

Vida Científica

Nº 6 (2013) ISSN: 1989-7189

COLABORACIONES EN CIENCIAS DE LA NATURALEZA

TORTUGAS FÓSILES IBÉRICAS: UN VIAJE DE MÁS DE 150 MILLONES DE AÑOS A LOMOS DE ESTE SINGULAR GRUPO DE REPTILES

1. LAS TORTUGA Y EL REGISTRO FÓSIL

A día de hoy es frecuente toparse con titulares del estilo "se ha descubierto un nuevo yacimiento de vertebrados fósiles...", ubicados éstos en algún punto de la geografía ibérica. Hemos de admitir que el número de localidades fosilíferas en esta área es enorme. Sin embargo, y antes de que el lector pueda pensar que qué más darán unos yacimientos más o menos, que con unos pocos habría más que suficiente, me gustaría plantear algunas consideraciones que espero le permitan apreciar el valor de estos hallazgos y, ya que estamos, abrir su mente para poder pensar en cantidades aparentemente descabelladas, tanto de años como de especies. Teniendo en cuenta la inmensidad del tiempo geológico, pero también el desorbitado número de especies que habitan en un determinado momento (no hay más que fijarse en la actualidad) y que la evolución no descansa nunca, es sencillo apreciar que cada uno de esos yacimientos es singular, resultando un mirador de avistamiento a un conjunto faunístico que, por azar, ha perdurado (es cierto, con los achaques del tiempo) hasta nuestros días. Y no sólo la edad del yacimiento puede hacer que la biota registrada sea diferente al comparar unos con otros sino que, como todos sabemos, la fauna y flora que actualmente habita en unas regiones ibéricas es radicalmente distinta a aquella presente en otras. Compárese, por ejemplo, la de la lluviosa Cordillera Cantábrica con la de la mucho más seca y cálida Andalucía. Pero no es necesario poner ejemplos separados tantos kilómetros. Con comparar los seres que habitan en distintos ambientes, algunos de ellos separados apenas unos pocos metros o escasos kilómetros, nos podemos hacer una idea de esto. Así pues, si pensamos en una región costera, la biota que vive sumergida en el mar (representada, por ejemplo, por un apacible lenguado), en tierra (donde encontramos un conejo que, inquieto, excava sus madrigueras), o en los ríos y charcas de agua dulce cercanas al mar (con una rana que ameniza al atardecer con su croar)... creo que no es necesario explicar que es también diferente. Aunque no es de esperar encontrar en un afloramiento fosilífero especies que habitaron en regiones muy distantes, algunos fenómenos catastróficos pueden provocar la acumulación de cadáveres de seres que vivieron en ambientes cercanos. Por ejemplo, el desbordamiento de un río puede cesar el canto de nuestra rana, que vivió feliz en una charca cercana a éste, arrastrando su cadáver hasta el ambiente donde vivía el conejo (que, esperemos, haya conseguido huir antes de que llegara el agua). Otras veces no es necesario que se produzcan ese tipo de fenómenos para hallar seres en ambientes en los que no habitaban. Por ejemplo, sintiéndolo mucho por el pobre animalillo y esperando no herir la sensibilidad del lector, el conejo puede acercarse a la charca donde había vivido la rana y, por un imprevisto, morir allí ahogado, depositándose su cadáver en los niveles fangosos allí sumergidos y que suelen ser buenos para la fosilización. Sin embargo, las posibilidades de que el lenguado llegue a esta charca de agua dulce, que no está conectada al mar por ningún curso de agua, son remotas. Más sencillo es que el cadáver del lenguado fuera arrastrado a la playa. No obstante, ese ambiente es poco favorable para la fosilización.

Las posibilidades de que un organismo fosilice son muy bajas y, muchas veces, son los fenómenos catastróficos los que resultan en la relativamente elevada acumulación de cadáveres registrada en algunos yacimientos. Además, estos fenómenos pueden aumentar notablemente las posibilidades de fosilización de esos organismos, al ocasionar su rápido enterramiento. Deducir si todos o algunos de los individuos registrados en un yacimiento habitaban en ese ambiente deposicional, o si ese no era el entorno en el que algunos de ellos vivían es parte de la labor del paleontólogo. Por tanto, teniendo en cuenta todo esto, así como lo relativamente rápido que funciona la evolución biológica (al menos, en la escala de tiempo aquí empleada), y el tremendamente limitado registro que conocemos, ¡bienvenido sea cualquier nuevo yacimiento! De hecho, juntando esta información, vemos cómo la posibilidad de descubrir especies hasta ahora

desconocidas en nuevos yacimientos, o al proseguir la labor de excavación e investigación de otros previamente hallados, es relativamente elevada.

Además de por la cantidad de yacimientos con restos de vertebrados fósiles, el registro ibérico es singular en otros aspectos. Aunque se identifican yacimientos espectaculares, con faunas completamente singulares, de la friolera de hace más de 200 millones de años, es desde el Jurásico Superior (hace unos 155 millones de años) hasta la actualidad cuando este registro es más "continuo". Esto nos permite conocer la evolución de los ecosistemas ibéricos e, incluso, deducir cómo afectaron algunos eventos catastróficos globales a estas faunas: caída de grandes meteoritos, etapas con gran actividad volcánica, cambios relevantes de la posición de nuestro Planeta respecto al Sol... que provocaron importantes modificaciones en el nivel del mar, la temperatura y, cómo no, en la biota en general.

En estos yacimientos se registran ambientes muy variados, que nos permiten conocer las faunas que habitaron en mares y océanos, ríos y en tierra firme. Además, debido a que el tipo de roca no es igual en todos ellos, encontramos una amplia gama de tipos de fosilización, de manera que cada yacimiento puede suministrarnos datos radicalmente diferentes. Por ejemplo, en el yacimiento conquense de Las Hoyas se registra una biota de hace unos 125 millones de años, en la que es común el hallazgo de elementos poco frecuentes en el registro fósil, preservados de manera bidimensional en calizas litográficas: organismos de cuerpo blando; insectos en los que se puede apreciar, de manera espectacular, los detalles de sus alas o impresiones de su tracto digestivo; reptiles con impresiones tegumentarias, incluyendo las correspondientes a plumas de aves primitivas... A escasos 30 km de Las Hoyas, también en la provincia de Cuenca, se sitúa el yacimiento de Lo Hueco. Los restos allí preservados no sólo corresponden a una fauna radicalmente distinta, unos 55 millones de años más recientes que los de Las Hoyas, sino que el tipo de fosilización, no favorable para la preservación de esos tejidos delicados, lo es para una enorme cantidad de esqueletos parciales o casi completos de numerosos grupos de reptiles, cuyos huesos se preservan de manera tridimensional, sin haber sufrido apenas modificaciones en su morfología original. De esta manera, las preguntas que nos formulamos al analizar cada yacimiento pueden ser muy diferentes, y es la integración de los datos suministrados por varios de ellos la que nos aporta una visión más global sobre los ecosistemas del pasado y sobre su evolución.

Y como nada se mantiene inmutable a lo largo del tiempo, la Península Ibérica también ha cambiado en ese lapso citado, del Jurásico Superior a la actualidad. Mientras su morfología se modificaba, se desplazó por el Planeta separándose cada vez más de Norteamérica y acercándose a otras masas continentales. Eso permitió el intercambio o aislamiento de faunas entre distintas regiones. La modificación de su posición relativa respecto a la del ecuador, así como la del Planeta en el Sistema Solar, y su combinación con otros fenómenos, hicieron que las temperaturas se modificaran notablemente. De esta manera, se registran niveles con fauna que habitó en ambientes tropicales e intertropicales, llegando incluso a haberse transformado la Península Ibérica en un archipiélago, así como otros niveles correspondientes a momentos de bajas temperaturas, como es el caso de varias glaciaciones. El análisis de toda esa información, unido al correspondiente a la evolución biológica, nos permite conocer algunos detalles sobre el pasado de nuestro Planeta.

La necesidad de integrar datos distribuidos en distintas localidades y momentos temporales es fundamental para el paleontólogo. Por este motivo, el Grupo de Biología Evolutiva de la UNED desarrolla su actividad en yacimientos separados tanto en el espacio como en el tiempo. Tal como se ha indicado, el registro de vertebrados ibéricos de los últimos 155 millones de años es muy relevante. Muchos grupos faunísticos desaparecen o cambian radicalmente durante ese periodo. Por ejemplo, a lo largo del Mesozoico, es decir, hasta hace unos 65 millones de años, numerosos grupos de dinosaurios campaban a sus anchas por esta región, con formas tan conocidas como los famosos Estegosaurus, Allosaurus y algunos parientes del saurópodo Diplodocus, animales jurásicos recreados en muchas películas y documentales. Sin embargo, tras la crisis de extinción del final del Mesozoico, que acabó con muchos grupos faunísticos, sólo un grupo de dinosaurios, aquel integrado por las aves, sobrevivió. A partir de ese momento, los mamíferos, que habían consistido en pequeñas formas, comenzaron a sustituir muchos de los nichos que quedaron disponibles. La mayoría de los grupos de vertebrados están generalmente restringidos a ambientes concretos. Por ejemplo, los anfibios habitan en cursos de agua dulce o en ambientes terrestres húmedos y ninguno de los famosos grupos de reptiles marinos del Mesozoico (entre otros ictiosaurios y plesiosaurios) eran dinosaurios.

Qué mejor manera para conocer esta historia a la que nos referimos que centrándonos en un grupo concreto. Claro está, no nos vale cualquier grupo, sino uno que pueda mostrar una clara relación con los movimientos de las placas tectónicas, con los cambios de temperatura, con eventos de crisis locales o globales... Estamos hablando de un grupo que estaba presente cuando los grandes dinosaurios saurópodos del Jurásico Superior ramoneaban las plantas más altas, estaba allí cuando los ictiosaurios y plesiosaurios nadaban por nuestros mares

y océanos cretácicos, sobrevivió a la crisis de extinción masiva del final del Mesozoico, siguió presente mientras los tigres de dientes de sable desgarraban a sus presas, se encontró con el ser humano cuando éste llegó a la Península Ibérica y fue adaptándose a estas tierras, y, a pesar de su recesión actual debido a nuestra actividad, continúa conviviendo con nosotros. Estos testigos de lo que ocurrió en la Península Ibérica desde hace más de 155 millones de años no son otros que las tortugas. Como todos sabemos, se trata de un grupo de reptiles singular, caracterizado por la presencia de un caparazón, que se formó hace más de 200 millones de años, y con una serie de

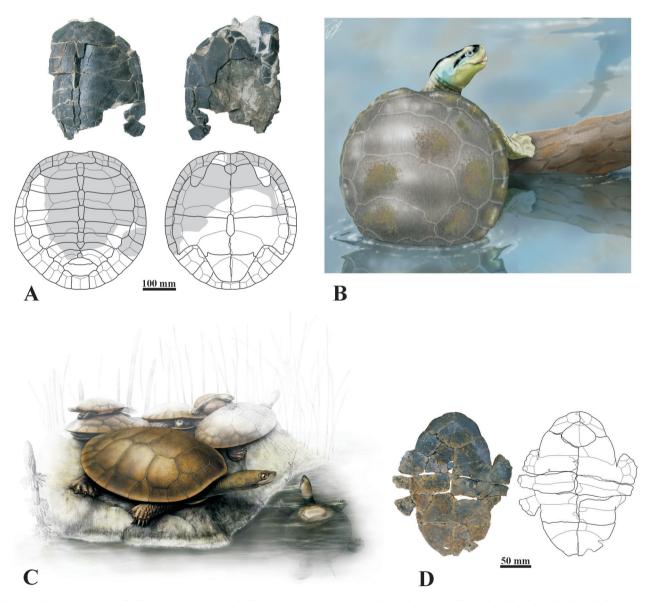


Figura 1: Dos tortugas que habitaron en la Península Ibérica durante el Jurásico Superior. A-B: El eucriptodiro basal Hylaeochelys kappa, identificado en la localidad portuguesa de Mafra. (A) Holotipo, SHN.LPP 172. (B) Reconstrucción en vida, realizada por Carlos de Miguel Chaves. C-D: El miembro de Paracryptodira Selenemys lusitanica, reconocido en varios yacimientos portugueses, especialmente en Torres Vedras y Lourinhã. (C) Reconstrucción en vida, realizada por Iván Gromicho. (D) Parte del holotipo, ALTSHN.066.

peculiares características como la ausencia de dientes o la posición de su cintura escapular dentro de la caja torácica. Frecuentemente se oye que las tortugas no han cambiado nada a lo largo de ese periodo, siendo todas ellas iguales. ¡Nada más lejos de la realidad! Una de las peculiaridades de este grupo es su capacidad para haberse adaptado a muchos entornos radicalmente diferentes. Cualquiera de nosotros puede pensar en una tortuga marina, con un caparazón bajo e hidrodinámico, y unas extremidades totalmente adaptadas a un tipo de natación tan sofisticado que generalmente se denomina vuelo subacuático. También es sencillo traer a la mente una imagen de una tortuga totalmente terrestre, con unas patas muy robustas a modo de aquellas presentes en los grandes elefantes. Si pensamos en ambas tortugas a la vez, veremos que son completamente distintas. Y si ahora pensamos en los galápagos que constituyen usuales mascotas en muchos de nuestros hogares y que, por nuestra negligencia, invaden muchos de nuestros estanques y ríos, vemos que existen otros morfotipos muy diferentes. Y nada que decir de aquellas de caparazón blando, de la matamata o de la caimán, sólo por poner algunos ejemplos. Y no sólo difieren en aspectos como su morfología, modo de locomoción, ambiente en donde habitan... sino también en otros como los correspondientes a su alimentación. Seguro que todos los lectores han visto documentales en los que algunas tortugas marinas se alimentan de algas y corales, mientras que otras se han especializado en la alimentación a base de medusas, en los que algunas tortugas terrestres devoran vegetales o en los que algunas tortugas de agua dulce cazan a sus presas, que en ocasiones llegan a ser peces de relativo gran tamaño comparados con el de estos cazadores. En este sentido, no es muy recomendable andar descalzo por algunos cursos de agua que forman parte del hábitat de algunas tortugas si el bañista aprecia todos sus dedos... Así que, rectificando esa idea generalmente extendida, y que cualquiera puede enmendar por poco que piense si tiene fundamento, las tortugas son un grupo de reptiles muy diverso, con adaptaciones peculiares a números ambientes, y con una historia evolutiva muy compleja. La presencia de un caparazón no implica que todas ellas sean iguales, tal como la presencia de plumas en las aves no ha impedido que todos tengamos conciencia de su enorme diversidad.

Por lo tanto, y a diferencia de lo que ocurre con muchos otros grupos, en los yacimientos paleontológicos correspondientes a ambientes terrestres, en los yacimientos paleontológicos correspondientes a ambientes dulceacuícolas, pero también en los yacimientos paleontológicos correspondientes a ambientes marinos pueden hallarse fósiles de tortugas. Y otra ventaja añadida es que su caparazón es muy resistente, lo que incrementa sus posibilidades de fosilización. El caparazón dorsal o espaldar está en parte generado por la modificación de las costillas, aumentando su anchura y uniéndose unas a otras. Aunque en la mayoría de los vertebrados la información que aportan los restos de sus costillas es muy limitada, las de las tortugas son muy características, permitiendo no sólo identificar a este grupo, sino también reconocer a que familia e, incluso, a que especie pertenecen.

La selección de algunos de los grupos de quelonios más relevantes que habitaron en la Península Ibérica en algún momento entre el Jurásico Superior a la actualidad permite no sólo apreciar la diversidad y conocer algunos detalles sobre la evolución de este grupo sino también entender como la evolución de la biosfera está condicionada por algunos de los fenómenos citados.

2. ¿QUÉ NOS DICEN LAS TORTUGAS FÓSILES **IBÉRICAS?**

Los yacimientos de vertebrados del Jurásico Superior, depositados en niveles de entre hace unos 160 y 145 millones de años, son comunes en varias regiones de España (Cordillera Ibérica y Asturias) y, especialmente en la región centro-oeste de Portugal (Figura 1). En esa época Norteamérica y Europa acababan de separarse, y se estaban distanciando cada vez más debido a la formación y crecimiento del océano que actualmente las separa. La separación de una masa continental en dos genera el aislamiento de las faunas terrestres y de agua dulce que viven en ellas. Esto afectó a un grupo de tortugas de agua dulce reconocido en el registro del Jurásico Superior de ambos continentes: Paracryptodira. La evolución independiente de este grupo generó que los representantes americanos que habitaron al final del Jurásico fueran diferentes a los europeos, como es el caso de la tortuga ibérica Selenemys. Actualmente se cree que el linaje europeo sobrevivió durante una parte del Cretácico Inferior, hasta hace unos 130 millones de años. Sin embargo, hace unos 62 millones de años, después de la extinción masiva del final del Mesozoico, Europa volvió a formar parte del área de distribución de este grupo gracias a su posible invasión desde la, en esos momentos, ya lejana Norteamérica. Este tipo de fenómenos mediante los cuales tortugas terrestres o de agua dulce pueden atravesar importantes masas de agua salada ha permitido la dispersión de muchas especies en muchos continentes, como ocurre por ejemplo con las tortugas de las Islas Galápagos, provenientes de tierra firme. Las tortugas pueden ser transportadas sobre troncos u otros objetos flotantes e, incluso, pueden sobrevivir largos periodos flotando y siendo arrastradas por las corrientes.

También en el registro del Jurásico Superior ibérico se reconocen otros grupos de quelonios, estando éstos adaptados al medio marino costero (Plesiochelyidae). Se trata de tortugas primitivas, con extremidades adaptadas a la vida en ambientes acuáticos pero sin ser los miembros anteriores de mayor tamaño que los posteriores, careciendo, por tanto, de la posibilidad de realizar el vuelo subacuático efectuado por las tortugas marinas actuales. Por lo tanto, estas tortugas habitaban exclusivamente en los mares poco profundos que en esos

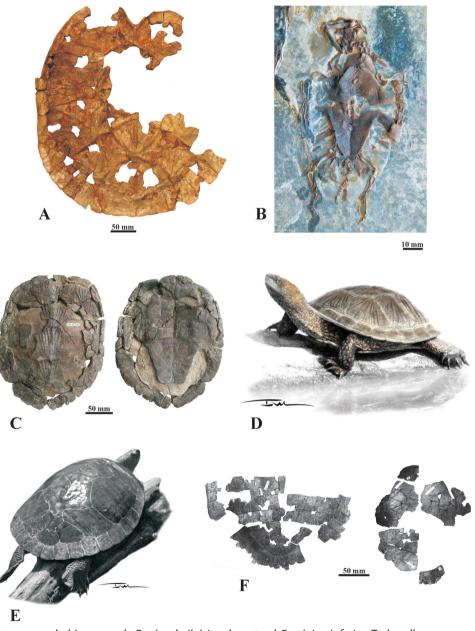


Figura 2: Cuatro tortugas que habitaron en la Península Ibérica durante el Cretácico Inferior. Todas ellas corresponden a miembros de Cryptodira. (A) Espaldar de un ejemplar de Chitracephalus dumonii, MDS—JTS.V.1, procedente de Tenadas del Jabalí (Salas de los Infantes, Burgos). (B) Vista ventral del holotipo de Hoyasemys jimenezi, MCCM—LH 84, procedente del yacimiento conquense de Las Hoyas. C-D: Brodiechelys royoi, procedente de Morella (Castellón). (C) Holotipo del taxón, CMP-3b/181. (D) Reconstrucción en vida, realizada por Iván Gromicho. E-F: Larachelus morla, procedente de Monte Puente Ballesta (Salas de los Infantes). (E) Reconstrucción en vida, realizada por Iván Gromicho. (F) Parte del holotipo, MDS-MPBS-6.

momentos cubrían y rodeaban a buena parte de Europa, estando restringidas a este continente. De hecho, su vinculación a esos medios tan concretos motivó su extinción al final del Jurásico, cuando se produjeron notables cambios en el nivel del mar que modificaron esos entornos. No es hasta unos treinta millones de años después de la extinción de esos grupos cuando comienza el registro conocido de las auténticas tortugas marinas, que no estaban relacionadas con ese grupo, y cuyas adaptaciones les permitieron atravesar océanos, como ocurre con las formas actuales.

El Cretácico se divide en dos periodos, Cretácico Inferior (entre aproximadamente 145 y 100 millones de años) y Cretácico Superior (entre unos 100 y 65 millones de años). La fauna de tortugas registrada en cada uno de ellos es notablemente diferente entre sí, pero también a la identificada en el Jurásico y en niveles posteriores al Cretácico, es decir, en el Cenozoico. La diversidad de tortugas del Cretácico Inferior ibérico es muy relevante, constituyendo el registro más diverso de Europa (Figura 2).

La gran mayoría de estos hallazgos se han realizado en la Cordillera Ibérica. Uno de los grupos registrados en

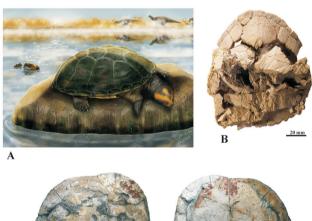




Figura 3: Algunas tortugas pleurodiras que habitaron en la Península Ibérica durante el Cretácico. A-B: Dos dortókidos. (A) Reconstrucción en vida de Eodortoka morellana realizada por Carlos de Miguel Chaves. Esta tortuga ha sido definida a partir de material proveniente del Cretácico Inferior de Morella (Castellón). (B) Holotipo de Dortoka vasconica, MCNA 6313, procedente del Cretácico Superior del yacimiento de Laño (Condado de Treviño, Burgos). (C) Caparazón completo del botremídido Iberoccitanemys convenarum, procedente del yacimiento conquense del Cretácico Superior de Lo Hueco.

ese periodo corresponde a un grupo de tortugas terrestres muy primitivo: Solemydidae o la tortuga del Sol. Este grupo, identificado también en el registro norteamericano, podría haber estado presente en ambas masas continentales antes de la separación de las mismas, habiendo evolucionado de manera independiente en ambos continentes, como ocurrió con las tortugas de agua dulce previamente citadas (Paracryptodira). Pero los quelonios más abundantes y diversos durante el Cretácico Inferior ibérico son los que habitaban en ambientes dulceacuícolas. Se reconocen numerosas formas que difieren claramente de la fauna norteamericana, pero que están estrechamente relacionadas con tortugas asiáticas. Por lo tanto, se interpreta que, durante el Cretácico Inferior, se produjeron migraciones de varios grupos de quelonios provenientes de Asia, correspondiendo a miembros de Cryptodira.

Pero, ¿qué es eso de Cryptodira? Todas las tortugas actuales forman parte de dos grandes grupos, Pleurodira y Cryptodira. Pleurodira son quelonios caracterizados por la retracción del cuello dentro del caparazón en el plano horizontal. En ellos la cintura pélvica se une por una sutura al espaldar. En los miembros de Cryptodira la pelvis no está fusionada al espaldar y la retracción del cuello se produce en el plano vertical. Aunque hasta ahora nos hemos referido a continentes situados en el actual Hemisferio Norte, producto de la desmembración de Laurasia, no hay que olvidar que existían otros continentes, actualmente en el Hemisferio Sur, que habían constituido la masa continental denominada Gondwana. Con ellos también se produjeron intercambios faunísticos.

En la actualidad se observa que la distribución de Pleurodira es menor que la de Cryptodira, grupo de tortugas con mayor tolerancia a las variaciones de temperatura. Las pleurodiras actuales viven únicamente en medios dulceacuícolas de las regiones intertropicales del Hemisferio Sur, en continentes que formaron parte de Gondwana: África, Sudamérica y Oceanía. Las criptodiras, presentes en esas mismas regiones, se distribuyen también por otras de origen laurasiático: Norteamérica, Asia y Europa. Aunque, como se ha indicado, Cryptodira está integrada por quelonios terrestres, dulceacuícolas y habitantes de medios marinos, Pleurodira se restringe únicamente a ambientes dulceacuícolas. Se reconoce la migración de Pleurodira a Europa en momentos en los que las temperaturas eran relativamente elevadas (Figura 3). Así pues, durante el Cretácico Superior varios representantes de un grupo concreto de pleurodiras (Bothremydidae) alcanzaron Europa, dando origen a nuevas especies. Bothremydidae es el grupo de guelonios más abundante y diverso durante el Cretácico Superior europeo.

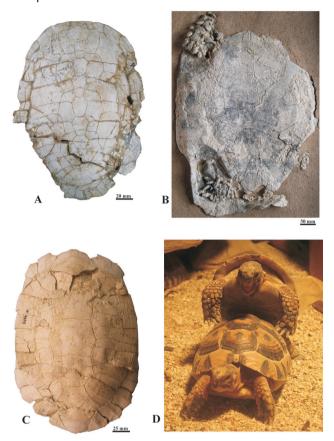


Figura 4: Algunas tortugas presentes en la Península Ibérica tras la extinción masiva que marcó el final del Mesozoico. (A) Holotipo de la tortuga pleurodira Neochelys zamorensis, STUS 12121, procedente del Eoceno medio de Sanzoles (Zamora). (B) Vista dorsal de un esqueleto parcial de un eiemplar de la gran tortuga Titanochelon bolivari, MAR 2002/20/2, procedente del Mioceno medio de Barajas (Madrid). (C) Ejemplar de Paleotestudo, BAT-1-4252, procedente de los yacimientos del Mioceno superior del Cerro de los Batallones (Madrid). (D) Dos ejemplares de Chersine hermanni, taxón presente en la actualidad en la Península Ibérica.

Ninguno de los grupos de Cryptodira registrados el en Cretácico Inferior europeo se reconoce en el registro del Cretácico Superior. Además, los miembros de Bothremydidae europeos y otros quelonios continentales identificados en el Cretácico Superior ibérico no se registran en Europa tras ese periodo. Como se ha indicado, el evento de extinción finicretácica provocó la desaparición un elevado porcentaje de la biota que integraba el Planeta, incluyendo todos los dinosaurios a excepción de las aves. Los nichos que quedaron libres en Europa fueron ocupados por grupos de tortugas que

provenían de otros continentes. De esta manera, la nueva composición de faunas de tortugas resultó de la coexistencia de formas de nuevo provenientes de los continentes de donde habían venido varios grupos previamente: Norteamérica, Asia y África (Figura 4). Algunos grupos vivieron en Europa en lapsos de tiempo relativamente pequeño, como ocurrió en periodos de elevada temperatura en el Eoceno (periodo comprendido entre unos 56 y 40 millones de años). Tal es el caso de otro grupo de Pleurodira, Podocnemididae, que habita actualmente en regiones intertropicales, o el grupo de criptodiras acuáticas Carettochelyidae, unos animales muy peculiares actualmente restringidos a Nueva Guinea y al norte de Australia. Otros grupos se extinguieron en Europa hace escasos millones de años, como ocurre con aquel al que pertenece la citada tortuga caimán (Chelydridae), grupo que actualmente sobrevive en Norteamérica, y las llamadas tortugas de caparazón blando (Trionychidae), distribuidas en nuestros días por países de varios continentes. Los informalmente llamados galápagos, de los que dos especies habitan de manera natural en la Península Ibérica (Emys orbicularis y Mauremys leprosa) y los quelonios terrestres Testudinidae, representados por Chersine hermanni y Testudo graeca, son los representantes de linajes que ampliaron su área de distribución a Europa durante el Eoceno.

Por lo tanto, las tortugas fósiles ibéricas son un claro ejemplo de cómo se modifican las biotas con el tiempo y de su estrecha relación con fenómenos tales como cambios de temperatura, posición relativa de masas continentales y eventos de crisis locales o globales.

Esta investigación se enmarca en un proyecto en el que participan investigadores del Grupo de Biología Evolutiva de la UNED, de la Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa y del Laboratório de Paleontologia e Paleoecologia da Sociedade de História Natural de Torres Vedras.

> Adán Pérez-García Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa