharpey (Figs. 1C, 6). Los osteocitos son las células óseas de los que distinguimos en la isopedina dos tipos: unos dispuestos de forma lineal con forma de huso, que aparecen en la zona de hueso lamelar y otros dispuestos caóticamente con forma radiada que se encuentran en la escama embrionaria, esto es, en el núcleo que se formó inicialmente todavía sin estructurar en los primeros momentos del desarrollo de la escama. Los canales de Williamson son canalículos que atraviesan tanto la isopedina como la ganoína de forma perpendicular al crecimiento de la escama y cuya función podría ser contener las prolongaciones plasmáticas de las células que guiarían el crecimiento. Las fibras de Sharpey son fibras conectivas que unen entre sí las escamas y que están dispuestas de forma perpendicular a las líneas de crecimiento de cada escama.

Tanto en superficie interna como externa se observan forámenes que atraviesan la ganoína y la isopedina. El número en que aparecen los forámenes en las escamas de Fontllonga es de 1 a 5 (Figs. 1A, 2A, 3A) y la distribución es variable, aunque coinciden en número en la superficie externa y en la interna, lo que nos indica que se encuentran comunicados interiormente.

## CRECIMIENTO DE LAS ESCAMAS GANOIDEAS

La mayor parte de los estudios esqueletocronológicos en vertebrados se refieren al crecimiento del tejido óseo (isopedina y otros tipos de tejido óseo dérmico, así como hueso endocondral (BUFFRENIL, 1980; MEUNIER & PASCAL, 1980; CASTANET, 1980 y CAETANO *et al.*, 1985). Las líneas o incrementos de crecimiento del tejido óseo se pueden seguir por la alineación de osteocitos (Fig. 6). La forma de agrupación y de tinción de los incrementos permiten distinguir en la isopedina tres estructuras de crecimiento que son: *zona*, *annulus* y LAG (Figs. 1B, C, 7). La *zona* corresponde al periodo de crecimiento activo del pez que coincide con la estación favorable, y que se caracteriza por una deposición mayor de tejido óseo. Con luz transmitida se ven de color oscuro y contienen mayor cantidad de materia orgánica que inorgánica. Las zonas se caracterizan por tener una mayor densidad de fibras de Sharpey, y su anchura

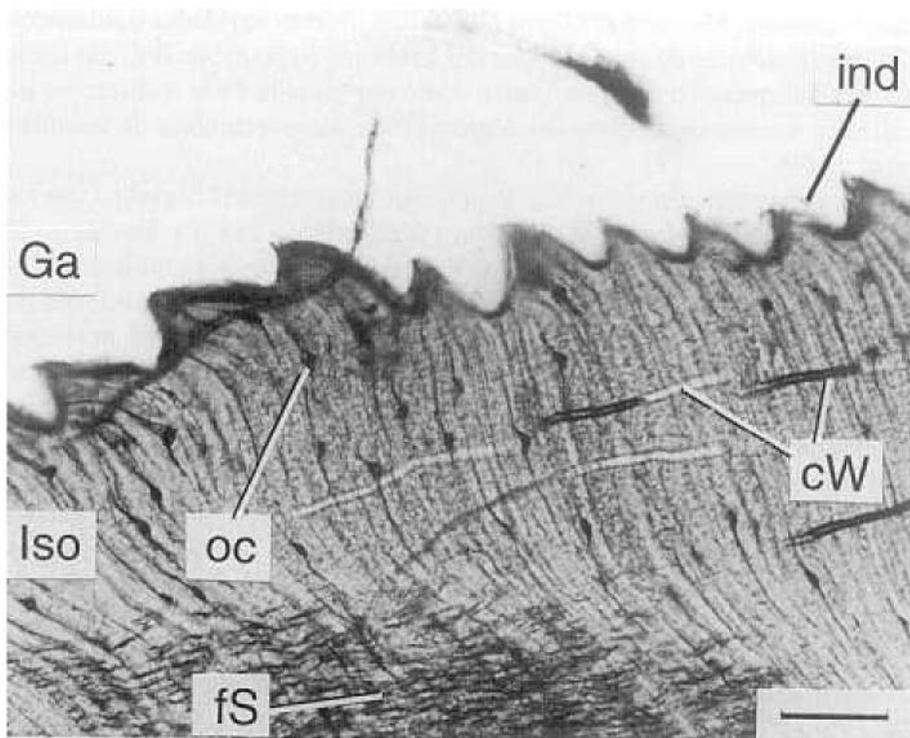


Figura 6.—Escama romboidal asimétrica, FONT3-HOL11. Paleoceno Inferior de Fontllonga 3 (Lleida, España). Sección transversal vertical vista al microscopio óptico con luz transmitida y nícoles paralelos. Se indican los principales componentes histológicos. La escala representa 0,1 mm. Ver terminología en Fig. 1.

Figure 6.—Rhomboidal ganoid scale, asymmetrical, FONT3-HOL11. Lower Palaeocene from Fontllonga 3 (Lleida, Spain). Detail of transverse thin section as seen with transmitted natural light. The main histological elements are shown. Scale bar represents 0.1 mm. Terminology as in Fig. 1.

es mayor que la de los *annuli*. El *annulus* corresponde a la época de menor actividad fisiológica del pez y por tanto de menor crecimiento del hueso, y coincide con la estación desfavorable del año. Es relativamente estrecho, representando un 1/3 a 1/4 de la anchura de la zona. Su color claro con luz transmitida es debido a la menor cantidad de materia orgánica respecto a la inorgánica y a la menor evidencia de fibras de Sharpey. A veces están constituidos por un conjunto de líneas muy opacas que corresponden a LAG, líneas de parada total de crecimiento. Las LAG pueden también aparecer de forma aleatoria, siendo causadas por *stress* fisiológico (reproducción, condiciones

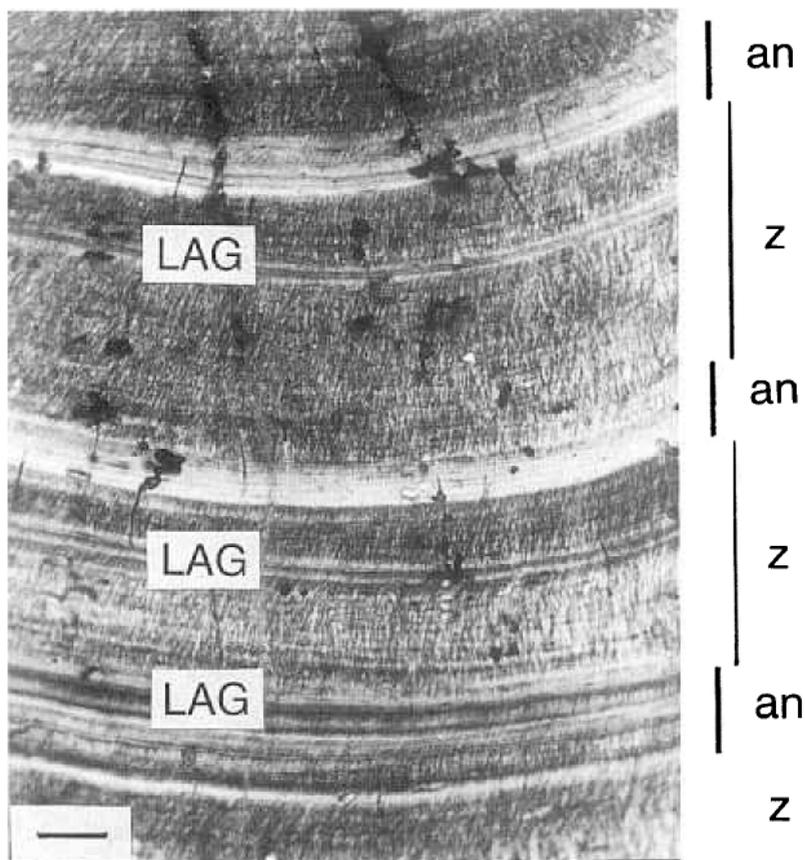


Figura 7.—Escama romboidal asimétrica, FONT3-HOL20. Paleoceno Inferior de Fontllonga 3 (Lleida, España). Detalle de una sección vertical transversal vista al microscopio óptico con luz transmitida y nícoles paralelos. Se observan las estructuras de crecimiento en la isopedina. La escala representa 0,1 mm. Ver terminología en Fig. 1  
 Figure 7.—Rhomboidal ganoid scale, asymmetrical, FONT3-HOL20. Lower Palaeocene from Fontllonga 3 (Lleida, Spain). Detail of transverse thin section as seen with transmitted natural light. Growth marks can be observed on the isopedine. Scale bar represents 0.1 mm. Terminology as in Fig. 1.

desfavorables del ambiente, etc.) (THOMSON & MCCUNE, 1984a; SIRÉ, 1994).

Algunos autores han estudiado también el ritmo de crecimiento de la ganoina en escamas de «holosteos» actuales y fósiles (THOMSON & MCCUNE, 1984a, b) mediante un conteo de las indentaciones que aparecen en la interfase gano-

ina-isopedina. El crecimiento combinado de estos dos tejidos da lugar a las indentaciones, que se observan como crestas de crecimiento en una vista de la superficie externa (Figs. 2, 3A) y como una línea de dientes de sierra en sección transversal (Figs. 5, 6). El origen de estas indentaciones es debido al distinto ritmo de crecimiento de ambos tejidos: la ganoína tiene una deposición discontinua (periódica), mientras que la isopedina tiene un crecimiento continuo. La deposición brusca de la ganoína cubriendo parte de la isopedina da lugar a las indentaciones en la interfase ganoína/isopedina (THOMSON & MCCUNE, 1984a, b; SIRÉ, 1994). Así, cada capa de ganoína equivale a una indentación, y su depósito corresponde a varios incrementos de isopedina.

Como dijimos anteriormente las capas de ganoína no tienen un espesor constante. En todas las escamas se observa que algunas capas de ganoína disminuyen progresivamente de espesor hacia el centro de la escama hasta desaparecer (Fig. 5). Son bastante más espesas cerca del borde que en el centro. Las capas forman cuña en dirección al centro, como si faltara ganoína sólo en el centro de la escama; también pueden formar cuña en posición excéntrica, de manera que parece que la capa incompleta de ganoína tan sólo cubra el centro y parte de un lado de la escama. Además, este proceso suele darse por grupos de capas; es decir, dos o tres capas pueden constituir una cuña y luego la siguiente capa las cubre por completo; y de nuevo, al cabo de la deposición de dos o tres capas completas más, se repite el proceso.

La disposición en cuña descrita se observa en todas las escamas de Fontllonga. El acuñaamiento de las capas de ganoína ocurre asimismo en escamas de peces lepisosteiformes actuales, como hemos podido comprobar en las láminas delgadas realizadas sobre un ejemplar de *Lepisosteus*. Ocurre tanto en las escamas simétricas como en las asimétricas. En las escamas simétricas, cuyo crecimiento es isométrico, el acuñaamiento se realiza al mismo tiempo y en la misma proporción en ambos lados, de forma simétrica. En las escamas asimétricas, cuyo crecimiento es alométrico, la formación de cuñas se realiza de forma desigual en ambos lados, llegando a ocurrir que una capa de ganoína espesa en un lado, cubre casi la totalidad de la superficie de la escama y da lugar a una cuña en el otro lado. Se trata por tanto de una pauta interna del organismo, no de una anomalía accidental. Esta disposición en cuña explica en parte el hecho de que la cubierta de ganoína mantiene siempre a lo largo de la vida del animal muy poco espesor con relación a su superficie. Si las capas de ganoína no formaran cuñas, la cubierta sería mucho más espesa al avanzar el crecimiento de la escama.

La constitución en cuña de las capas de ganoína produce una alteración de la sucesión del número de capas, y permite entender la dinámica del creci-

miento de la ganoína, que previamente se consideraba como regular en todo el contorno de la escama. Así, contando en la vertical las capas de ganoína en la zona media de la escama deberíamos contar tantas capas como indentaciones en la horizontal si cada capa fuera continua, mientras que lo que vemos es un número de capas muy inferior. La complejidad de esta dinámica implica que el número de capas de ganoína variará en diferentes partes de la escama, y que por lo tanto no puede realizarse un conteo simple de capas en cualquier región de la escama, como se había hecho hasta ahora (THOMSON & McCUNE, 1984a).

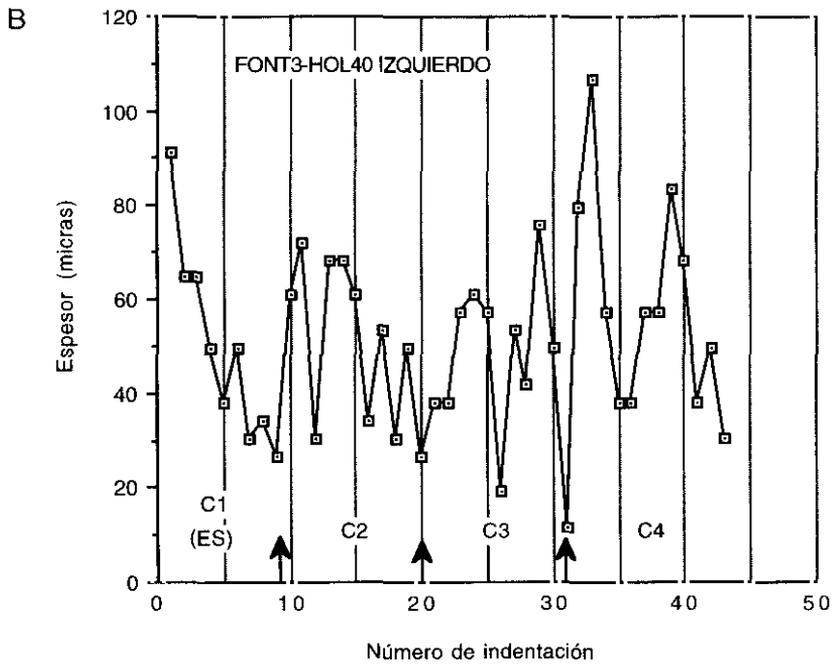
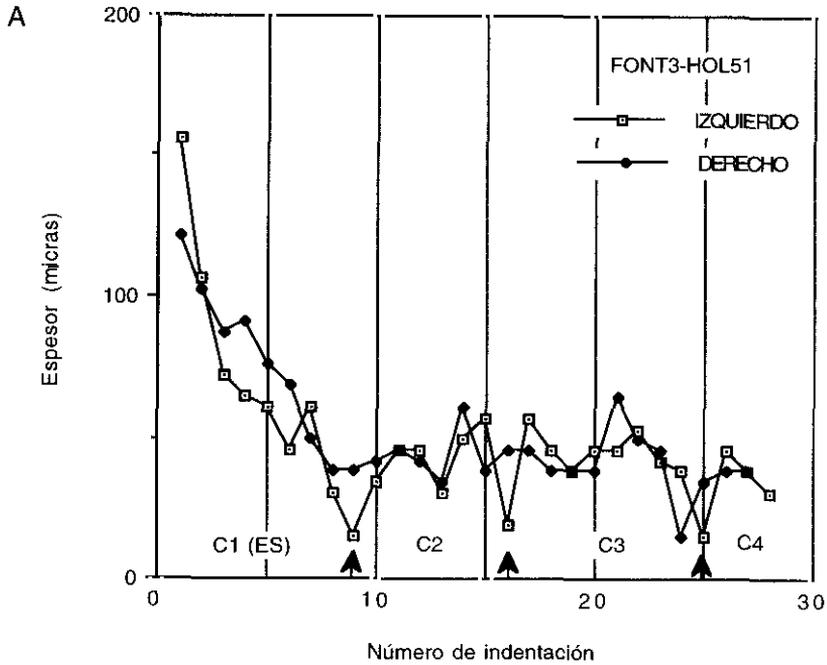
Así, para poder cuantificar y estudiar el crecimiento de la ganoína hemos diseñado una técnica nueva, que consiste en medir la longitud de cada una de las indentaciones de la ganoína sobre la isopedina. Las medidas obtenidas se representan en una gráfica en la que el eje de abscisas representa la secuencia de indentaciones y el eje de ordenadas la longitud de cada una de ellas expresado en micras (Figs. 8, 9).

## RESULTADOS

De cada escama obtenemos dos gráficas: una del lado izquierdo y otra del derecho (Fig. 8). La gráfica resultante difiere en función de la forma de la escama. En escamas simétricas, las dos gráficas son muy similares, debido al crecimiento isométrico que produce una deposición simétrica de las capas de ganoína (Fig. 8A). En escamas asimétricas, las gráficas de ambos lados no coinciden, debido al crecimiento alométrico (Fig. 8B, C).

Si comparamos las dos gráficas resultantes de una escama simétrica veremos que no existen diferencias significativas en el número de las indentaciones y los valores de las mismas dando lugar a dos gráficas similares. Aunque aquí también hay acuñaientos, estos se dan de forma simétrica. Las dimensiones de las indentaciones de las capas de ganoína muestran un ritmo de crecimiento. Se detecta su ciclicidad en una sucesión de máximos y mínimos relativos, que corresponden a incrementos mayores y menores que se suceden con regularidad. Aplicando técnicas estadísticas de series temporales a estas sucesiones no se detecta ciclicidad sin embargo, ya que los valores absolutos que se comparan no ofrecen suficiente regularidad (ver ROSENBERG *et al.*, 1980 para más información sobre análisis de series temporales). Debemos por tanto renunciar a buscar una regularidad métrica y numérica exacta.

El número de escamas simétricas es muy escaso, y no permite realizar suficientes observaciones. La mayoría de las escamas pertenecen al flanco del pez y son romboidales asimétricas. Para este tipo de escamas tanto el número



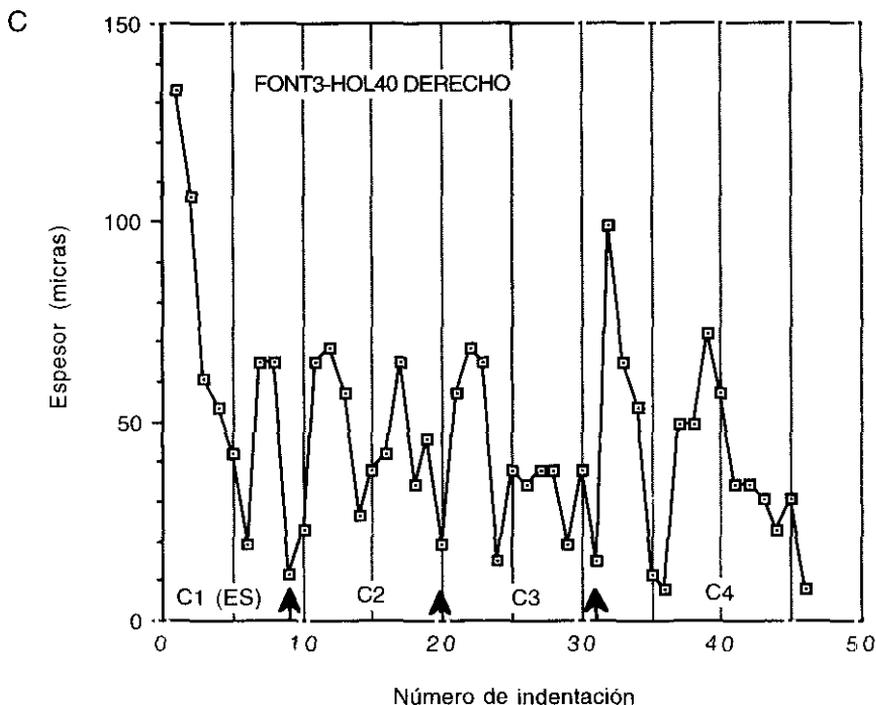


Figura 8.—Gráficas de longitud de las indentaciones de ganoína. En el eje de abscisas expresamos la secuencia de indentaciones, correspondiendo la primera indentación a la de la zona embrionaria y la última al margen de la escama; en el eje de ordenadas viene expresado la longitud de cada indentación, en micras (ver Fig. 1D). A, Escama simétrica FONT3-HOL51. Comparación de los lados derecho e izquierdo de una escama simétrica. Se observa cómo coinciden en número de indentaciones así como en su valor absoluto. B-C, Escama asimétrica FONT3-HOL40. Comparación de los lados derecho e izquierdo. B, lado izquierdo; C, lado derecho. Existen diferencias significativas en los valores absolutos de las indentaciones de los lados derecho e izquierdo. Las flechas indican la posición de los annuli en la isopedina. Se distinguen 4 ciclos de crecimiento: C1 correspondiente a la escama embrionaria y C2 a C4 (C4 de FONT3-HOL51 es un ciclo incompleto debido al cese del crecimiento) (ver Fig. 9).

Figure 8.—Bivariate plots representing the variations in the length of the indentation (see Fig. 1D) in ganoid scales (Lower Paleocene from Fontllonga 3, Lleida, Spain). A, Symmetrical scale FONT3-HOL51. Comparison of the the graphs for the left and right sides of the scales. Note the similarity in the number and dimension of the indentations. B-C, Asymmetrical scale FONT3-HOL40. B, left side; C, right side. The graphs for the left and right sides present the same number of growth cycles but significantly differ in the dimension of indentations. The arrows point the position of the annuli in the isopedine. Four growth cycles are shown: C1 related with the embryonic stage and C2 to C4 (C4 is an incomplete cycle in FONT3-HOL51 due to the cessation of growth). (See Fig. 9).

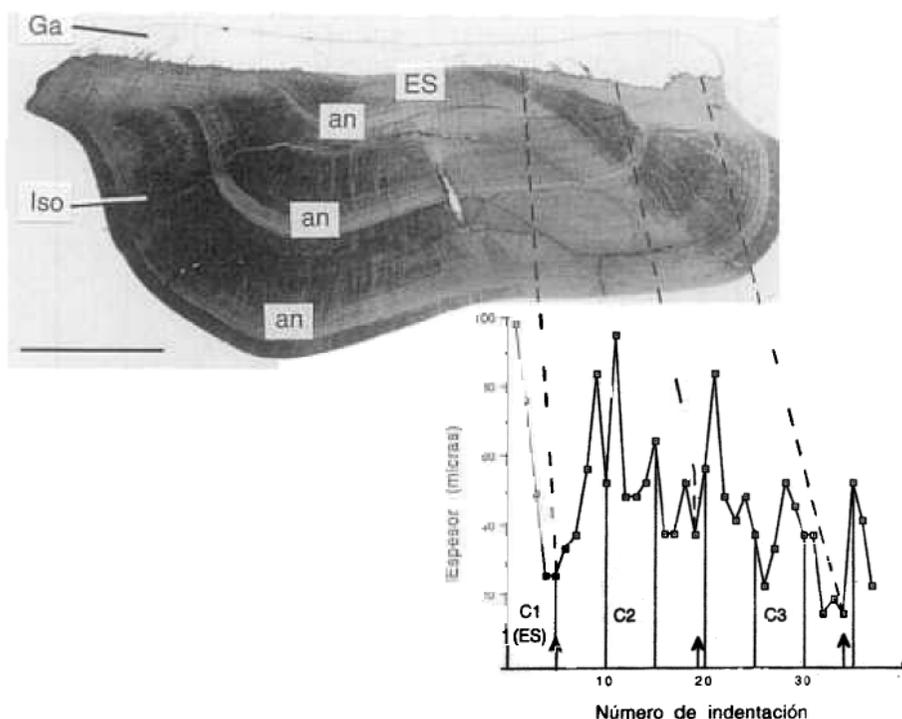


Figura 9.—Escama romboidal asimétrica FONT3-HOL11. Paleoceno Inferior de Fontllonga 3 (Lleida, España). Sección transversal vertical vista al microscopio con luz transmitida. Relación entre los ciclos de crecimiento de la ganoína (en la gráfica, parte superior de la escama) y la isopedina (parte inferior de la escama). Puede verse cómo coinciden respectivamente los máximos relativos del crecimiento de la ganoína con las zonas (bandas oscuras) de la isopedina, y los dos mínimos relativos del crecimiento de la ganoína (gráfica) con los annuli (bandas claras) de la isopedina. C1-C4 señalan los ciclos de crecimiento (C4 es un ciclo incompleto; ver la misma situación en el espécimen FONT3-HOL51 [Fig. 8A]). La escala supone 1 mm. Abreviaturas como en Fig. 1.

Figure 9.—Rhomboidal scale, asymmetrical, FONT3-HOL11. Lower Palaeocene from Fontllonga 3 (Lleida, Spain). Relation between the growth cycles in the ganoine and isopedine. The maxima in the values of ganoine layers correlate with the zones (fast-growing bone) in the isopedine. The minima in the values of ganoine layers correlate with the annuli (slow-growing bone) in the isopedine. C1-C4 indicate the successive growth cycles (C4 is an incomplete cycle; see the same situation FONT3-HOL51 [Fig. 8A]). Scale bar represents 1 mm. Abbreviations as in Fig. 1.

como la longitud de las indentaciones puede variar significativamente si se comparan las gráficas de los lados derecho e izquierdo. Las capas de un lado sólo se seguirían al otro lado en el caso de que fueran concéntricas, lo que hemos visto que no siempre ocurre debido al desarrollo de cuñas. Además las cuñas de ganoína se forman de manera asimétrica en los lados derecho e izquierdo. Sin embargo, a pesar del crecimiento alométrico dos diferentes gráficas de una misma escama asimétrica muestran una pauta muy similar en la sucesión de máximos y mínimos (Fig. 8B, C). Existe un patrón característico de cada escama, definido por una secuencia de máximos y mínimos relativos que da lugar a ciclos de crecimiento (Figs. 8B, C, 9). También se observan pautas regulares al comparar gráficas de diferentes escamas. Ello nos permite detectar la ciclicidad del crecimiento de la ganoína a través de la geometría de la sucesión temporal (método *chartista*; A. GARRIDO, comunicación personal). Esta ciclicidad se detecta en un 30% de las gráficas analizadas. Los ciclos se definen entre cada dos mínimos relativos de intensidad similar y contienen cada uno de ellos un número de indentaciones más o menos constante, de aproximadamente diez indentaciones. El número de ciclos de crecimiento es también variable según la edad del individuo, por ejemplo FONT3-HOL40 muestra cuatro ciclos (Fig. 8B, C) mientras que FONT3-HOL11 y FONT3-HOL51 presenta tres ciclos completos y un ciclo incompleto al final del crecimiento (Figs. 8, 9).

La ciclicidad de la isopedina es mucho más fácil de detectar por comparación con las técnicas de esqueletocronología desarrolladas hace más de un siglo en diversos tejidos óseos (MEUNIER, 1988). Así se observa en la Fig. 9 la ciclicidad del crecimiento de la isopedina, formada por cuatro *zonas* y tres *annuli*. Si comparamos el crecimiento de la ganoína con el de la isopedina observamos que coinciden los valores máximos relativos de la gráfica de ganoína con las *zonas* de la isopedina y que los mínimos relativos de la ganoína coinciden con los *annuli* de la isopedina. Esto indica que la ciclicidad del crecimiento en ambos tejidos coincide, lo que avala la técnica aquí desarrollada de estudio del crecimiento de la ganoína.

Como se ha indicado en la introducción el estudio de las marcas de crecimiento puede proporcionar información sobre el ambiente. Los ciclos de crecimiento detectados en las escamas del Lepisosteiforme de Fontllonga 3 pueden corresponder a ciclos anuales o semianuales (dos ciclos por año) como indica la comparación con peces óseos actuales. Cambios climáticos estacionales y periodos de reproducción son los principales fenómenos que inducen los cambios cíclicos de las tasas de crecimiento y como consecuencia, la formación periódica de marcas de crecimiento (MEUNIER, 1988). La tempera-

tura y el fotoperiodo son los dos factores básicos que modulan el crecimiento de peces óseos en latitudes templadas; la alternancia de estaciones secas y húmedas regula el crecimiento de las especies tropicales (LECOMTE *et al.*, 1993). Los periodos de sequías tropicales, que se han comparado con los periodos invernales de las regiones templadas (LECOMTE *et al.*, 1986), determinan una bajada o parada en el crecimiento. Las variaciones en la calidad del alimento siguiendo la alternancia de periodos secos/húmedos parece estar directamente relacionado con esas variaciones en el crecimiento (LECOMTE *et al.*, 1986). Por otro lado, los periodos de reproducción y los fenómenos migratorios relacionados con ellos, están también sincronizados a variaciones ambientales de tipo climático (ROBBEN & VAN DEN AUDENAERDE, 1984) o geográfico (por ejemplo variaciones en el medio intermareal; ROSS, 1983). El futuro análisis detallado del material de Fontllonga 3 determinará con exactitud el tipo de crecimiento (anual o semianual) y las posibles condiciones ambientales que lo ha modulado.

THOMSON & MCCUNE (1984a) utilizaron las escamas ganoideas para estudiar los ciclos de crecimiento de semionótidos del Jurásico temprano de Newark (área este de Estados Unidos) e inferir las condiciones paleoclimáticas. Los autores estudiaron únicamente la secuencia de *zonas* y *annuli* en la isopedina que asociaron a la alternancia en la condiciones favorables y desfavorables para el crecimiento en un clima tropical a subtropical así como a momentos de *stress* debidos a reproducción. El examen de la alternancia de máximos y mínimos en la gráficas de ganoina ofrece mejores resultados que el simple estudio de la isopedina. La obtención de datos numéricos y la representación gráfica de las variaciones temporales en el crecimiento permiten una mayor objetividad en la comparación de los resultados y la inferencia de las variaciones cíclicas ambientales. Por otro lado, el nuevo método es especialmente útil en aquellos casos en los que la mala conservación del tejido óseo ha borrado o enmascarado la secuencia de marcas de crecimiento; aún en tales condiciones de mala conservación la interfase ganoina-isopedina permanece nítida lo que permite las mediciones de las indentaciones.

En conclusión, todos estos resultados muestran el valor de los estudios histológicos de escamas ganoideas en el conocimiento de la ciclicidad de crecimiento en especies de Lepisosteiformes extinguidos, y de las condiciones paleoambientales en las que se desarrollaron. La metodología expuesta en este trabajo puede ser aplicada en el futuro a otro grupos de peces con escamas ganoideas con indentaciones tales como paleonisciformes (cf. RICHTER & SMITH, 1995) lo que permitirá obtener nuevos datos sobre la paleobiología de esos grupos.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido realizado en el marco del proyecto PB95-0398 del Ministerio de Educación y Cultura, DGICYT: «El límite Cretácico-Terciario en la región sur-central de los Pirineos». Expresamos nuestro agradecimiento a los Dres. Nieves López Martínez (directora del proyecto PB95-0398, Universidad Complutense, Madrid) y Francisco J. Poyato Ariza (Universidad Autónoma, Madrid), por la revisión del manuscrito. Especial agradecimiento para la Dra. Gloria Arratia por permitir el estudio de los ejemplares de *Atractosteus strausi* depositados en el Museo de Historia Natural de Berlín.

Recibido el día 28 de octubre de 1998

Aceptado el día 16 de marzo de 1999

## BIBLIOGRAFÍA

- ÁLVARIZ-SIERRA, M. A., ARRIBAS, M. E., ARDÉVOL, L., CIVIS, J., DAAMS, R., KRAUSS, S., LÓPEZ-MARTÍNEZ, N., DE LA PEÑA, A., SOLER, R., VIANEY-LIAUD, M., LACASA, A., MARANDAT, B., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., SEVILLA, P., SIGÉ, B. 1994. El límite Cretácico-Terciario en la sección de Fontllonga (Cuenca de Ager, provincia de Lérida). Comunicaciones del II Congreso del Grupo Español de Terciario, 23-26 págs. Jaca.
- BUFFRENIL, V. 1980. Données préliminaires sur la structure de des marques de croissance squelettiques chez les crocodiliens actuels et fossiles. *Bulletin de la Société Zoologique, France*, **105** (2): 355-361.
- CAETANO, M. H., CASTANET, J. & FRANCILLON, H. 1985. Détermination de l'âge de *Triturus marmoratus marmoratus* (Latreille, 1800) du Parc National de Peneda Gerês (Portugal) par squelettochronologie. *Amphibia-Reptilia*, **6**: 117-132.
- CAMPANA, S. E. 1984. Lunar cycles of otolith growth in the juvenile starry flounder *Platichthys stellatus*. *Marine Biology*, **80**: 239-246.
- CAMPANA, S. E. & NEILSON, J. D. 1985. Microstructure of fish otoliths. *Canad. J. Fisher. Aquat. Sci.*, **42**: 1014-1032.
- CASTANET, J. 1980. Quelques remarques sur la méthode squelettochronologique chez les vertébrés supérieurs (oiseaux et mammifères). *Bulletin de la Société Zoologique, France*, **105** (2): 371-376.
- CASTANET, J., FRANCILLON-VIEILLOT, H., MEUNIER, F. J. & RICQUES, A. DE, 1993. Bone and individual aging. In: *Bone*. B. K. HALL. Ed. pags. 245-283. CRC Press, London.
- GAULDIE, R. W. & NEILSON, D.G.A. 1988. Aragonite twinning and neuroprotein secretion are the cause of daily rings in fish otoliths. *Comp. Biochem. Physiol.*, **90A** (3): 501-509.
- GAYET, M. & MEUNIER, F. J. 1986. Apport de l'étude de l'ornementation microscopique de la ganoïne dans la détermination de l'appartenance générique et spécifique des écailles isolées. *C. R. Academie des Sciences. Paris* 303 Série II, **13**: 1259-1262.

- GAYET, M. & MEUNIER, F. J. 1991: First discovery of Polypteridae (Pisces, Cladistia, Polypteriformes) outside of Africa. *Geobios*, 24 (4): 463-466.
- LECOMTE, F., MEUNIER, F. J. & ROJAS-BELTRAN, R. 1986. Données préliminaires sur la croissance de deux téléostéens de Guyane, *Arius proops* (Ariidae, Siluriformes) et *Leporinus friderici* (Anostomidae, Characodei). *Cybium*, 10: 121-134.
- LECOMTE, F., BOUJARD, T., MEUNIER, F. J., RENNO, J. F. & ROJAS-BELTRAN, R. 1993. The growth of *Myleus rhomboidalis* (Cuvier, 1817) (Characiforme, Serrasalminidae) in two rivers of French Guiana. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 48: 421-435.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N., ARDEVOL, L., ARRIBAS-MOCOROA, M. E., CIVIS, J. & GONZÁLEZ-DELGADO, J. A. 1996. Transición Cretácico/Terciario en depósitos continentales de la cuenca de Tremp-Graus: datos preliminares de isótopos estables de C y O. *Geogaceta*, 20 (1): 54-57.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N., ARDEVOL, L., ARRIBAS, M. E., CIVIS, J. & GONZÁLEZ, J. A. 1998. The geological record in continental environments around the K/T boundary (Tremp Formation, Spain). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 169 (1): 11-20.
- MEUNIER, F. J. 1988. Détermination de l'âge individuel chez les Ostéichthyens à l'aide de la squelettochronologie: historique et méthodologie. *Acta Ecologica/Ecologia Generalis*, 9 (3): 299-329.
- MEUNIER, F. J. & PASCAL, M. 1980. Quelques données comparatives sur la croissance périodique des tissus squelettiques chez les osteichthyens. *Bulletin de la Société Zoologique, France*, 105 (2): 337-342.
- MEUNIER, F. J. & PASCAL, M. 1981. Etude expérimentale de la croissance cyclique des rayons de nageoire de la carpe (*Cyprinus carpio* L.). Resultats préliminaires. *Aquaculture*, 26 (1981/1982): 23-40.
- MEUNIER, F. J. & GAYET, M. 1992. Nouveau remaniement de la ganoine chez un sémonotidae du Crétacé Supérieur de la Bolivie: intérêt paléobiologique. *Géobios*, 25 (6): 767-774.
- MEUNIER, F. J. & GAYET, M. 1996. A new polypteriform from the Late Cretaceous and the middle Paleocene of South America. In: *Mesozoic Fishes —Systematics and Palaeoecology*. G. ARRATIA & G. VIOHL, Eds. pags. 95-103. Pfeil, München.
- MEUNIER, F. J., ROJAS-BELTRAN, R., BOUJARD, T. & LECOMTE, F. 1994. Rythmes saisonniers de la croissance chez quelques Téléostéens de Guyane française. *Rev. Hydrobiol. trop.* 27 (4): 423-440.
- PANNELLA, G. 1971. Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. *Science*, 173: 1124-1127.
- PANNELLA, G. 1980. Growth patterns in fish sagittae. In: *Skeletal growth of aquatic organisms (Biological records of environmental change)*. D.C. RHOADS & R.A. LUTZ Eds. pags. 519-560. Plenum Press, New York & London.
- PATTERSON, W. P. 1998. North American continental seasonality during the last millennium: high-resolution analysis of sagittal otoliths. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 138 (1998): 271-303.
- RICHTER, M. & SMITH, M. 1995. A microstructural study of the ganoine tissue of selected lower vertebrates. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 114 (1995): 173-212.
- ROSENBERG, G. D., ASHTON, M., HEWITT, R. & SIMMONS, D. J. 1980. Application of normalized power spectra to the analysis of chemical and structural growth patterns. In: *Skeletal growth of aquatic organisms (Biological records of environmental change)*. D. C. RHOADS & R. A. LUTZ Eds. pags. 675-686. Plenum Press, New York & London.

- ROBBEN, J. & VAN DEN AUDENAERDE, D. T. 1984. A preliminary study of the age and growth of the Cyprinid fish *Barilius moorii* Blgr. from Lake Kivu. *Hydrobiologia*, **108**: 153-163.
- ROSS, R. M. 1983. Annual, semilunar, and diel reproductive rhythms in the Hawaiian labrid *Thalassoma duperrey*. *Marine Biology*, **72**: 311-318.
- SIRÉ, J. Y. 1994. Light and TEM study of non regenerated and experimentally regenerated scales of *Lepisosteus oculatus* (Holostei) with particular attention to ganoine formation. *The anatomical record*, **240**: 189-207.
- SCHULTZE, H. P. 1996. The scales of Mesozoic actinopterygians. In: *Mesozoic fishes - Systematic and Paleoecology*. G. ARRATIA & G. VIOHL Eds. pags. 83-93. Pfeil, München.
- SCHULTZE, H. P. 1999. The fossil record of the intertidal zone. In: *Intertidal fishes: Life in two worlds*. M. H. HORN, K. L. M. MARTIN & M. H. CHOTKOWSKI Eds. pags. 373-392. Academic Press.
- THOMSON, K. S. & McCUNE, A. R. 1984a. Scale structure as evidence of growth patterns in fossil semionotid fishes. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **4** (3): 422-429.
- THOMSON, K. S. & McCUNE, A. R. 1984b. Development of the scales in *Lepisosteus* as a model for scale formation in fossil fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **82**: 73-86.
- WILEY, E. O. & SCHULTZE, H. P. 1984. Family Lepisosteioidea (gars) as living fossils. In: *Living fossils*. N. ELDREDGE & S. M. STANLEY, Eds. pags. 160-165. Springer Verlag, New York.
- WILLIAMSON, W. C. 1849. On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some Ganoid and Placoid Fish. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **139**: 435-475.

