

NUEVOS FÓSILES DE SIRENIOS EN EL EOCENO MEDIO DE LA CUENCA DE PAMPLONA (NAVARRA)

*Humberto ASTIBIA*¹, *Xabier PEREDA SUBERBIOLA*¹, *Nathalie BARDET*², *Aitor PAYROS*¹, *Ana BERRETEAGA*¹ y *Ainara BADIOLA*^{1,3}

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

² UMR 5143 du CNRS, Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Histoire de la Terre, 8 rue Buffon, Paris, Francia.

³ Natural History Museum, Palaeontology Department, Cromwell Road, London SW7 5BD, UK.

Astibia, H., Pereda Suberbiola, X., Bardet, N., Payros, A., Berreteaga, A. & Badiola, A. 2006. Nuevos fósiles de sirenios en el Eoceno medio de la Cuenca de Pamplona (Navarra). [New sirenian fossils from the Middle Eocene of the Pamplona Basin (Navarre).] *Revista Española de Paleontología*, **21** (1), 79-91. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

New sirenian remains from the Eocene of the Pamplona Basin (Navarre) are described, extending the record of these mammals into the western Pyrenees. The fossils were collected in two outcrops, Uztarrotz and Ardanatz, which are located near the city of Pamplona, displaying different lower Bartonian lithostratigraphic units (Pamplona Marls and Ardanatz Sandstone). The remains are well preserved and consist of vertebrae and ribs, showing the robustness and compact structure of pachyosteosclerotic bone, which is typical of but not exclusive to sirenians. From morphological and biometrical points of view, the vertebrae and ribs from the Pamplona Basin are comparable to the sirenian remains from several Eocene localities of the Pyrenees and other areas of the Mediterranean Tethys, which have been referred to several species of *Prototherium*. Some specimens are also similar to those of *Halitherium taulannense* from the Priabonian of Provence. However, the vertebrae from Navarre are more robust than, and exhibit other differences relative to, the genus *Protosiren* from the southern margin of the Tethys. The morphological, biogeographical and chronological evidences suggest that the sirenian remains from the Pamplona Basin belong to a basal dugongid close to *Prototherium*.

Key words: Sirenia, middle Eocene, Bartonian, Pamplona Basin, Navarre.

RESUMEN

En este trabajo se describen nuevos fósiles de sirenios eocénicos de la Cuenca de Pamplona (Navarra), permitiendo ampliar el registro conocido de estos mamíferos en los Pirineos occidentales. Los fósiles provienen de dos pequeñas localidades cercanas a la capital navarra, Uztarrotz y Ardanatz, ubicadas en formaciones litoestratigráficas diferentes (Margas de Pamplona y Areniscas de Ardanatz), de edad Bartoniense inferior. El material estudiado presenta un buen estado de conservación y consiste en restos de vértebras y costillas, con el aspecto robusto y la estructura compacta del hueso paquiosteosclerótico, característico, aunque no exclusivo, de los sirenios. Morfológica y biométricamente los fósiles de la Cuenca de Pamplona son comparables a las piezas homólogas asignadas por diversos autores a varias especies del género *Prototherium* en algunas localidades del Eoceno pirenaico y otras áreas del margen norte del Tethys mediterráneo. Algunas de las piezas también son parecidas a las de *Halitherium taulannense* del Priaboniense de Provenza. Sin embargo, las vértebras de Navarra son notablemente más robustas y presentan otras diferencias con respecto al género *Protosiren* del margen suroriental del Tethys. Las evidencias morfológicas, biogeográficas y cronológicas actualmente disponibles apuntan a que los restos de la Cuenca de Pamplona pertenecen a un dugóngido basal próximo a *Prototherium*.

Palabras clave: Sirenia, Eoceno medio, Bartoniense, Cuenca de Pamplona, Navarra.

INTRODUCCIÓN

Los fósiles de sirenios son relativamente abundantes en niveles del Eoceno medio y superior del Dominio del Tethys. En el margen Sur del Tethys mediterráneo la mayor parte de los restos se han asignado a los géneros *Eootheroides* Palmer, 1899 y *Eosiren* Andrews, 1902 (Egipto), en el margen Norte a *Prototherium* De Zigno, 1887 (Italia e Iberia), *Halitherium* Kaup, 1838 y otros (Dugongidae, Halitheriinae) (Sagne, 2001a). En el dominio pirenaico, se han descrito numerosos fósiles de sirenios en el Terciario de Cataluña, que se han asignado a las especies *Prototherium solei* Pilleri, Biosca & Via, 1989 y *P. montserratense* Pilleri, Biosca & Via, 1989, o bien no se han podido determinar (Pilleri *et al.*, 1989; Galobart *et al.*, 1992). En las áreas surpirenaicas más occidentales los restos de sirenios hallados hasta el momento son mucho más escasos. En la Cuenca de Jaca (Huesca), Pilleri *et al.* (1989) describen una vértebra caudal del Eoceno de Santa Cilia de Jaca y Gómez (1998) menciona el hallazgo de una mandíbula con dentición y varios restos postcraneales en la Formación Belsué-Atarés de Oroel y Used. Otra vértebra caudal de Santa Cilia de Jaca es descrita por Astibia *et al.* (1999), quienes a su vez dan cuenta de un fósil homólogo

de sirenio proveniente de Ardanatz de Egüés (Cuenca de Pamplona, Navarra). En el presente trabajo se estudian nuevos fósiles de sirenios del Eoceno medio de Navarra. Estos nuevos datos vienen a ampliar el registro conocido de los sirenios del Eoceno en los Pirineos occidentales.

MARCO GEOLÓGICO

Los fósiles de sirenios han sido recolectados en Ardanatz y Uztarrotz (o Urtarroz, según Belasko, 1999), dos pequeñas localidades sitas a pocos kilómetros al este de Pamplona/Iruñea (valle de Egüés/Eguesibar) (Fig. 1). Estas localidades se asientan sobre formaciones litoestratigráficas diferentes (Astibia *et al.*, 2005) (Fig. 2). Así, los fósiles de Uztarrotz han sido extraídos de la parte inferior de la Formación Margas de Pamplona y, según su posición estratigráfica, son con toda probabilidad de edad Bartoniense inferior (biozona P14 de Berggren *et al.*, 1995; ver Astibia *et al.*, 2005). Por su parte, los fósiles de Ardanatz proceden de niveles margosos intercalados en la parte superior de las Areniscas de Ardanatz del flanco norte del sinclinal de Aranguren, en la zona de transición a las Margas de Ilundain suprayacentes. De esta misma localidad

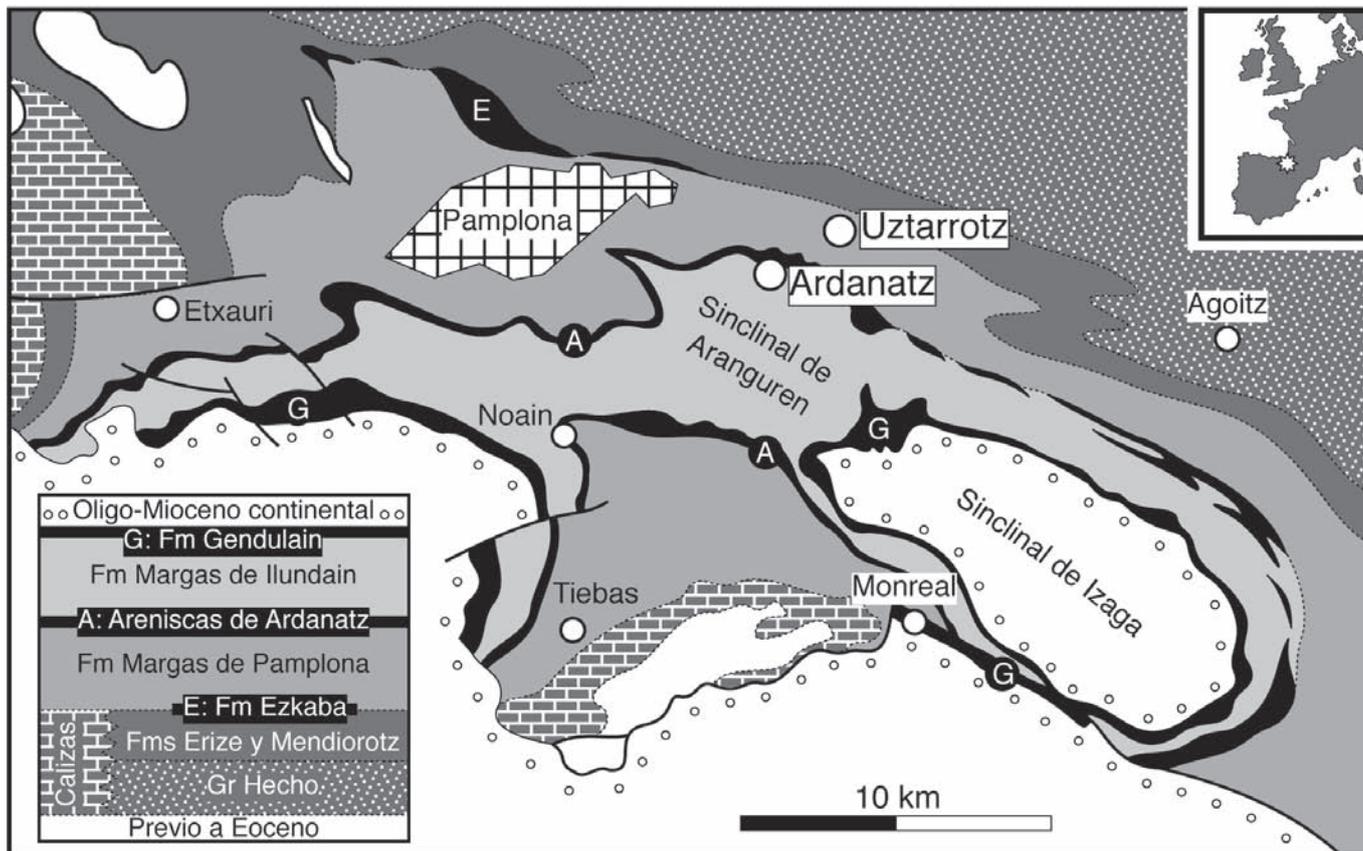


Figura 1. Localización geográfica y geológica del área de estudio. Modificado de Astibia *et al.* (2005).
Location map of the studied area. Modified from Astibia *et al.* (2005).

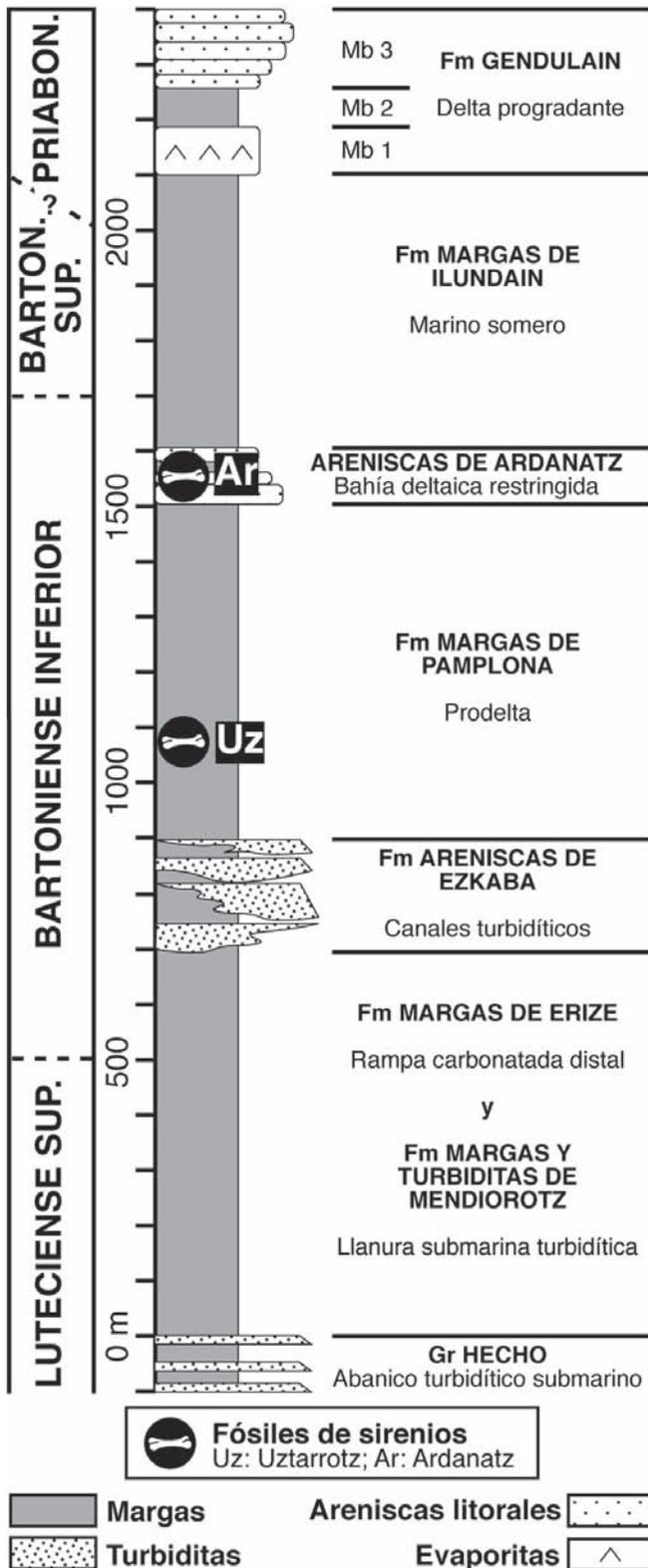


Figura 2. Posición estratigráfica de los fósiles de sirenios de Uztarrotz y Ardanatz (Navarra).
Stratigraphical position of the sirenian fossils from Uztarrotz and Ardanatz (Navarre).

procede también una vértebra caudal de sirenio y varios fragmentos de placas dérmicas de tortugas descritos previamente por Astibia *et al.* (1999). Según nummulíticos referidos por estos autores, los fósiles de Ardanatz son de edad Bartonense inferior (parte alta de la biozona SBZ17 de Serra-Kiel *et al.*, 1998).

La Formación Margas de Pamplona corresponde a un medio marino relativamente profundo (>300 m?) y de baja energía, mientras que las Areniscas de Ardanatz-Margas de Ilundain se interpretan como sedimentos depositados en un mar restringido y poco profundo, probablemente una bahía deltaica semicerrada cubierta por praderas de fanerógamas marinas y afectada episódicamente por avenidas fluviales (Astibia *et al.*, 2005).

Los fósiles estudiados consisten exclusivamente en restos de vértebras y costillas (Fig. 3). Tanto en Uztarrotz como en Ardanatz la pequeña superficie de donde provienen los hallazgos y el hecho de que las vértebras parezcan constituir en ambos casos parte de una misma serie vertebral, torácica (Uztarrotz) y torácica y caudal (Ardanatz), nos inducen a pensar que corresponden mayoritariamente o en exclusiva a sendos individuos. Los fósiles están en general bien conservados, aunque en los de Uztarrotz se observa un grado apreciable de deterioro superficial. En algunas piezas hay restos de epibiontes, principalmente tubos calcáreos de anélidos y pequeños bivalvos, en los fósiles de Uztarrotz, y colonias de briozoos y tubos de anélidos en los de Ardanatz.

La presencia de actividad epibióntica y, en el caso de Uztarrotz, el deterioro superficial de los fósiles sugieren una fase bioestratinómica relativamente larga. Por lo que respecta a los procesos fosildiagenéticos, el mineral mayoritario es la francolita (carbonato fluorapatito). La estructura histológica de los huesos fósiles está bien conservada, excepto en su región periférica, donde se observa una capa de alteración con microestructuras tubulares rellenas por óxidos de hierro y pirita que parece corresponder a una fase de bioturbación microbiana. Los fósiles no muestran evidencias de reelaboración (Astibia *et al.*, 2005).

Todos los restos presentan el aspecto robusto y la estructura compacta del hueso paquiosteosclerótico, característico, aunque no exclusivo, de los sirenios. De hecho, el estudio paleohistológico de las muestras de Uztarrotz y Ardanatz indica que la condición paquiosteosclerótica, típica de los sirenios actuales, estaba ya presente en los sirenios del Eoceno medio (V. de Buffrénil, com. pers.).

Abreviaturas: BMNH, The Natural History Museum, Londres; LPUPV, Laboratorio de Paleontología, Universidad del País Vasco/EHU, Bilbao; MGSB, Museu Geològic del Seminari de Barcelona; MNHN, Muséum National d'Histoire Naturelle, París; MPZ, Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza; RGHP, Réserve Géologique de Haute-Provence, Digne; UM, University of Michigan, Ann Arbor.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Clase MAMMALIA Linnaeus, 1758

Orden SIRENIA Illiger, 1811

Familia **Dugongidae** Gray, 1821

Dugongidae indet. 1

Figs. 3a-g, 4a, 6a-b

Material estudiado: UZ1.1-UZ1.5, arcos de vértebras torácicas anteriores más o menos completas; UZ1.6, vértebra torácica anterior casi completa. UZ1.7-UZ1.9, fragmentos de arcos neurales torácicos anteriores; UZ1.10, UZ1.11, cuerpos vertebrales incompletos; UZ1.17-UZ1.32, fragmentos de costillas.

Edad y localización: Bartonense inferior (Biozona SBZ 17 de Serra Kiel *et al.*, 1998; probablemente Zona P14 de Berggren *et al.*, 1995), Formación Margas de Pamplona. Todos los fósiles provienen del mismo punto, en las cercanías de la aldea de Uztarrotz, en el valle de Egüés (Eguesibar), a pocos kilómetros al Este de la ciudad de Pamplona/Iruña (Navarra). Es posible que todas las piezas correspondan a un mismo individuo.

Dimensiones: véase tabla 1. Material provisionalmente depositado en el LPUPV (Bilbao). Cedido para su estudio por D. Gustavo Gaspar (Zirauki, Navarra).

Descripción: Los fósiles muestran un aspecto robusto. Las vértebras torácicas, presumiblemente anteriores, poseen apófisis transversas grandes, gruesas y cortas, cuyos planos sagitales forman entre sí un ángulo de unos 90° (cada uno de ellos un ángulo cerrado, de unos 45° con el de la espina neural) (Figs. 3a-d). En UZ1.5 y UZ1.6 las facetas articulares costales anteriores son rugosas y bien marcadas. No se observan facetas costales posteriores. En piezas como UZ1.3, UZ1.4 y UZ1.6 la faceta articular para el tubérculo costal es neta y ovalada; en UZ1.7 y UZ1.8 apenas resulta visible. Las cigapófisis sobresalen poco, sobre todo en UZ1.1, con facetas articulares dispuestas horizontalmente. Las facetas de las precigapófisis son de forma subcircular. La apófisis espinosa es baja e inclinada hacia atrás, sobre todo en UZ1.1 y UZ1.2, más afilada distalmente que las demás. El canal neural es ancho. Los pedículos del arco neural son gruesos, notablemente más anchos posteriormente. La inserción del arco neural es en la parte anterior del centro. En la única vértebra casi completa que se conserva (UZ1.6) el centro —que está deformado lateralmente—, es platicélico o ligeramente anficélico y relativamente pequeño respecto al arco. Su superficie dorsal es cóncava y sus contornos anterior y posterior acorazonados. No conserva anillos apofisarios.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
UZ1.1				(21)		76,3	16,1	29,9	50	21,1	33,6	(29)	45
UZ1.2						82	18,5	33,5			36,5		
UZ1.3				(20)		86,3	20,8	31,6		29	43	41,5	48,2
UZ1.4				(24)		82,6	18,6	30,9	(41,2)	32,4	41	(45)	47
UZ1.5				23		77,3	17,7	31,6	44,1	31,8	34,5	(45)	
UZ1.6	40	(26,1)	33,2	21,1	13,5	82,7	18,8	31,2	(40)	28,6	37	42	48
UZ1.7							15	31,1		(29,3)			
UZ1.8								(30)					
UZ1.9							(20)	31					
UZ1.10			(30)										
UZ1.11			(32)										

Tabla 1. Dimensiones (mm) de las vértebras de sirenio de Uztarrotz de Egüés (Navarra). **Dugongidae** indet. 1, UZ1.1-UZ1.11, vértebras torácicas anteriores. **1:** diámetro horizontal (anchura) del centro. **2:** diámetro vertical (altura) del centro. **3:** longitud anteroposterior del centro. **4:** diámetro horizontal (anchura) del canal neural. **5:** diámetro vertical (altura) del canal neural. **6:** diámetro horizontal de la vértebra (anchura del arco neural). **7:** diámetro medio-lateral (anchura) de la apófisis transversa. **8:** longitud anteroposterior en la base de la apófisis transversa. **9:** altura de la apófisis espinosa. **10:** longitud anteroposterior de la base de la apófisis espinosa. **11:** anchura entre precigapófisis. **12:** anchura entre postcigapófisis. **13:** longitud anteroposterior precigapófisis-postcigapófisis. (Las cifras entre paréntesis son aproximadas).

Measurements (in mm) of the sirenian vertebrae from Uztarrotz de Egüés (Navarre). Dugongidae indet. 1, UZ1.1-UZ1.11, anterior thoracic vertebrae. 1: horizontal diameter (width) of centrum. 2: vertical diameter (height) of centrum. 3: anteroposterior length of centrum. 4: horizontal diameter (width) of neural canal. 5: vertical diameter (height) of neural canal. 6: horizontal diameter of the vertebra (width of neural arch). 7: mediolateral diameter (width) of transverse apophysis. 8: anteroposterior length at the base of transverse apophysis. 9: height of spinous apophysis. 10: anteroposterior length at the base of the spinous apophysis. 11: width between prezygapophyses. 12: width between postzygapophyses. 13: anteroposterior length from prezygapophysis to postzygapophysis. (Measurements in brackets are approximate).

Numerosos fragmentos de costillas muestran las gruesas secciones de algunas de sus zonas, sin cavidad medular. Su estructura histológica es paquiosclerótica (V. de Buffrénil, com. pers.) Las cabezas pueden mostrar o no facetas articulares. En el primer caso su contorno es subcircular; en el segundo la superficie es rugosa y abultada. El tubérculo costal es neto, igualmente con faceta —no muy marcada— o sin ella, con la superficie rugosa. Lateralmente, junto al tubérculo, hay una pequeña fosa ligamentaria (Figs. 3e-g).

Comparaciones: Los arcos vertebrales de Uztarrotz tienen dimensiones comparables a una pieza homóloga de *Prototherium solei* Pilleri, Biosca & Via, 1989 de la localidad catalana de Tona (Pilleri *et al.*, 1989: 26, lám. 10). Sin embargo, las apófisis espinosas son más bajas e inclinadas hacia atrás; también el ángulo formado entre las apófisis transversas, más cerrado en el primero de los casos (Figs. 4a-b). Estas diferencias pueden deberse a la distinta ubicación de las vértebras comparadas, anteriores las del sirenio de Uztarrotz y posterior la de Tona. Los cuerpos vertebrales de UZ1.6, UZ1.10 y UZ1.11 son algo menores que los de varias vértebras torácicas también atribuidas o relacionadas con *Prototherium* De Zigno, 1887 de las localidades de Seva, Sant Julià de Vilatorrada y Castellolí. Su talla es parecida a la de las vértebras más pequeñas de otras localidades catalanas estudiadas por Pilleri *et al.* (1989: 62-63, cuadro XXIII) (Fig. 5). En cuanto a las costillas, los fragmentos más gruesos de Uztarrotz tienen secciones parecidas a las de *Prototherium solei*, aunque en ningún caso tan gruesas como en una de las costillas figuradas por Pilleri *et al.* (1989: 27, fig. 4d) (Figs. 6a-b, e). El aspecto masivo de UZ1.6 es comparable al de una vértebra torácica de *Prototherium intermedium* Bizzotto, 1983, del Eoceno superior de Possagno (Italia), aunque UZ1.6 es mayor y las apófisis transversas parecen más desarrolladas.

UZ1.6 es muy parecida morfológica y biométricamente a una vértebra torácica (T5) de *Eotheroides* sp. del Eoceno medio final de Egipto, figurada por Zalmout *et al.* (2003). Las proporciones de UZ1.6 son parecidas a una vértebra torácica (RGHP D040), probablemente de un individuo juvenil, asignada a *Halitherium taulannense* Sagne, 2001a, especie definida a partir de material craneal y mandibular proveniente del Priabonense de Taulanne (Provenza) (Sagne, 2001a) (Figs. 4g-h). El aspecto robusto de las vértebras torácicas de Uztarrotz, con gruesos arcos de pedículos cortos, es bastante similar al de las vértebras de *Halitherium schinzii* (Kaup, 1855) de Flonheim (Alzey, Alemania, colecciones del MNHN, París y BMNH, Londres), pero la talla en esta segunda especie es notablemente mayor que la del sirenio aquí descrito.

También hemos comparado nuestros materiales con piezas equivalentes de *Eosiren libyca* Andrews, 1902, del Eoceno superior de El Fâyum (Egipto) (originales y moldes en el BMNH de Londres). El aspecto de las vértebras

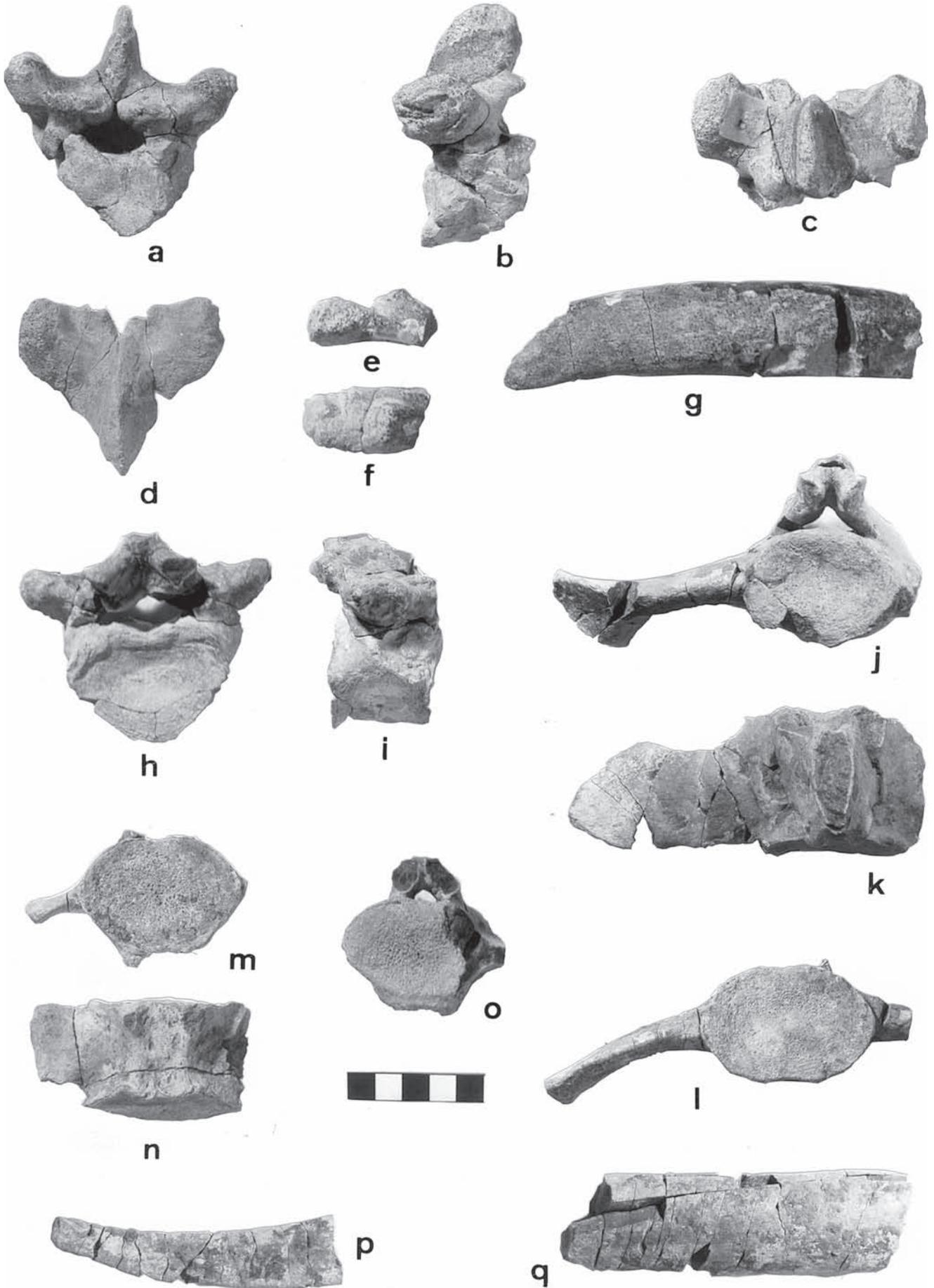
de Uztarrotz es más robusto, sobre todo los pedículos del arco, más cortos y gruesos, generándose un orificio neural más pequeño (Fig. 4f). En *Eosiren* las facetas para las costillas en las apófisis transversas son además lisas y están muy marcadas, presentando facetas articulares costales posteriores fuertes y alargadas.

La mayor robustez de los fósiles de Uztarrotz se hace también muy patente si los comparamos con los correspondientes al género *Protosiren* Abel, 1907, de Egipto y Pakistán (margen suroriental del Tethys) (Fig. 4e). *Protosiren* tiene vértebras torácicas con un canal neural notablemente mayor, con contorno de “ojo de cerradura” (“keyhole-shaped” cross section) y no tiene paquiosclerosis ni osteosclerosis (Gingerich *et al.*, 1995; Zalmout *et al.*, 2003). Sickenberg (1934) diferencia *Protosiren* de *Eotheroides* Palmer, 1899 y *Eosiren* Andrews, 1902 por la ausencia en las costillas del primero de los géneros de superficies articulares bien formadas. Este carácter también diferenciaría *Protosiren* del sirenio de Uztarrotz, que, de esta manera, podría situarse más cercano al grupo definido por Morales (1990) como “*Prototherium-Eotheroides*” o, en general, de los sirenios eocénicos de las familias *Prorastomidae* y *Dugongidae*.

La comparación con *Prorastomus* Owen, 1855 y *Pezosiren* Domning, 2001, los sirenios más antiguos conocidos, del Eoceno inferior/medio de Jamaica (*Prorastomidae*; Savage *et al.*, 1994, Domning, 2001), resulta en nuestro caso dificultosa, al apenas haberse descrito material post-craneal de los mismos. Domning (2001) indica cómo las vértebras caudales de *Pezosiren* no poseen los desarrollados procesos transversos que tienen las piezas homólogas de los sirenios posteriores, también presentes en los fósiles de Uztarrotz.

Bizzotto (1983) considera *Prototherium* De Zigno, 1887 un taxón “fuertemente polifilético”, incluyendo en el mismo a *Eotheroides*. Plantea asimismo un proceso de evolución anagenética a partir de formas del Eoceno inferior afines a *Prototherium*, con sucesión de cronoespecies hasta el género *Halitherium*, característico del Oligoceno europeo. Según Sagne (2001a, 2001b), *Halitherium* Kaup, 1838 está ya presente en el Eoceno superior europeo representado por *H. taulannense* Sagne, 2001a, que sería el más derivado de los dugonguidos eocénicos del norte del Tethys. *Eotheroides* es un taxón definido a partir de material hallado en Egipto que, aunque ha sido citado en el margen norte del Tethys mediterráneo, no parece estar representado en el registro europeo (Sagne, 2001a, 2001b).

La morfología de los restos (costillas paquioscleróticas, presencia de facetas de articulación entre costillas y vértebras torácicas, y pedículos gruesos y canal neural estrecho de las vértebras, a diferencia de *Protosiren*) permite en principio identificar los fósiles de Uztarrotz como pertenecientes a un *Dugongidae* indeterminado.



	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
AR1.1			43,5	26,3							
AR1.2		35	34								
AR1.3			(41,7)								
AR1.5	48,1	39,4	40,5	14		91,3	20	28	35,4	(51,3)	(40)
AR1.6	52,6	37,9	43	(18)	(11)	88	18	28,1		52	(36,5)
AR1.7	53	(38,4)	44,3	17,8							
AR1.8	45	39	46,6	19							
AR1.9	(61,5)	37,3	50	(19)	10,5		68	39,6	35		24
AR1.10	62,6	40,9	45,5	17							
AR1.11	57,9	41,6	42,2	16,5			64				
AR1.12	60,7	42,5	41,4	12,8							
AR1.13	61,1	42,2	40	11,3							
AR1.14	61,3	42	39,4	(11)							
AR1.15	58,5	42,6	40,1	12,6							
AR1.16	56	40,5	38,4	7,5							
AR1.17	48	38,1	38	9							
AR1.18	48,3	38	38	10,7							
AR1.19		40	38,6	10,8	(8,9)						
AR1.20	(40,59)	26	31								

Tabla 2. Dimensiones (mm) de las vértebras de sirenio de Ardanatz de Egüés (Navarra). *Dugongidae* indet. 2, AR1.1-AR1.8, vértebras torácicas posteriores; AR1.9, vértebra sacra; AR1.10-AR1.11, vértebras caudales (?); AR1.12- AR1.20, vértebras caudales. **1:** diámetro horizontal (anchura) del centro. **2:** diámetro vertical (altura) del centro. **3:** longitud anteroposterior del centro. **4:** diámetro horizontal (anchura) del canal neural. **5:** diámetro vertical (altura) del canal neural. **6:** diámetro horizontal de la vértebra (anchura del arco vertebral). **7:** diámetro medio-lateral (anchura) de la apófisis transversa. **8:** longitud anteroposterior en la base de la apófisis transversa. **9:** longitud anteroposterior de la base de la apófisis espinosa. **10:** anchura entre precigapófisis. **11:** anchura entre postcigapófisis. (Las cifras entre paréntesis son aproximadas).
Measurements (in mm) of the sirenian vertebrae from Ardanatz de Egüés (Navarre). Dugongidae indet. 2, AR1.1-AR1.8, posterior thoracic vertebrae; AR1.9, sacral vertebra; AR1.10-AR1.11, caudal vertebrae (?); AR1.12- AR1.20, caudal vertebrae. 1: horizontal diameter (width) of centrum. 2: vertical diameter (height) of centrum. 3: anteroposterior length of centrum. 4: horizontal diameter (width) of neural canal. 5: vertical diameter (height) of neural canal. 6: horizontal diameter of the vertebra (width of neural arch). 7: mediolateral diameter (width) of transverse apophysis. 8: anteroposterior length at the base of transverse apophysis. 9: height of spinous apophysis. 10: anteroposterior length at the base of the spinous apophysis. 11: width between prezygapophyses. 12: width between postzygapophyses. 13: anteroposterior length from prezygapophysis to postzygapophyses. (Measurements in brackets are approximate).

Figura 3. Fósiles de sirenios del Bartonense del Valle de Egüés (Navarra). *Dugongidae* indet. 1 de Uztarrotz: **a, b, c**, vértebra torácica anterior (UZ1.6) en vistas anterior, lateral izquierda y dorsal; **d**, arco de vértebra torácica anterior (UZ1.1) en vista dorsal; **e, f**, cabeza articular de costilla (UZ1.21) en vistas lateral derecha y dorsal; **g**, fragmento costal (UZ1.22) en vista dorsal. *Dugongidae* indet. 2 de Ardanatz: **h, i**, vértebra torácica posterior (AR1.5) en vistas posterior y lateral derecha; **j, k**, vértebra sacra (AR1.9) en vistas posterior y dorsal; **l**, vértebra caudal anterior (AR1.11) en vista posterior; **m, n**, vértebra caudal (AR1.15) en vistas posterior y ventral; **o**, vértebra caudal (AR1.19) en vista posterior; **p, q**, fragmentos costales (AR1. 21, AR1.22) en vista dorsal. Escala en cm.
Sirenian fossils from the Bartonian of the Egüés Valley (Navarre). Dugongidae indet. 1 of Uztarrotz: a, b, c, anterior thoracic vertebra (UZ1.6) in anterior, left lateral and dorsal views; d, neural arch of anterior thoracic vertebra (UZ1.1) in dorsal view; e, f, rib articular surface (UZ1.21) in right lateral and dorsal views; g, rib fragment (UZ1.22) in dorsal view. Dugongidae indet. 2 of Ardanatz: h, i, posterior thoracic vertebra (AR1.5) in posterior and right lateral views; j, k, sacral vertebra (AR1.9) in posterior and dorsal views; l, anterior caudal vertebra (AR1.11) in posterior view; m, n, caudal vertebra (AR1.15) in posterior and ventral views; o, caudal vertebra (AR1.19) in posterior view; p, q, rib fragments (AR1. 21, AR1.22) in dorsal view. Scale in cm.

Dugongidae indet. 2

Figs. 3h-q, 4c, 6c-d

Material estudiado: AR1.1-AR1.4, fragmentos de cuerpos de vértebras torácicas; AR1.5, AR1.6, vértebras torácicas posteriores más o menos completas; AR1.7, AR1.8, cuerpos de vértebras torácicas posteriores con fragmentos del arco neural; AR1.9, vértebra sacra; AR1.10-AR1.20, cuerpos de vértebras caudales; AR1.21-AR1.29, fragmentos de costillas; numerosos fragmentos de arcos neurales y costillas.

Edad y localización: Bartonense inferior (parte alta de la Biozona SBZ 17 de Serra Kiel *et al.*, 1998), Formación Areniscas de Ardanatz. Todos los fósiles provienen del mismo punto, en las cercanías de la aldea de Ardanatz, en el valle de Egüés (Eguesibar), a pocos kilómetros al Este de la ciudad de Pamplona/Iruñea (Navarra). Es posible que todas las piezas correspondan a un mismo individuo.

Dimensiones: véase tabla 2. Material provisionalmente depositado en el LPUPV (Bilbao). Donación de D. José Luis Belzúnegui (Pamplona, Navarra).

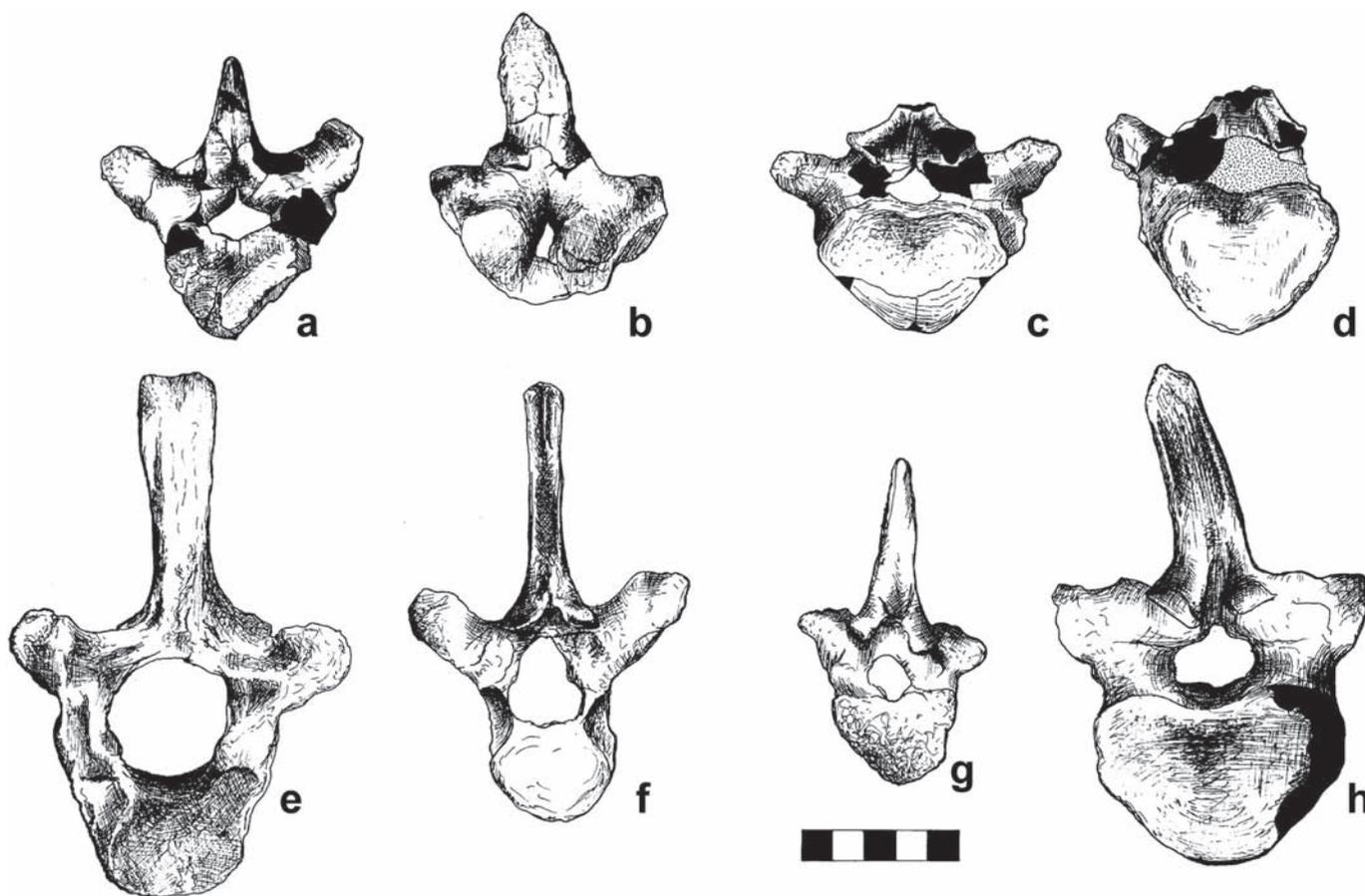


Figura 4. Fósiles de vértebras torácicas de sirenios en vista posterior. **a**, *Dugongidae* indet. 1 (UZ1.6, Bartonense de Uztarrotz de Egüés, Navarra); **b**, *Prototherium solei* Pilleri, Biosca & Via, 1989 (441, Colección de J. Solè, Bartonense de Tona, Cataluña, basado en Pilleri *et al.*, 1989); **c**, *Dugongidae* indet. 2 (AR1.5, Bartonense de Ardanatz de Egüés, Navarra); **d**, *SIRENIA* indet. (MGSB-44002, Priabonense de Castellolí, Cataluña, basado en Pilleri *et al.*, 1989); **e**, *Protosiren smithae* Domning & Gingerich, 1994 (UM 101224, Eoceno medio de Egipto, basado en Zalmout *et al.*, 2003); **f**, *Eosiren libyca* Andrews, 1902 (M10910, Eoceno de El Fâyum, Egipto, material del BMNH); **g**, *Halitherium taulannense* Sagne, 2001a (D040, Priabonense de Taulanne, Provenza, material depositado provisionalmente en el MNHN); **h**, *Halitherium schinzii* Kaup, 1855 (Oligoceno de Flonheim, Alemania, material del BMNH). Escala en cm.

Sirenian thoracic vertebrae in posterior view. a, *Dugongidae* indet. 1 (UZ1.6, Bartonian of Uztarrotz de Egüés, Navarre); *b*, *Prototherium solei* Pilleri, Biosca & Via, 1989 (441, J. Solè Collection, Bartonian of Tona, Catalonia, after Pilleri *et al.*, 1989); *c*, *Dugongidae* indet. 2 (AR1.5, Bartonian of Ardanatz de Egüés, Navarre); *d*, *SIRENIA* indet. (MGSB-44002, Priabonian of Castellolí, Catalonia, after Pilleri *et al.*, 1989); *e*, *Protosiren smithae* Domning & Gingerich, 1994 (UM 101224, Middle Eocene of Egypt, after Zalmout *et al.*, 2003); *f*, *Eosiren libyca* Andrews, 1902 (M10910, Eocene of El Fâyum, Egypt, BMNH material); *g*, *Halitherium taulannense* Sagne, 2001a (D040, Priabonian of Taulanne, Provence, material provisionally kept at the MNHN); *h*, *Halitherium schinzii* Kaup, 1855 (Oligocene of Flonheim, Germany, BMNH material). Scale in cm.

Descripción: Como en el caso anterior, todo el material presenta el aspecto grueso y masivo de los huesos paquiosteoscleróticos. Los arcos de las vértebras torácicas tienen apófisis transversas cortas cuyos planos sagitales forman un ángulo abierto entre sí, mayor de 90° (Figs. 3h-i). Las cigapófisis están bien desarrolladas, con facetas articulares planas subovaladas que forman un ángulo con respecto al plano sagital de la vértebra de unos 45°. La inserción del arco neural es en la parte anterior del centro. El canal neural es ancho y los pedículos gruesos, más anchos posterior que anteriormente. Las facetas articulares anteriores para la costilla son subcirculares y están bien marcadas en un área circundante fuertemente excavada. No se observan facetas articulares costales posteriores. Los centros de las vértebras torácicas son platicélicos o ligeramente anficélicos, con contornos anterior y posterior acorazonados, algo comprimidos dorsoventralmente, más anchos los posteriores que los anteriores. La superficie ventral de los centros muestra una quilla más o menos marcada. Los anillos apofisarios tienen la superficie rugosa y quedan diferenciados de los centros por finas líneas de sutura.

AR1.9 es una vértebra sacra que conserva parte del arco y una de las apófisis transversas (Figs. 3j-k). El arco se estrecha rápidamente hacia la espina neural y las postcigapófisis están muy juntas, con facetas articulares redondeadas que forman un ángulo entre sí algo menor de 90°. Los pedículos del arco son más bien estrechos. El centro es ligeramente anficélico. Los contornos anterior y posterior del mismo son pentagonales redondeados, fuertemente comprimidos dorsoventralmente. Los anillos apofisarios se diferencian del resto del centro por finas líneas de sutura. La apófisis transversa conservada se inserta posteriormente, es larga, curvada hacia delante, mazuda y torsionada distalmente. La superficie de contacto con la cintura pélvica presenta un contorno campaniforme y es muy rugosa, como una superficie de sutura.

Los centros de las vértebras caudales anteriores son igualmente comprimidos dorsoventralmente, pero sus contornos anterior y posterior tienden a ser hexagonales (Figs. 3l-o). La superficie inferior presenta facetas de articulación para los chevrones (arcos hemales), especialmente desarrolladas posteriormente. Los centros de las vértebras caudales medias y posteriores son proporcionalmente más altos que las anteriores, con mayor desarrollo de las facetas para los chevrones.

Por lo que respecta a las costillas, las diáfisis son macizas, sin cavidad medular. Algunos fragmentos costales muestran gruesas secciones ovaladas; otros, de secciones mucho más finas, corresponden a costillas más gráciles y delgadas, o bien a extremos distales de las costillas más gruesas (Figs. 3p-q; Figs. 6c-d).

Comparaciones: También en este caso el material disponible, aunque abundante, es poco representativo, al estar compuesto exclusivamente por restos de vértebras y costillas. Las vértebras torácicas de Ardanatz poseen centros más grandes que UZ1.6 de Uztarrotz, anteriormente descrita (Fig. 4). Los arcos neurales de AR1.5 y AR1.6 son de anchura parecida al de UZ1.6, de tal manera que resultan proporcionalmente más pequeños que en UZ1.6. A su vez, el ángulo formado entre las apófisis transversas de las vértebras torácicas de Ardanatz es más abierto que en las vértebras de Uztarrotz y las cigapófisis presentan un mayor desarrollo. Por comparación con los esqueletos

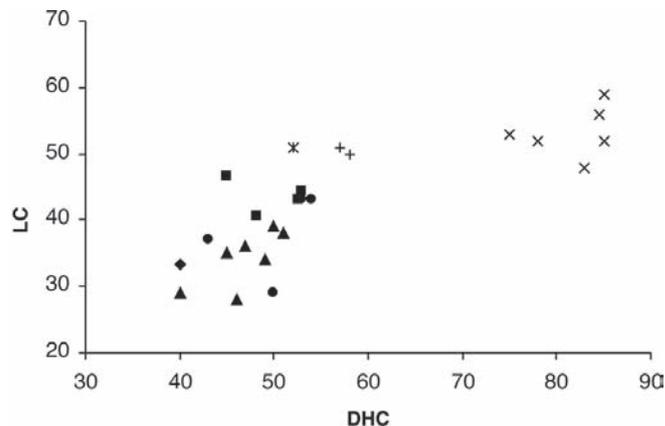


Figura 5. Diagrama DHC/LC (Diámetro horizontal del centro vertebral/Longitud anteroposterior del centro vertebral) de las vértebras torácicas de varios sirenios del Eoceno y Oligoceno de Europa y Norte de África. ◆, *Dugongidae* indet. 1 (Bartoniense de Uztarrotz de Egüés, Navarra); ■, *Dugongidae* indet. 2 (Bartoniense de Ardanatz de Egüés, Navarra); ▲, *Eosiren libyca* Andrews, 1902 (Eoceno medio de El Fâyum, Egipto, BMNH); *, (?) *Prototherium* sp. (Bartoniense de Seva, Cataluña, dimensiones en Pilleri *et al.*, 1989); •, (?) *Prototherium* sp. (Biarritziense inferior de Sant Julià de Vilatorca, Cataluña, dimensiones en Pilleri *et al.*, 1989); +, *SIRENIA incertae sedis* (Priaboniense de Castellolí, Cataluña, dimensiones en Pilleri *et al.*, 1989); x, *Halitherium schinzii* Kaup, 1855 (Oligoceno de Flonheim, Alemania, BMNH).

*DHC/LC diagram (horizontal diameter of centrum/anteroposterior length of centrum) of thoracic vertebrae in several sirenians from the Eocene and Oligocene of Europe and North Africa. ◆, Dugongidae indet. 1 (Bartonian of Uztarrotz de Egüés, Navarre); ■, Dugongidae indet. 2 (Bartonian of Ardanatz de Egüés, Navarre); ▲, Eosiren libyca Andrews, 1902 (Middle Eocene of El Fâyum, Egypt, BMNH); *, (?) Prototherium sp. (Bartonian of Seva, Catalonia, measurements in Pilleri *et al.*, 1989); •, (?) Prototherium sp. (lower Biarritzian of Sant Julià de Vilatorca, Catalonia, measurements in Pilleri *et al.*, 1989); +, SIRENIA incertae sedis (Priabonianse of Castellolí, Catalonia, measurements in Pilleri *et al.*, 1989); x, Halitherium schinzii Kaup, 1855 (Oligocene of Flonheim, Germany, BMNH).*

de los sirenios actuales, *Dugong dugon* (Müller, 1776) y *Trichechus manatus* Linnaeus, 1758, todas estas diferencias podrían deberse, en gran parte, a que los fósiles de Ardanatz corresponderían a vértebras torácicas posteriores, en tanto que los del sirenio de Uztarrotz serían de las anteriores.

En un trabajo precedente (Astibia *et al.*, 1999), describíamos sendos fósiles de vértebras caudales de sirenio, provenientes uno de ellos también de Ardanatz, aunque no del mismo punto que los ahora descritos (AD.4), y el otro

de Santa Cilia de Jaca (Huesca) (MPZ 98/478). El primero es similar, aunque ligeramente menor, a los cuerpos de vértebras caudales anteriores descritas en este trabajo (AR1.10-AR1.15); el segundo a los de las caudales medio-posteriores (AR1.16-AR1.19) (Fig. 7).

Las vértebras torácicas de Ardanatz son comparables a varias piezas homólogas atribuidas o relacionadas con *Prototherium* De Zigno, 1887 de las localidades catalanas

surpirenaicas de Tona (*Prototherium solei* Pilleri, Biosca & Via, 1989), Seva, Sant Julià de Vilatorrada y Castellolí (Pilleri *et al.*, 1989: 52-57, figs 23-27) (Figs. 4c-d). También se parecen a una vértebra torácica de *Prototherium intermedium* Bizzotto, 1983 (Bizzotto, 1983: lám. 2, figs. b, b1), aunque las primeras son mayores y sus apófisis transversas parecen más desarrolladas. Las proporciones de las piezas de Ardanatz son igualmente parecidas a una vértebra to-

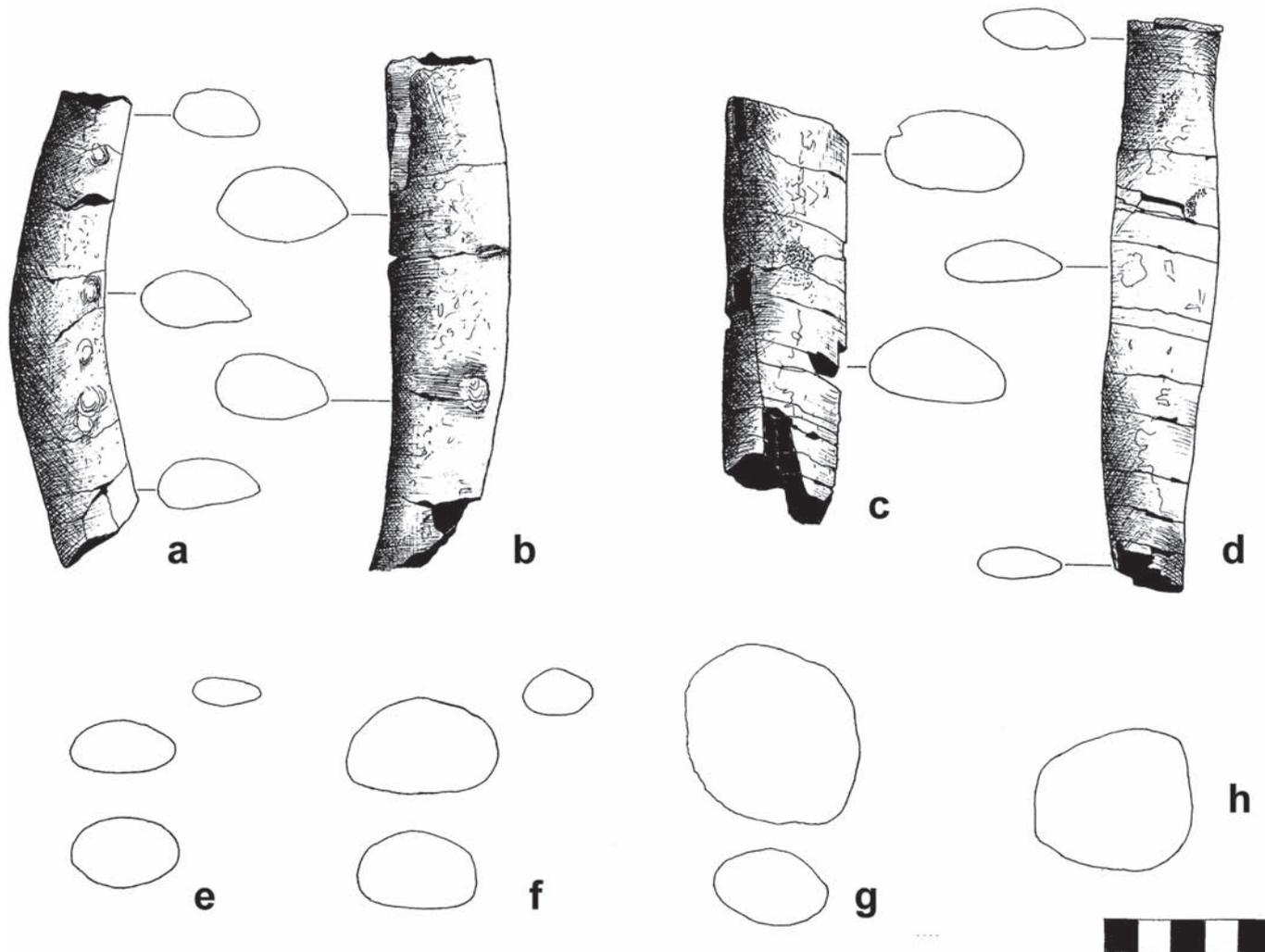


Figura 6. Fragmentos y secciones de costillas de varios sirenios. **a, b**, *Dugongidae* indet. 1 (UZ1.23, UZ1.22, Bartonense de Uztarrotz de Egüés, Navarra); **c, d**, *Dugongidae* indet. 2 (AR1.21, AR1.23, Bartonense de Ardanatz de Egüés, Navarra); **e**, secciones costales de *Prototherium solei* Pilleri, Biosca & Via, 1989 (Colección de J. Solè, Bartonense de Tona, Cataluña, basado en Pilleri *et al.*, 1989); **f**, secciones costales de *Halitherium taulannense* Sagne, 2001a (D040, Priabonense de Taulanne, Provenza, material depositado provisionalmente en el MNHN); **g**, secciones costales de *Eosiren libyca* Andrews, 1902 (M8923, Eoceno de El Fáyum, Egipto, material del BMNH). **h**, secciones costales de *Halitherium schinzii* Kaup, 1855 (M27887, Oligoceno de Flonheim, Alemania, material del BMNH). Escala en cm.

Fragments and cross-sections of sirenian ribs. a, b, Dugongidae indet. 1 (UZ1.23, UZ1.22, Bartonian of Uztarrotz de Egüés, Navarre); **c, d, Dugongidae** indet. 2 (AR1.21, AR1.23, Bartonian of Ardanatz de Egüés, Navarre); **e**, rib sections of *Prototherium solei* Pilleri, Biosca & Via, 1989 (J. Solè Collection, Bartonian of Tona, Catalonia, after Pilleri *et al.*, 1989); **f**, rib sections of *Halitherium taulannense* Sagne, 2001a (D040, Priabonian of Taulanne, Provence, material provisionally kept at the MNHN); **g**, rib sections of *Eosiren libyca* Andrews, 1902 (M8923, Eocene of El Fáyum, Egypt, BMNH material). **h**, rib sections of *Halitherium schinzii* Kaup, 1855 (M27887, Oligocene of Flonheim, Germany, BMNH material). Scale in cm.

rácica (RGHP D040), probablemente de un individuo juvenil, no publicada y asignada a *Halitherium taulannense* Sagne, 2001a del Priabonense de Taulanne (Provenza). Como ocurre con los fósiles de Uztarrotz, también el aspecto robusto de las vértebras torácicas de Ardanatz, con gruesos arcos de pedículos cortos, es bastante parecido al de las vértebras de *Halitherium schinzii* (Kaup, 1855) del Oligoceno de Flonheim (Alzey, Alemania, colecciones del MNHN, París y BMNH, Londres), aunque la talla de esta segunda especie es notablemente mayor que la de los sirenios descritos en este trabajo (Figs. 4g-h).

Respecto a las vértebras caudales, los fósiles de Ardanatz se parecen a varias piezas equivalentes de Pobra de Claramunt, Tona o Monistroll (Pilleri *et al.*, 1989: 49-51, figs 21-22). AR1.10, AR1.11 de este trabajo y AD.4 de Astibia *et al.* (1999) también resultan parecidas a un centro de *P. intermedium* figurado por Bizzotto (1983: lám. 2, figs. c, c1); AR1.13 y AR1.15 son similares en contorno y talla a un cuerpo vertebral caudal asignado a *H. taulannense* (MNHN 9701203).

Los fósiles de costillas de Ardanatz dan secciones del mismo tipo que algunas de *Prototherium solei*, figuradas por Pilleri *et al.* (1989: 27, figs. 4a-c). Varios fósiles de costillas de *H. taulannense* no descritas por Sagne (2001b) presentan secciones como las de los fragmentos costales de Ardanatz (Figs. 6c-d, f).

Por el contrario y como en el caso de Uztarrotz, los fósiles de Ardanatz se diferencian claramente de los atribuidos al género *Protosiren* Abel, 1907 en su mayor robustez, dado que en este último género vértebras y costillas no serían paquiosteoscleróticas (Gingerich *et al.*, 1995; Zalmout *et al.*, 2003) (Fig. 4e). Como en los dugonguidos del Eoceno, las vértebras torácicas y costillas de Ardanatz presentan una articulación sinovial. Por otro lado, la morfología de la vértebra sacra y la existencia de anchos procesos transversos en las vértebras caudales permiten diferenciar el material descrito del correspondiente a los prorastómidos (C. Sagne, com. pers.).

En consecuencia, asignamos provisionalmente el material de Ardanatz a la familia Dugongidae.

DISCUSIÓN

Domning (1994) distingue cuatro familias de sirenios: Prorastomidae, Protosirenidae (un taxón parafilético según Sagne, 2001b), Dugongidae y Trichechidae. Las dos primeras familias están exclusivamente representadas por fósiles, mientras que los Dugongidae y Trichechidae tienen representantes actuales (dugongos y manatíes, respectivamente). A excepción de la cita de un Miosireninae (Trichechidae) (Domning, 1994), sólo los Dugongidae están representados en el registro fósil europeo. La identificación de restos fósiles de *Protosiren* Abel, 1907 en Francia y Hungría es muy dudosa (Sagne, 2001b). La distribución

de los Dugongidae va del Eoceno medio (Luteciense) a la actualidad, con un registro Eoceno medio-Plioceno en el margen norte del Tethys mediterráneo de Europa (Gheerbrant *et al.*, 2005).

En el Eoceno medio y superior de Europa occidental se distinguen los siguiente géneros y especies de sirenios (según Sagne, 2001b): *Prototherium veronense* (De Zig-

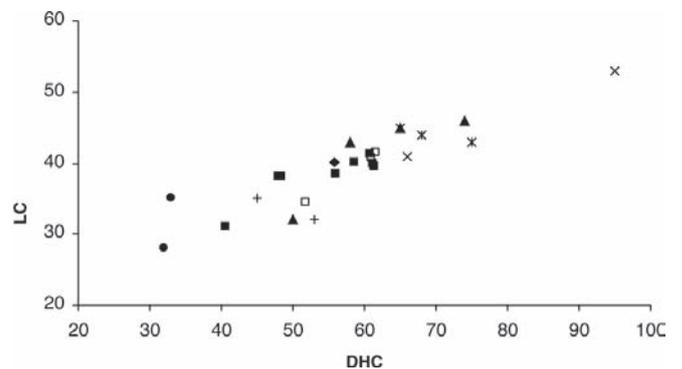


Figura 7. Diagrama DHC/LC (Diámetro horizontal del centro vertebral/Longitud anteroposterior del centro vertebral) de las vértebras caudales de varios sirenios del Eoceno y Oligoceno de Europa y Norte de África. ◆, SIRENIA indet. (AD.4, Bartonense de Ardanatz de Egiús, Navarra, dimensiones en Astibia *et al.*, 1999); ■, Dugongidae indet. 2 (Bartonense de Ardanatz de Egiús, Navarra); □, *Halitherium taulannense* Sagne, 2001a (Priabonense de Taulanne, Provenza, MNHN); ▲, *Eosiren libyca* Andrews, 1902 (Eoceno medio de El Fâyum, Egipto, BMNH); *, (?) *Prototherium* sp. (Bartonense de Pobra de Claramunt, Cataluña, dimensiones en Pilleri *et al.*, 1989); •, (?) *Prototherium* sp. (Bartonense de Tona, Cataluña, dimensiones en Pilleri *et al.*, 1989); +, SIRENIA incertae sedis (Biarritziense medio de Monistrol, Cataluña, dimensiones en Pilleri *et al.*, 1989); x, *Halitherium schinzii* Kaup, 1855 (Oligoceno de Flonheim, Alemania, material del BMNH).

DHC/LC diagram (horizontal diameter of centrum/anteroposterior length of centrum) of caudal vertebrae in several sirenians from the Eocene and Oligocene of Europe and North Africa. ◆, SIRENIA indet. (AD.4, Bartonian of Ardanatz de Egiús, Navarre, measurements by Astibia *et al.*, 1999); ■, Dugongidae indet. 2 (Bartonian of Ardanatz de Egiús, Navarre); □, *Halitherium taulannense* Sagne, 2001a (Priabonian of Taulanne, Provence, MNHN); ▲, *Eosiren libyca* Andrews, 1902 (Middle Eocene of El Fâyum, Egypt, BMNH); *, (?) *Prototherium* sp. (Bartonian of Pobra de Claramunt, Catalonia, measurements by Pilleri *et al.*, 1989); •, (?) *Prototherium* sp. (Bartonian of Tona, Catalonia, measurements by Pilleri *et al.*, 1989); +, SIRENIA incertae sedis (middle Biarritzian of Monistrol, Catalonia, measurements by Pilleri *et al.*, 1989); x, *Halitherium schinzii* Kaup, 1855 (Oligocene of Flonheim, Germany, BMNH material).

no, 1875) del Bartonense de Italia, *P. montserratense* Pilleri, Biosca & Via, 1989 del Bartonense de Cataluña, *P. intermedium* Bizzotto, 1983 del Priabonense de Italia, y *Halitherium taulannense* Sagne, 2001a del Priabonense de Provenza. *Prototherium solei* Pilleri, Biosca & Via, 1989, del Bartonense o Priabonense de Cataluña, es probablemente un sinónimo de *P. intermedium* (ver Domning, 1994). Este autor sinonimiza asimismo *P. montserratense* con *P. intermedium*, pero según Sagne (2001b) se trata de una especie válida de sirenio con caracteres dentarios distintos a los de *P. intermedium* y un esqueleto apendicular, en concreto el húmero, más robusto. *Prototherium* es un dugónguido basal, mientras que *Halitherium taulannense* es el taxón filogenéticamente más próximo a los sirenios del Oligoceno y del Neógeno y la especie más derivada de los sirenios eocenos del norte del Tethys (Sagne, 2001a, 2001b). El género *Prototherium* Zigno, 1887 podría estar asimismo representado en el Eoceno superior de Rumania (*Prototherium* n. sp. sensu Sagne, 2001b). Otros taxones de sirenios (*Sirenavus* Kretzoi, 1941; *Anisosiren* Kordos, 1979; *Paralitherium* Kordos, 1977) han sido descritos en el Eoceno de Europa central (Cárpatos y Transilvania), pero no parecen estar representados en los yacimientos de Europa occidental.

Los restos fósiles descubiertos en el Eoceno medio y superior de la Península Ibérica e identificables a nivel genérico o específico han sido asignados a *Prototherium* (Pilleri *et al.*, 1989; Sagne, 2001b). La presencia de *Halitherium* en el Luteciense de Cataluña (Pilleri *et al.*, 1989) es muy dudosa (Sagne, 2001b). Además de las especies *P. montserratense* y *P. solei* (sinónimo de *P. intermedium*), Pilleri *et al.* (1989) describen material de *Prototherium* sp. en varias localidades del Eoceno medio de Cataluña.

Teniendo en cuenta los caracteres anatómicos observados en las vértebras y costillas del Eoceno medio de Navarra, el material no puede asignarse estrictamente a un género o especie conocido de sirenio. No obstante, las evidencias biogeográficas y de distribución temporal actualmente disponibles apuntan a que los restos de la Cuenca de Pamplona pertenecen a un dugónguido basal próximo a *Prototherium*.

CONCLUSIONES

Los fósiles descritos en este trabajo amplían el registro conocido de los sirenios en el Eoceno de los Pirineos occidentales.

Aunque los materiales estudiados provienen de dos localidades ubicadas en distintos niveles estratigráficos, dentro de las series principalmente margosas del Eoceno de la Cuenca de Pamplona (Uztarrotz y Ardanatz de Egüés), por su semejanza morfológica y biométrica general y lo poco significativo desde un punto de vista sistemático de

los mismos (restos de vértebras y costillas), no se puede afirmar que correspondan a taxones diferentes.

La naturaleza robusta de las vértebras y fragmentos costales, consecuencia de procesos de paquiosteosclerosis, y la presencia de facetas de articulación entre las vértebras y las costillas diferencian a los fósiles descritos de los del género *Protosiren*. Por el contrario, son similares en forma y tamaño a las vértebras de *Prototherium* y de *Halitherium taulannense* del Eoceno medio-superior de Europa. Teniendo en cuenta que el material vertebral y costal es de escasa utilidad desde un punto de vista sistemático, los fósiles de Uztarrotz y Ardanatz se asignan provisionalmente a sirenios dugónguidos indeterminados.

AGRADECIMIENTOS

A José Luis Belzunegui (donación de los fósiles de Ardanatz), Gustavo Gaspar (cesión para estudio del material de Uztarrotz, visita al afloramiento), P. Tassy y C. Sagne (colecciones de MNHN, París y envío de bibliografía), J. J. Hooker (colecciones BMNH, Londres). A los revisores del trabajo D.P. Domning (Howard University, Washington), C. Sagne (MNHN, París) y a R. Gozalo (Editor de la REP, Universitat de València), por sus valiosos comentarios y correcciones. Al Ministerio de Educación y Ciencia (Ciencia y Tecnología) (Proyectos BOS2000-1369 y CGL2004-02338/BTE, y ayuda del Programa Ramón y Cajal al segundo de los firmantes), la Universidad del País Vasco/EHU (Grupos Consolidados 9/UPV00121.310-15226/2003 y Beca Predoctoral de A. Be.), y al Gobierno Vasco/Eusko Jaurlaritz (Beca Postdoctoral de A. Ba.). Contribución al Convenio específico de colaboración entre la UPV/EHU (Bilbao), el CNRS (Francia) y el MNHN (París, Francia).

BIBLIOGRAFÍA

- Abel, O. 1907. Die Stammesgeschichte der Meeressäugethiere. *Meereskunde*, **1** (4), 1-36.
- Andrews, C.W. 1902. Preliminary note on some recently discovered extinct vertebrates from Egypt (Part III). *Geological Magazine*, **9**, 291-295.
- Astibia, H., Murelaga, X., Payros, A., Pereda, X. & Tosquella, J. 1999. Tortugas y Sirenios fósiles en el Eoceno marino de Navarra y Cuenca de Jaca. *Geogaceta*, **25**, 15-18.
- Astibia, H., Payros, A., Pereda Suberbiola, X., Elorza, J., Berreteaga, A., Etxebarria, N., Badiola, A. & Tosquella, J. 2005. Sedimentology and taphonomy of sirenian remains from the Middle Eocene of the Pamplona Basin (Navarre, western Pyrenees). *Facies*, **50**, 463-475.
- Belasko M. (1999). *Diccionario etimológico de los nombres de los pueblos, villas y ciudades de Navarra. Apellidos navarros*. 2ª ed., Pamiela, Pamplona-Iruñea, 493 pp.
- Berggren, W. A., Kent, D. V., Swisher, C. C. & Aubry, M. P. 1995. A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy. In: *Geochronology, time scales and global stratigraphic correlations* (Eds. W.A. Berggren, D.V. Kent,

- M.P. Aubry & J. Hardenbol). *SEPM (Society for Sedimentary Geology), Special Publication*, **54**, 129-212.
- Bizzotto, B. 1983. *Prototherium intermedium* n. sp. (Sirenia) dell'Eocene superiore di Possagno e proposta di revisione sistematica del taxon *Eotheroides* Palmer, 1899. *Memorie di Scienze Geologiche, Istituti di Geologia e Mineralogia, Università di Padova*, **36**, 95-116.
- Domning, D. P. 1994. A phylogenetic analysis of the Sirenia. In: *Contributions in Marine Mammal Paleontology Honoring Frank C. Whitmore, Jr.* (Eds. A. Berta & T.A. Deméré). *Proceedings of the San Diego Society of Natural History*, **29**, 177-189.
- Domning, D. P. 2001. The earliest known fully quadrupedal sirenian. *Nature*, **413**, 625-627.
- Domning, D.P. & Gingerich, P.D. 1994. *Protosiren smithae*, new species (Mammalia, Sirenia) from the late Middle Eocene of Wadi Hitan, Egypt. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, **29**, 69-87.
- Galobart, A., Maroto, J. & Ros, J. 1992. Troballa d'un sireni de l'eocè a la vall del Llémèna. *Quaderns, C.E.C.B. Banyoles*, **1990-91**, 85-94.
- Gheerbrant, E., Domning, D.P. & Tassy, P. 2005. Paenungulata (Sirenia, Proboscidea, Hyracoidea, and relatives). In: *The Rise of Placental Mammals* (Eds. K.D. Rose & J. D. Archibald). The Johns Hopkins University Press, 84-105.
- Gingerich, P. D., Arif, M., Bhatti, M. A., Raza, H. A. & Raza, M. 1995. *Protosiren* and *Babiacetus* (Mammalia, Sirenia and Cetacea) from the Middle Eocene Drazinda Formation, Sulaiman Range, Punjab (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology, The University of Michigan*, **29**, 331-357.
- Gómez, G. 1998. Dos sirenios del Eoceno en la formación Belsué-Atarés. *Serrablo*, 110.
- Gray, J.E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository*, **15**, 296-310.
- Illiger, J.K.W. 1811. *Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis, eorumque versione germanica*. C. Salfeld, Berolini, 302 pp.
- Kaup, J.J. 1838. Über Zähnen von *Halytherium* und *Pugmodon* aus Flonheim. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*, 349-367.
- Kaup, J.J. 1855. *Beiträge zur naeheren Kenntniss der urweltlichen Saeugethiere (Zweites Heft)*. C.W. Leske, Darmstadt, 23 pp.
- Kordos, L. 1977. A new Upper Eocene sirenian (*Paralitherium tarkanyense* n.g. n.sp.) from Felsötárkány, NE, Hungary. *Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az*, **1975**, 349-367.
- Kordos, L. 1979. Mayor finds of scattered fossils in the Palaeovertebrate Collection of the Hungarian Geological Institute (Communication, No 4). *Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az*, **1977**, 313-326.
- Kretzoi, M. 1941. *Sirenavus hungaricus* nov. g., nov. sp., ein neuer Prorastomide aus dem Middleleozän (Lutetium) von Felsögalla in Ungarn. *Annales Musei Nationalis Hungarici (Pars Mineralogica, Geologica et Palaeontologica)*, **34**, 146-156.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae sistens regna tria naturae, in clases et ordines genera et species redacta tabulisque aenis illustrata. Accedunt vocabula Gallica*. Editio multa auctior & emendatior. Lugduni Batavorum, Theodor Haak, 227 pp.
- Morales, J. 1990. Sirenios, Desmostilios y Tubulidentados. In: *Tratado de Paleontología* (Ed. B. Meléndez), tomo **3** (2). Editorial Paraninfo, Madrid, 355-380.
- Müller, P.L.S. 1776. *Des Ritters C. von Linné. Vollständiges Natursystem nach der zwölften Lateinischen Ausgabe und nach Anleitung des Holländischen Houttuynischen Werks, mit einer ausführlichen Erklärung ausgefertigt von P.L.S. Müller*. Supplement. Nürnberg, Gabriel Nicolaus Raspe.
- Owen, R. 1855. On the fossil skull of a mammal (*Prorastomus sirenoides* Owen) from the Island of Jamaica. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **11**, 541-543.
- Palmer, T.S. 1899. [Review of Dr. E. Trouessart's *Catalogus Mammalium*]. *Science*, (2) **2** (40), 449-450.
- Pilleri, G., Biosca, J. & Via, L. 1989. *The Tertiary Sirenia of Catalonia*. Brain Anatomy Institute, University of Berne, Ostermundigen (Bern) Suiza, 98 pp.
- Sagne, C. 2001a. *Halitherium taulannense*, nouveau sirénien (Sirenia, Mammalia) de l'Éocène supérieur provenant du domaine Nord-Téthysien (Alpes-de-Haute-Provence, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, **333**, 471-476.
- Sagne, C. 2001b. *La diversification des siréniens à l'Eocène (Sirenia, Mammalia): Etude morphologique et analyse phylogénétique du sirénien de Taulanne*, *Halitherium taulannense*. Tesis doctoral, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 2 vols. (inédita).
- Savage, R. J. G., Domning, D. P. & Thewissen, J. G. M. 1994. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean region. V. The most primitive known sirenian, *Prorastomus sirenoides* Owen, 1855. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **14**, 427-449.
- Serra-Kiel, J., Hottinger, L., Caus, E., Drobne, K., Ferrández, C., Jauhri, A.K., Less, G., Pavlovec, R., Pignatti, J. & Zakrevskaya, E. 1998. Larger foraminiferal biostratigraphy of the Tethyan Paleocene and Eocene. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **169**, 281-299.
- Sickenberg, O. 1934. Beiträge zur Kenntnis tertiärer Sirenen. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, **63**, 352 pp.
- Zalmout, I. S., Ul-Haq, M. & Gingerich, Ph. D. 2003. New species of *Protosiren* (Mammalia, Sirenia) from the early middle Eocene of Balochistan (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology. The University of Michigan*, **31**, 79-87.
- Zigno, A. de 1875. Sireнии fossili trovati nel Veneto. *Memorie del'Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti*, **18**, 427-456.
- Zigno, A. de 1887. Quelques observations sur les siréniens fossiles. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (Sér. 3) **15**, 728-732.