

Ester Díaz Berenguer

Los sirenios del Eoceno de la  
cuenca de Aínsa (Huesca,  
España): estudio paleontológico  
de *Sobrarbesiren cardieli*  
(Mammalia, Sirenia)

Director/es

Badiola Kortabitarte, Ainara  
Canudo Sanagustín, José Ignacio

<http://zaguan.unizar.es/collection/Tesis>

© Universidad de Zaragoza  
Servicio de Publicaciones

ISSN 2254-7606







**Universidad**  
Zaragoza

Tesis Doctoral

LOS SIRENIOS DEL EOCENO DE LA CUENCA DE  
AÍNSA (HUESCA, ESPAÑA): ESTUDIO  
PALEONTOLÓGICO DE SOBRARBESIREN  
CARDIELI (MAMMALIA, SIRENIA)

Autor

Ester Díaz Berenguer

Director/es

Badiola Kortabitarte, Ainara  
Canudo Sanagustín, José Ignacio

**UNIVERSIDAD DE ZARAGOZA**  
**Escuela de Doctorado**

Programa de Doctorado en Geología

2020



Tesis Doctoral

**Los sirenios del Eoceno de la  
cuenca de Aínsa (Huesca, España):  
estudio paleontológico de  
*Sobrarbesiren cardieli* (Mammalia, Sirenia)**

**Ester Díaz Berenguer**

Facultad de Ciencias

Departamento de Ciencias de la Tierra

Universidad de Zaragoza



***Directores:***

***José Ignacio Canudo Sanagustín***

***Ainara Badiola Kortabitarte***



Tesis Doctoral

**LOS SIRENIOS DEL EOCENO DE LA CUENCA  
DE AÍNSA (HUESCA, ESPAÑA): ESTUDIO  
PALEONTOLÓGICO DE *SOBRARBESIREN  
CARDIELI* (MAMMALIA, SIRENIA)**

**Ester Díaz Berenguer**

Facultad de Ciencias

Departamento de Ciencias de la Tierra

Universidad de Zaragoza

Directores:

**José Ignacio Canudo Sanagustín**

**Ainara Badiola Kortabitarte**



Instituto Universitario de Investigación  
en Ciencias Ambientales  
de Aragón

Universidad Zaragoza



Grupo  
**aragosaurus**



**Universidad**  
Zaragoza



**Facultad de Ciencias**  
Universidad Zaragoza

Ilustración de portada: **Rosa Alonso Montero**

Memoria presentada por Dña. **Ester Díaz Berenguer** para optar al título de Doctor en Ciencias, por la Universidad de Zaragoza, bajo la dirección de los doctores **José Ignacio Canudo Sanagustín** (Catedrático del Área de Paleontología del Departamento de Ciencias de la Tierra de la Universidad de Zaragoza) y **Ainara Badiola Kortabitarte** (Profesora Agregada del Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad del País Vasco, UPV/EHU).





# ÍNDICE

Agradecimientos.....	IX
Resumen.....	XI
Abstract.....	XIII
Justificación y Estructura de la Tesis Doctoral.....	XV
Objetivos.....	XIX

## CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN.....1

1.1. Los mamíferos sirenios.....	3
1.2. Afinidades, historia evolutiva y registro fósil de los sirenios del Eoceno.....	4
1.2.1. El registro fósil de sirenios del Eoceno en Europa.....	8
1.2.2. El registro fósil de sirenios en la península ibérica.....	12
1.2.2.1. El registro fósil de sirenios del Eoceno.....	12
1.2.2.2. El registro fósil de sirenios del Neógeno.....	18
1.3. El yacimiento de sirenios de Castejón de Sobrarbe-41: su descubrimiento.....	22
1.4. Los fósiles del Eoceno de Sobrarbe como recurso patrimonial y cultural.....	24

## CAPÍTULO 2. MATERIAL Y MÉTODOS.....27

2.1. Materiales.....	29
2.1.1. Material de estudio.....	29
2.1.2. Material de comparación.....	30
2.2. Metodología.....	32
2.2.1. Técnicas de campo.....	32
2.2.1.1. Levantamiento de la columna estratigráfica de CS-41.....	32
2.2.1.2. Campañas de excavación paleontológica.....	32
2.2.1.3. Campañas de prospección.....	35
2.2.2. Técnicas de laboratorio.....	37
2.2.2.1. Macrofósiles. Preparación y almacenaje.....	37
2.2.2.2. Microfósiles. Lavado y procesado de los sedimentos.....	39
2.2.3. Técnicas de gabinete.....	40
2.2.3.1. Paleoambiente del yacimiento de CS-41.....	40
2.2.3.2. Estudio de los procesos bioestratinómicos del yacimiento de CS-41.....	42

2.2.3.3. Estudio sistemático de <i>Sobrarbesiren cardieli</i> .....	42
2.2.3.4. Análisis filogenético .....	56
2.2.3.5. Paleocología de <i>Sobrarbesiren cardieli</i> .....	56
2.2.3.6. Inventariado de los yacimientos de vertebrados de la cuenca de Aínsa.....	56
<b>CAPÍTULO 3. MARCO GEOLÓGICO Y PALEOAMBIENTE.....</b>	<b>59</b>
3.1. Marco geológico .....	61
3.1.1. Situación geográfica .....	61
3.1.2. Situación y contexto geológico .....	61
3.1.3. El yacimiento de CS-41 .....	66
3.1.4. Otros yacimientos de vertebrados de la cuenca de Aínsa.....	70
3.2. Paleogeografía del Eoceno.....	72
3.2.1. Paleogeografía del dominio pirenaico durante el Eoceno .....	73
3.3. Asociación fósil y paleoambiente.....	75
3.3.1. La asociación fósil del yacimiento de CS-41 .....	76
3.3.1.1. “Peces” .....	76
3.3.1.2. Saurópsidos.....	78
3.3.1.3. Mamíferos .....	82
3.3.1.4. Otros restos fósiles .....	82
3.3.2. Inferencias paleoambientales.....	83
<b>CAPÍTULO 4. PROCESOS BIOESTRATINÓMICOS.....</b>	<b>87</b>
4.1. Introducción.....	89
4.2. Materiales y metodología.....	90
4.2.1. Materiales.....	90
4.2.2. Metodología.....	90
4.2.2.1. Trabajo de campo.....	91
4.2.2.2. Trabajo de laboratorio .....	92
4.2.2.3. Trabajo de gabinete.....	94
4.2.2.4. Consideraciones previas .....	95
4.3. Resultados .....	97
4.3.1. Datos del yacimiento .....	97
4.3.2. Datos de la asociación fósil.....	97
4.3.3. Características de los fósiles.....	106
4.3.4. Consideraciones sobre los microfósiles.....	111

4.4. Discusión.....	112
4.4.1. Aspectos bioestratinómicos.....	112
4.4.1.1. Cáscaras de huevo.....	117
4.4.2. Aspectos sedimentológicos y paleoambientales.....	119
4.4.3. Formación del yacimiento de CS-41.....	120
<b>CHAPTER 5. SYSTEMATIC PALAEOLOGY.....</b>	<b>125</b>
5.1. Introduction .....	127
5.2. Systematic palaeontology .....	127
5.2.1. Description and comparisons .....	131
5.2.1.1. Cranial elements .....	131
5.2.1.2. Postcranial skeleton.....	163
5.2.1.3. Intraspecific variations of <i>Sobrarbesiren cardieli</i> . Osteological ontogenetic development and sexual dimorphism.....	228
5.2.2. Discussion.....	233
<b>CAPÍTULO 6. POSICIÓN FILOGENÉTICA DE <i>SOBRARBESIREN CARDIELI</i>.....</b>	<b>239</b>
6.1. Introducción.....	241
6.2. Metodología .....	244
6.2.1. Análisis filogenético 1.....	244
6.2.2. Análisis filogenético 2.....	246
6.3. Resultados.....	250
6.3.1. Análisis filogenético 1.....	250
6.3.2. Análisis filogenético 2 .....	252
6.4. Discusión .....	252
<b>CHAPTER 7. PALAEOECOLOGY OF <i>SOBRARBESIREN CARDIELI</i>.....</b>	<b>255</b>
7.1. Introduction .....	257
7.2. Palaeoecological inferences of the axial skeleton and forelimb.....	258
7.3. Functional morphology of the hind limbs of <i>Sobrarbesiren</i> .....	261

7.3.1. Background on the sirenian hind limb bones .....	261
7.3.2. Functional morphology .....	262
7.3.3. Basal sirenians swimming modes .....	268
7.4. Microanatomical features .....	273
7.4.1. Background on the histology and microanatomy of the sirenian skeleton .....	273
7.4.2. Materials and methodology .....	274
7.4.3. Results and comparison .....	274
7.4.4. Discussion.....	277
<b>CAPÍTULO 8. CONCLUSIONES.....</b>	<b>279</b>
8.1. Conclusiones .....	281
8.2. Conclusions.....	284
<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>316</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>317</b>
<b>Anexo 1.</b> Listado de fósiles asignados a <i>Sobrarbesiren cardieli</i> .....	<b>319</b>
<b>Anexo 2.</b> Material consultado.....	<b>325</b>
<b>Anexo 3.</b> Ficha tafonómica.....	<b>331</b>
<b>Anexo 4.</b> Análisis filogenético.....	<b>351</b>
<b>Anexo 5.</b> Catálogo de yacimientos de vertebrados del Eoceno de la cuenca de Aínsa .....	<b>387</b>
<b>Anexo 6.</b> Publicaciones.....	<b>435</b>

## AGRADECIMIENTOS

Las investigaciones de esta Tesis Doctoral han sido financiadas por varios proyectos de investigación del Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2013-47521-P y CGL2017-85038-P del Mineco/Feder, UE) Grupos Consolidados del Gobierno Vasco/EJ (IT834-13, IT1004-16 y IT418-19) y de la UPV/EHU (PPG17/04 y GIU18/163), varias ayudas del Gobierno de Aragón (DGA 083-2009, DGA 131/2010, DGA 131-2010/2011) y varias becas de investigación (beca de movilidad de la European Union Fellowship Programme SYNTHESYS del 2015 (HU-TAF-4793)) y las ayudas a la investigación del Centro de Estudios del Sobrarbe/CES del 2014, del Instituto de Estudios Aragoneses/IEA del 2016, y del Geoparque Mundial de la UNESCO Sobrarbe-Pirineos del 2017.

Quiero dar las gracias a todos los investigadores especialistas en sirenios por su atención y sus consejos durante mis estancias de investigación, y a los conservadores que pusieron a mi disposición el material de comparación: Dra. Claire Sagne (Muséum national d'Histoire naturelle, París), Dr. Mijail Gasparik (Magyar Természet Tudományi Museum, Budapest), Dr. Lazslo Kordos and Dr. Lazslo Makádi (Magyar Földtani és Geofizikai Intézet, Budapest), Dr. Octavio Mateus (Universidade Nova de Lisboa); Dr. Thomas Schossleitner (Museum für Naturkunde, Berlín); Padre Sebastián Calzada (Museo del Seminario de Barcelona), Dra. María Gabriela Fornasiero (Museo de Padua) y Josefina Barreiro Rodríguez (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid). En especial quiero agradecer al Dr. Daryl Domning (Smithsonian Institution National Museum of Natural History, Washington, D.C.) su amabilidad y sus comentarios durante mi estancia en Washington, D.C.

Agradecer también a M. Garcia Sanz por realizar los escaneos y reconstrucciones de los fósiles de sirenios en el AST-RX platform (UMS2700, MNHN). Al Dr. Iyad S. Zalmout por facilitarme fotografías de distintos fósiles de sirenios del Eoceno y por sus comentarios. A la Dra. Manja Voss (Museum für Naturkunde, Berlín) por compartir conmigo fotografías de sirenios europeos y por la revisión de algunas de mis publicaciones. Agradezco también las revisiones de mis manuscritos realizadas por el Dr. Lionel Hautier (Université de Montpellier) y el Dr. Elí Amson (Museum für Naturkunde, Berlín). A Zarela Herrera por fotografiar parte del material de esta Tesis Doctoral y a Rupert Glasgow por revisar el inglés de las publicaciones, por su amabilidad y por estar siempre dispuesto a atender mis dudas.

Gracias a la ilustradora Rosa Alonso por traer a la vida a *Sobrarbesiren* en su maravillosa reconstrucción del yacimiento de CS-41.

Agradecer a mis directores de tesis el Dr. José Ignacio Canudo (Universidad de Zaragoza) y la Dra. Ainara Badiola Kortabitarte (Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea) por darme la oportunidad de realizar esta investigación y a mis otros coautores Dr. Miguel Moreno Azanza y Dr. Eduardo Puértolas (Universidad Nova de Lisboa), Dr. Roi Silva Casal (Institut de Recerca Geomodels, Universitat de Barcelona), Dra. Alexandre Houssaye (CNRS/Muséum National d'Histoire Naturelle), Dr. Adán Pérez-García (UNED) por su colaboración y sus grandes aportaciones a las investigaciones de CS-41.

Gracias también a Jesús Cardiel Lalueza, natural de La Mata (Abizanda, Ainsa-Sobrarbe, Huesca), por descubrir el yacimiento de CS-41, por su constante disponibilidad y por su inestimable ayuda en los trabajos de campo, y también a Andrés Escapa Cardiel que nos permitió año tras año el acceso a su terreno para la realización de las campañas de excavación en Castejón de Sobrarbe. A Juan Carlos García Pimienta de la Dirección General de Cultura y Patrimonio del Gobierno de Aragón por su ayuda en las gestiones administrativas.

Mi más sincero agradecimiento a todos los compañeros de la Universidad de Zaragoza y la Universidad del País Vasco/EHU que han participado en los trabajos de campo en el área de estudio y especialmente en las campañas de excavación de los fósiles de vertebrados de Castejón de Sobrarbe (Huesca).

## RESUMEN

Los sirenios (Mammalia, Afrotheria) son los únicos mamíferos marinos herbívoros que existen en la actualidad. Aparecieron en el Paleoceno y a finales del Eoceno estaban ampliamente distribuidos por los mares tropicales. El registro fósil de sirenios del Eoceno de Europa lo forman principalmente dugónguidos. En la península ibérica, se concentra en el noreste peninsular (Cuenca Surpirenaica), y se compone de hallazgos aislados y en la mayoría de las ocasiones de material fragmentario. En el transcurso de esta Tesis Doctoral se han catalogado 40 puntos fosilíferos con vertebrados del Eoceno, de los cuales 22 contienen fósiles de sirenios, en la provincia de Huesca (Aragón), y más concretamente en la Comarca de Sobrarbe. El más importante es el yacimiento Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41), localizado en la parte superior de la Fm. Sobrarbe (Complejo Deltaico de Sobrarbe, Cuenca de Aínsa) y de edad Luteciense medio (Eoceno medio). En CS-41 se han recuperado más de 700 restos de macrovertebrados, principalmente sirenios, y abundantes microfósiles. La asociación fósil de vertebrados comprende, al menos, 14 taxones: el sirenio *Sobrarbesiren cardieli*, un roedor teridomido y un primate omomíido, un lacértido indeterminado, los crocodilios *Asiatosuchus* sp., cf. *Diplocynodon* y un tomistomino indeterminado, la pleurodira *Eocenocheilus eremberti*, una criptodira indeterminada, un selacimorfo, dos batoideos y al menos dos especies de osteíctios, además del ootaxón Testudoolithidae. Este yacimiento, monodominante de *Sobrarbesiren*, se formó durante un único evento de acumulación en un canal abandonado de la llanura deltaica de la Fm. Sobrarbe, relacionado con una mortalidad en masa de sirenios y testudinos.

CS-41 es el yacimiento tipo del sirenio basal *Sobrarbesiren cardieli* que se ha definido a partir de elementos craneales y postcraneales de al menos ocho individuos en diferentes estados ontogenéticos, permitiendo reconstruir su esqueleto casi completo. Además, se trata del primer sirenio con extremidades posteriores funcionales de Eurasia y el más antiguo del oeste de Europa. *Sobrarbesiren* combina caracteres primitivos y derivados en todo su esqueleto, siendo una forma transicional que está revelando nuevos datos sobre el proceso de adaptación a la vida acuática de los sirenios: un esqueleto paquiosteosclerótico, un rostro curvado, un cuello acortado, una fuerte conexión entre el sacro y la pelvis, una cola aplanada incipiente y unas extremidades posteriores con la capacidad de realizar gran variedad de movimientos. *Sobrarbesiren* era un nadador lento que se alimentaba de las praderas marinas de poca profundidad, y se desplazaba de una forma similar a las nutrias actuales, combinando una ondulación dorsoventral pélvica con movimientos simultáneos de las extremidades posteriores. *Sobrarbesiren* ha permitido realizar el primer estudio microanatómico de la pelvis y el fémur de un sirenio. Además, constituye la primera descripción de osteosclerosis en la pelvis de un amniota, combinada con el grado más alto de osteosclerosis observado en un fémur de amniota. Los resultados indican un modo de vida exclusivamente acuático para este sirenio basal y apoyan la hipótesis de que los cambios microanatómicos preceden a los cambios en la morfología externa de los huesos en el proceso de adaptación a la vida acuática.





## ABSTRACT

Sirenians (Mammalia, Afrotheria) are the only herbivorous marine mammals that exist nowadays. They appeared in the Paleocene and by the end of the Eocene they were widely distributed throughout the tropical seas. The Eocene sirenians fossil record of Europe consists mainly of dugongids. In the Iberian Peninsula, sirenian fossils are concentrated in northeastern Iberia (South Pyrenean Basin) and the record is composed of isolated findings and in most cases fragmentary material. During this Doctoral Thesis, 40 fossiliferous points have catalogued with Eocene vertebrates in the province of Huesca (Aragon), and more specifically in the Comarca de Sobrarbe, of which 22 contain sirenian fossils. The most important is the Castejón de Sobrarbe-41 site (CS-41), which is located in the upper part of the Sobrarbe Fm. (Sobrarbe Deltaic Complex, Aínsa Basin) and is middle Lutetian in age (middle Eocene). In CS-41, more than 700 macrovertebrate remains have been recovered, mainly sirenians, and abundant microfossils. The vertebrate fossil assemblage comprises, at least, 14 taxa: the sirenian *Sobrarbesiren cardieli*, a teridomid rodent, an omomyid primate, an indeterminate lacertid, the crocodiles *Asiatosuchus* sp., cf. *Diplocynodon* and an indeterminate tomistomino, the pleurodira *Eocenocheilus eremberti*, an indeterminate cryptodira, a selacimorph, two batoids and at least two species of osteichthians, in addition to the ootaxon Testudoolithidae. The CS-41 site, monodominant of *Sobrarbesiren*, was formed during a single accumulation event in an abandoned channel of the deltaic plain of the Sobrarbe Fm., in relation with a mass mortality of sirenians and testudines.

CS-41 is the type site of the basal sirenian *Sobrarbesiren cardieli* which has been defined from cranial and postcranial elements of at least eight individuals in different ontogenetic stages, allowing the reconstruction of its skeleton almost entirely. In addition, it is the first sirenian with functional hind limbs from Eurasia and the oldest in western Europe. *Sobrarbesiren* combines primitive and derived characters throughout its skeleton, being a transitional form that is revealing new data on the process of adaptation to life in water of sirenians: a pachyosteosclerotic skeleton, a deflected rostrum, a shortened neck, a strong connection between the sacrum and pelvis, an incipient flattened tail and functional hind limbs with strong hip and knee joint muscles capable of a great variety of movements. *Sobrarbesiren* was a slow swimmer which fed on shallow seagrass beds, and moved similarly to extant otters, combining a dorsoventral pelvic undulation with simultaneous movements of the hind limbs. *Sobrarbesiren* has allowed the first microanatomic study of the pelvis and femur of a sirenian. In addition, they constitute the first description of osteosclerosis in the pelvis of an amniote, combined with the highest degree of osteosclerosis observed in an amniote femur. The results indicate an exclusively aquatic way of life for this basal sirenian and supports the hypothesis that microanatomical changes precede changes in the external morphology of the bones in the process of adaptation to aquatic life.



# JUSTIFICACIÓN Y ESTRUCTURA DE LA TESIS DOCTORAL

## *Justificación*

La finalidad de esta Tesis Doctoral es el estudio paleontológico del sirenio (Mammalia) del Eoceno medio (Luteciense medio) del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41), situado en la Comarca de Sobrarbe (Huesca, Aragón), dada la importancia de su hallazgo (Díaz-Berenguer et al., 2018a). Los fósiles de sirenio son relativamente abundantes en la península ibérica y su registro abarca desde el Eoceno medio hasta el Plioceno (Díaz-Berenguer et al., 2018b). Sin embargo, hasta el descubrimiento del yacimiento de CS-41 (Fm. Sobrarbe, cuenca de Aínsa), el registro fósil del Eoceno se componía de hallazgos aislados y en la mayoría de los casos de material fragmentario (Díaz-Berenguer et al., 2018b y referencias). En CS-41 se han recuperado más de treientos fósiles de sirenios de al menos ocho individuos diferentes, resultando ser el yacimiento de mamíferos marinos más ricos de la península ibérica y uno de los europeos de referencia.

Los fósiles de sirenios recuperados en CS-41 son interesantes por su abundancia y buena conservación, por su edad y porque pertenecen a un sirenio cuadrúpedo. Esta especie, recientemente descrita como *Sobrarbesiren cardieli* Díaz-Berenguer et al., 2018a, es el sirenio más antiguo del oeste de Europa y el primero con extremidades posteriores funcionales de Eurasia (Díaz-Berenguer et al., 2018a, 2019). Además, la especie está representada por una de las mejores colecciones fósiles de sirenios del Luteciense. Por otra parte, esta Tesis Doctoral constituye la primera evidencia de la existencia de sirenios basales en Europa. *Sobrarbesiren* es una forma transicional que está revelando nuevos datos sobre el proceso de adaptación a la vida acuática de los sirenios (Díaz-Berenguer et al., 2019). La Comarca de Sobrarbe, y especialmente el yacimiento de CS-41, inédito hasta el comienzo de esta Tesis Doctoral, es un nuevo referente mundial para el estudio de la evolución de los sirenios.

Dada la importancia del yacimiento de CS-41, además del estudio paleobiológico de *Sobrarbesiren*, en esta Memoria también se incluyen el contexto geológico y paleontológico del yacimiento tipo (CS-41) de *Sobrarbesiren cardieli* (Díaz-Berenguer et al., 2017a, 2018a, Pérez-García et al., 2019; Moreno-Azanza et al., aceptado), con el objeto de realizar una aproximación al paleoambiente en el que habitaba este mamífero marino.

Con el fin de conocer el potencial de la cuenca de Aínsa en fósiles de vertebrados del Eoceno, y principalmente en sirenios, se han localizado otros puntos fosilíferos, cuyo contexto geológico y paleontológico preliminar han sido resumidos. Todos estos resultados y otros detallados en esta Tesis Doctoral son la prueba de la gran importancia del Patrimonio paleontológico de la Comarca de Sobrarbe.

## *Estructura*

Esta Memoria de Tesis Doctoral se compone de 8 capítulos estructurados en cuatro partes: la primera consta de la introducción a la temática general de la Tesis y la Metodología empleada (capítulos 1 y 2); en la segunda se incluye principalmente el contexto geológico y paleontológico del yacimiento tipo (CS-41) del mamífero sirenio *Sobrarbesiren cardieli* (capítulos 3 y 4) y la tercera se centra en el estudio paleobiológico de este taxón (capítulos 5 a 7); por último, se presentan unas conclusiones generales (capítulo 8). Al final de la Memoria se incluyen las referencias bibliográficas y 6 anexos con información complementaria de los diferentes capítulos y con una recopilación de las publicaciones realizadas durante el desarrollo de esta investigación. Esta Tesis Doctoral opta a la mención internacional por lo que algunos capítulos, el resumen y las conclusiones se han redactado en inglés.

## **Capítulo 1. Introducción**

Escrito en castellano. El capítulo 1 es una introducción al grupo de los mamíferos sirenios y su historia evolutiva. En él se realiza una revisión bibliográfica del registro fósil de sirenios del Eoceno, haciendo especial hincapié en el registro europeo, y se revisa el registro fósil de sirenios del Cenozoico de la península ibérica. Este último apartado es una ampliación de la publicación Díaz-Berenguer et al. (2018b). Además, en este capítulo se presenta el yacimiento de vertebrados fósiles del Luteciense (Eoceno medio) de Castejón de Sobrarbe-41 (Comarca de Sobrarbe, Huesca), objeto de estudio de esta Tesis Doctoral.

## **Capítulo 2. Materiales y métodos**

Escrito en castellano. En este apartado se expone el material estudiado y consultado en esta Tesis Doctoral y se describe la metodología empleada en los trabajos de campo, laboratorio y gabinete. La descripción detallada de la metodología empleada para el estudio tafonómico, el análisis filogenético y el estudio microanatómico de los fósiles de sirenio incluidos en esta Memoria se detalla en los capítulos correspondientes.

## **Capítulo 3. Marco geológico y paleoambiente.**

Escrito en castellano. En este capítulo se presenta la situación geográfica y el marco geológico del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41), así como el contexto paleogeográfico del área de estudio durante el Eoceno. Además, se incluye la descripción de la sección del yacimiento y su interpretación sedimentaria. Parte de los resultados obtenidos están a la espera de su publicación en la revista científica *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (Moreno-Azanza et al., aceptado). En este capítulo se incluyen también el contexto geológico de otros afloramientos con vertebrados del Eoceno de la cuenca de Aínsa.

Por otra parte, se presentan los resultados del estudio paleontológico preliminar de toda la asociación fósil de CS-41, con el objetivo de realizar, junto con los resultados geológicos y tafonómicos del yacimiento, una aproximación al paleoambiente en el que habitaba

*Sobrarbesiren cardieli*. Los resultados de este apartado han sido publicados en Díaz-Berenguer et al. (2017a, 2018a), Pérez-García et al. (2019) y Moreno-Azanza et al. (aceptado).

#### **Capítulo 4. Procesos bioestratinómicos.**

Escrito en castellano. En este capítulo se presenta el estudio tafonómico (fase bioestratinómica) de la asociación fósil de macrovertebrados de CS-41 y, junto con los datos sedimentarios, se interpreta el origen y la formación de la acumulación de los macrorrestos de este yacimiento. Además, se incluyen algunas observaciones sobre la tafonomía de las cáscaras de huevo presentes en el yacimiento y su proceso de acumulación incluidas en Moreno-Azanza et al. (aceptado).

#### **Capítulo 5. Paleontología sistemática**

Escrito en inglés. En este capítulo se presenta la descripción sistemática extensa de *Sobrarbesiren cardieli*. Parte de la información presentada se incluyó en las publicaciones Díaz-Berenguer et al. (2018a, 2019).

#### **Capítulo 6. Análisis filogenético**

Escrito en castellano. En este capítulo se realiza una revisión de las propuestas filogenéticas para el Orden Sirenia existentes, se desarrollan dos análisis filogenéticos para *Sobrarbesiren cardieli*, y se discuten las relaciones filogenéticas de *Sobrarbesiren*. El análisis filogenético 1 se publicó en Díaz-Berenguer et al. (2018a).

#### **Capítulo 7. Paleoecología de *Sobrarbesiren cardieli***

Escrito en inglés. En este capítulo se realizan algunas aproximaciones a la paleoecología de *Sobrarbesiren cardieli* a partir del estudio morfofuncional de su esqueleto, con especial hincapié en los huesos de las extremidades posteriores. Se incluye, además, un estudio microanatómico de la pelvis y del fémur. Parte de los resultados incluidos en este capítulo forman parte de la publicación Díaz-Berenguer et al. (2019).

#### **Capítulo 8. Conclusiones**

Escrito en castellano y en inglés. En este apartado se presentan las principales conclusiones de esta Tesis Doctoral.



## OBJETIVOS

La finalidad de la presente Tesis Doctoral es realizar el estudio paleontológico del mamífero sirenio *Sobrarbesiren cardieli* del Eoceno medio (Luteciense) del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41) (Comarca de Sobrarbe, Huesca, España). Para ello, se han planteado los siguientes objetivos concretos:

- Realizar una revisión bibliográfica del registro fósil de mamíferos sirenios de la península ibérica.
- Continuar con los trabajos de campo (campañas de excavación) y laboratorio (preparación de los fósiles de sirenios) del yacimiento de CS-41.
- Realizar la descripción sistemática del material craneal y postcraneal del mamífero sirenio del yacimiento de CS-41 y estudiar su posición filogenética.
- Llevar a cabo un estudio morfofuncional del esqueleto del sirenio de CS-41, centrado principalmente en sus extremidades, y comparar los resultados con los de otros sirenios cuadrúpedos del Eoceno con el objetivo de entender su modo de locomoción.
- Estudiar la microanatomía de los huesos de las extremidades posteriores (pelvis y fémur) de este taxón y su implicación en la locomoción.

El segundo objetivo de esta Tesis Doctoral ha sido estudiar el contexto geológico y paleontológico del yacimiento tipo de *Sobrarbesiren* (Castejón de Sobrarbe-41), con el fin de conocer el paleoambiente en el que habitaba este mamífero marino. Para ello, se plantean los siguientes objetivos concretos:

- Estudiar el contexto geológico del yacimiento de CS-41 dentro del Complejo Deltaico de Sobrarbe y precisar su contexto cronoestratigráfico.
- Realizar una aproximación al paleoambiente del yacimiento de CS-41 a partir de la asociación fósil de vertebrados recuperada en CS-41, que incluye macro y microfósiles.
- Realizar un estudio tafonómico (fase bioestratinómica) de la asociación de macrofósiles de vertebrados de CS-41, con el fin de conocer el origen y la formación de la asociación fósil estudiada.

El tercer objetivo ha sido conocer el potencial de la cuenca de Aínsa en fósiles de vertebrados del Eoceno, principalmente en mamíferos sirenios. Para ello, se han realizado varias prospecciones paleontológicas en la Fm. Sobrarbe en busca de nuevos afloramientos.







# INTRODUCCIÓN

# 1

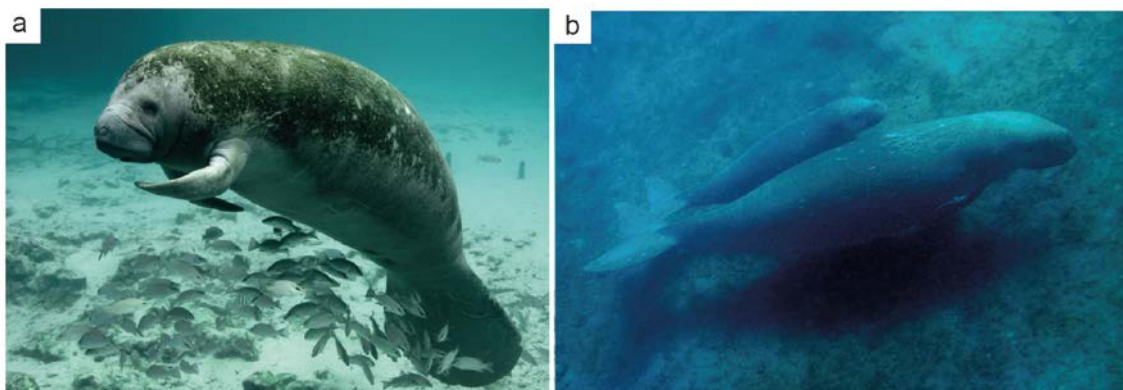
## *Contenido*

1.1. Los mamíferos sirenios .....	3
1.2. Afinidades, historia evolutiva y registro fósil de los sirenios del Eoceno .....	4
1.2.1. El registro fósil de sirenios del Eoceno en Europa .....	8
1.2.2. El registro fósil de sirenios en la península ibérica.....	12
1.2.2.1 El registro fósil de sirenios del Eoceno .....	12
1.2.2.2 El registro fósil de sirenios del Neógeno .....	18
1.3. El yacimiento de sirenios Castejón de Sobrarbe-41: su descubrimiento.....	22
1.4. Los fósiles del Eoceno de Sobrarbe como recurso patrimonial y cultural .....	24

## CAPÍTULO 1

## 1.1. Los mamíferos sirenios

Los sirenios, popularmente conocidos como «vacas marinas», son un orden de mamíferos placentarios que se adaptaron a vivir en el medio acuático a partir de un ancestro terrestre. Son los únicos mamíferos marinos herbívoros que existen en la actualidad. Los sirenios aparecieron en el Paleoceno (Springer et al., 2015) y fueron un grupo diverso y abundante durante el Cenozoico. Hoy en día, sin embargo, sólo existen cuatro especies, tres de las cuales pertenecen a la familia Trichechidae Gill, 1872, comúnmente conocidos como manatíes, y una a la familia Dugongidae Gray, 1821, popularmente llamados dugongos. Ambos grupos están clasificados como fauna vulnerable por la Unión para la Conservación de la Naturaleza, especialmente los manatíes. En la actualidad, la familia Trichechidae está compuesta por un único género, *Trichechus* Linnaeus, 1758, dentro del cual se incluyen tres especies diferentes: *Trichechus senegalensis* Link, 1795, restringida a los ríos y zonas costeras del Este de África, desde Senegal hasta Angola; *Trichechus inunguis* Natterer, 1883, especie exclusiva de la cuenca del Amazonas; y *Trichechus manatus* Linnaeus, 1758, que habita en las costas del océano Atlántico desde el sur de Estados Unidos hasta Brasil (Domning et al., 2010). Esta última especie, está dividida a su vez en dos subespecies distintas: *T. m. manatus* Linnaeus, 1758, conocido como el manatí de las Antillas y *T. m. latirostris* Harlan, 1824, o el manatí de Florida.



**Figura 1.1.** Sirenios actuales. **a**, *Trichechus manatus*. (Endangered Florida manatee (*Trichechus manatus*), Crystal River National Wildlife Refuge, Florida; [Keith Ramos](#); CC by 2.0). **b**, *Dugong dugon* (Dugong mother and offspring from East Timor; Nick Hobgood; CC by 3.0).

La familia Dugongidae se compone de una única especie actual, el dugongo (*Dugong dugon* Müller, 1776), que se distribuye por las costas del océano Indo-Pacífico desde las islas del oeste del Pacífico hasta el Mar Rojo (Domning et al., 2010). Hasta el siglo XVIII, existía otra especie de dugonguido, *Hydrodamalis gigas* Zimmermann, 1780, comúnmente conocida como la «vaca de Steller». *Hydrodamalis gigas* habitó en el mar de Bering hasta que su caza indiscriminada dio lugar a su extinción. La «vaca de Steller» es el sirenio de mayor tamaño conocido, llegando a alcanzar hasta nueve metros de longitud.

La principal diferencia entre manatíes y dugongos en su morfología externa es que los dugongos poseen una cola bilobulada, mientras que los manatíes presentan una cola redondeada en forma de pala (**Fig. 1.1, a y b**). Además, los manatíes poseen una serie de características que no sólo los diferencian de los dugónguidos sino también del resto de mamíferos, como son un desarrollo dental y un patrón de osificación del basicráneo único, y la presencia de solo seis vértebras cervicales (Beatty et al., 2012; Hoson et al., 2009).

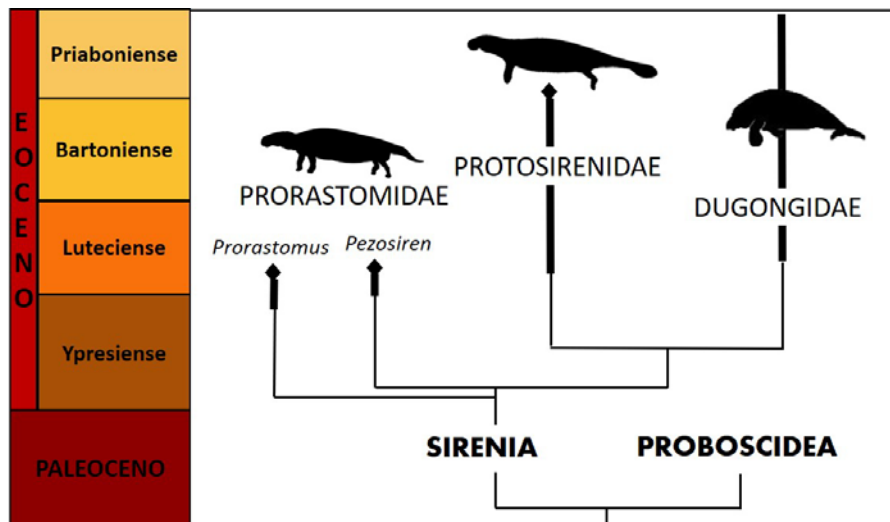
Los sirenios son nadadores lentos, que desde el Eoceno habitan en zonas costeras de latitudes tropicales alimentándose de las praderas de fanerógamas como las hidrocaritáceas y las potamogetonáceas, que cubren los fondos marinos de poca profundidad (Domning, 2001a). La única excepción conocida es el dugónguido *Hydrodamalis gigas* especie adaptada a vivir en latitudes frías, con una alimentación basada en algas pardas (Domning, 1978).

Los sirenios forman parte del grupo de los mamíferos marinos, que engloba a los mamíferos que se han adaptado a la vida en el mar o dependen de él para su alimentación. La transición del medio terrestre al medio acuático ha sucedido al menos en siete linajes filogenéticamente separados de mamíferos, entre los que se incluyen los sirenios, los cetáceos, los desmostilios, los pinnípedos, mustélidos como la nutría marina, los perezosos marinos y el oso polar. Este grupo se divide en mamíferos semiacuáticos, como los pinnípedos o las nutrias que pueden salir a tierra donde se reproducen y duermen, y mamíferos totalmente acuáticos, como los sirenios y los cetáceos que pasan toda su vida en el agua desde su nacimiento hasta su muerte (Berta et al., 2015).

La adaptación a una vida acuática a partir de formas terrestres implica grandes modificaciones esqueléticas y fisiológicas en los organismos. En el caso de los sirenios estas modificaciones suponen la pérdida del pelo y los pabellones auditivos, el desarrollo de un cuerpo en forma de huso, el acortamiento del cuello, el desarrollo de unas extremidades anteriores en forma de pala, el alargamiento de los pulmones y un diafragma horizontal, la pérdida de las extremidades posteriores externas, excepto por un hueso innominado vestigial presente en las especies actuales, sin conexión ósea con las vértebras (Adam, 2018), y el desarrollo de una cola horizontal aplanada como medio de propulsión en el agua (Domning et al., 2010). Todas estas modificaciones favorecen un eje corporal horizontal que mejora la eficacia del desplazamiento en el medio acuático. El registro fósil del Eoceno evidencia diferentes pasos en el proceso de adaptación de los sirenios a la vida acuática.

## **1.2. Afinidades, historia evolutiva y registro fósil de los sirenios del Eoceno**

Filogenéticamente, los sirenios pertenecen al superorden de mamíferos placentarios Afrotheria Stanhope et al., 1998, grupo bien soportado por datos tanto moleculares como genómicos (Springer et al., 2015). Afrotheria incluye a los mamíferos originarios de África



**Figura 1.2.** Filogenia de las familias del Orden Sirenia para el Eoceno. Los diamantes indican familias extintas y la línea engrosada indica el rango estratigráfico. Figura modificada de Domning et al. (2010).

como son, además de los sirenios, los proboscídeos, los hiracoideos, los tubulidentados, los macroscélidos o musarañas elefante, los tenrécidos y los crisoclóridos o topos dorados (Springer et al., 2015; Tabuce et al., 2008). Además, dentro de este superorden se incluyen otros grupos fósiles como los desmostilios y los embritópodos (Tabuce et al., 2008). Los sirenios, junto con los proboscídeos (grupo que engloba a los elefantes actuales y sus ancestros) y los hiracoideos, popularmente conocidos como damanes, forman el clado Paenungulata Simpson, 1945, ampliamente aceptado según datos cromosómicos (p. ej., Kellogg et al., 2007; Murphy et al., 2004; Pardini et al., 2007). Por otro lado, McKenna (1975) incluye a los sirenios, los proboscídeos y los desmostilios dentro del Mirorder Tetiteria, cuyos miembros habrían evolucionado en las costas del mar del Tetis. Numerosos datos morfológicos apoyan la inclusión de proboscídeos y sirenios en el grupo Tetiteria (Gheerbrant et al., 2005; Seiffert, 2007 y referencias). Sin embargo, este grupo está sometido a cierta controversia en base a estudios genéticos, siendo aceptado por algunos autores (Kellogg et al., 2007; Ozawa et al., 1997) y puesto en duda por otros (Pardini et al., 2007), que incluso proponen un grupo compuesto por sirenios e hiracoideos (Springer y Murphy, 2007) o hiracoideos y elefantes (Amrine-Madsen et al., 2003).

El Orden Sirenia Illiger, 1811, es un grupo monofilético. De acuerdo con Domning (1994 y referencias) las sinapomorfías que definen a este orden son:

- Unas narinas externas retraídas.
- La existencia de contacto entre el premaxilar y el frontal.
- Una fórmula dental que incluye 5 premolares permanentes y 3 molares (o una reducción secundaria de esta condición por la pérdida de los premolares anteriores).
- Un mastoide engrosado y expuesto a través de la fenestra occipital.
- Un hueso ectotimpánico engrosado y en forma de gota.
- Huesos que presentan paquiostosis y osteoesclerosis.

Los representantes del Orden Sirenia aparecieron en África durante el Paleoceno a partir de un grupo indeterminado de mamíferos afroterios (p. ej., Benoit et al., 2013, Domning et al., 1982; Hautier et al., 2012) y se diversificaron rápidamente durante el Eoceno colonizando los mares tropicales (Domning et al., 2010). Ya en el Eoceno medio estaban ampliamente distribuidos tanto en las costas este y oeste del océano Atlántico como en las costas del Tetis (p. ej., Astibia et al., 2010; Bajpai et al., 2009; Díaz-Berenguer et al., 2018a, Domning 2001b; Domning et al., 2010; Gingerich et al., 1995). Simpson (1945) reconoce cuatro familias de sirenios que son mantenidas por otros autores como Domning (1994), Domning et al. (2010) y Sagne, (2001a): Prorastomidae Cope, 1889, y Protosirenidae Sickenberg, 1934, que se extinguen en el Eoceno, Dugongidae, que aparece en el Eoceno y llega hasta la actualidad, y Trichechidae que se origina en el Oligoceno de Europa y también llega hasta la actualidad. Sin embargo, recientes análisis filogenéticos agrupan a todos los géneros de sirenios del Eoceno en el grupo Pan-sirenia que incluye al grupo corona sirenia y su correspondiente grupo troncal, siendo el clado Sirenia el grupo corona formado por el último ancestro común de *Trichechus manatus* y *Dugong dugon* (Velez-Juarbe y Wood, 2019). En esta propuesta filogenética la familia Dugongidae es un clado que incluye al último ancestro común de *Hydrodamalis gigas* y *Dugong dugon*, y cualquier taxón más cercano a ellos que a *Trichechus manatus*.

Siguiendo la clasificación establecida por Simpson (1945), las familias presentes en el Eoceno reflejan distintas fases de la evolución del grupo, desde formas con un modo de vida anfíbio a formas totalmente acuáticas (Domning, 2000) (**Fig. 1.2**). Los sirenios más primitivos que se conocen pertenecen a la familia “Prorastomidae”, grupo parafilético compuesto por dos especies: *Prorastomus sirenoides* Owen, 1855, del Eoceno inferior-medio de Jamaica, que es el sirenio con los caracteres más primitivos que se conoce (Savage et al., 1994), y *Pezosiren portelli* Domning, 2001b del Luteciense (Eoceno medio) de Jamaica, que presenta caracteres más derivados que *Prorastomus*. *Pezosiren*, del que se han recuperado elementos de todo el esqueleto, es el taxón mejor conocido dentro de la familia “Prorastomidae” (Domning, 2001b). *Pezosiren* combina características de mamíferos terrestres tales como un sacro multivertebral, una pelvis similar a los de los mamíferos terrestres y unas extremidades posteriores completas y funcionales, con claras adaptaciones a la vida acuática, como son un esqueleto paquiosteosclerótico o las narinas retraídas, por lo que se le considera un animal semiacuático (Domning, 2001b). Además de los “prorastómidos” procedentes de la costa oeste del Atlántico, en los últimos años se han recuperado fósiles aislados asignados a esta familia en el continente africano (Benoit et al., 2013; Hautier et al., 2012). Goodwin et al. (1998) propuso la posible presencia de “protastómidos” en Israel.

La familia Protosirenidae está compuesta por tres géneros distintos: *Protosiren* Abel, 1907, *Ashokia* Bajpai et al., 2009, y *Libysiren* Domning et al., 2017. El género *Protosiren* incluye a las especies *P. fraasi* Abel, 1907, del Luteciense de Egipto, *P. sattaensis* Gingerich et al., 1995, del Bartonense de Pakistán, *P. smithae* Domning y Gingerich, 1994 del Bartonense superior-Priabonense inferior de Egipto, especie mejor conocida entre los protosirénidos, ya que se

han recuperado elementos de todas las partes del esqueleto, *P. eothene* Zalmout et al., 2003 del Luteciense inferior de Pakistán y *Protosiren* sp. del Luteciense de la India (Bajpai et al., 2006). *Ashokia antiqua* Bajpai et al., 2009 del Luteciense (Eoceno medio) de la India es la única especie de este género, al igual que sucede con *Libysiren sickenbergi* Domning et al., 2017 del Luteciense de Libia. En Europa no se conoce la presencia de protosirénidos, con la excepción de restos aislados (Delfortrie, 1872; Hooijer, 1952; Kordos, 2002; Sickenberg, 1934), ahora considerados de afinidad incierta. Por lo tanto, los protosirénidos se localizan principalmente en la costa sur del Tetis, aunque también se han asignado fósiles del Eoceno a *Protosiren* en la costa este de Norteamérica (Beatty y Geisler, 2010; Domning et al., 1982). Los protosirénidos eran animales cuadrúpedos que poseían extremidades posteriores externas bien desarrolladas, pero carecían de una articulación sacroilíaca real, tenían una única vértebra sacra y probablemente utilizaban la cola como principal medio de propulsión en el agua (Domning, 2000).

Dugongidae incluye tres subfamilias: Halitheriinae Carus, 1868, Dugonginae Gray, 1821, e Hydrodamalinae Simpson, 1932. Todas las especies de dugóngidos del Eoceno se incluyen en Halitheriinae. Los dugóngidos, ya en el Eoceno, son animales totalmente acuáticos que carecen de extremidades posteriores externas y utilizan una cola horizontal aplanada como principal medio de propulsión en el agua (Domning, 2000). Habitaron tanto en la costa norte como en la costa sur del Tetis durante el Eoceno. En la costa norte se han descrito los géneros “*Halitherium*” Kaup, 1838, *Prototherium* de Zigno, 1887, *Sirenavus* Kretzoi, 1941, *Paralitherium* Kordos, 1977 y *Anisosiren* Kordos, 1979, (a los que se les ha dedicado el apartado 1.2.1 de este capítulo). En la costa sur del Tetis se han descrito los géneros *Eotheroides* Palmer, 1899 y *Eosiren* Andrews, 1902. El género *Eotheroides* incluye a *E. aegyptiacum* Owen, 1875 del Luteciense, *E. clavigerium* Zalmout y Gingerich, 2012 y *E. sandersi* Zalmout y Gingerich, 2012, ambas del Priaboniense inferior, y todas ellas procedentes de Egipto; *E. babiae* Bajpai et al., 2006 del Luteciense de la India y *E. lambondrano* Samonds et al., 2009 del Eoceno medio de Madagascar. El género *Eosiren* se compone de las especies *E. abeli* Sickenberg, 1934 del Luteciense, cuyo holotipo fue destruido durante la Segunda Guerra Mundial, *E. libyca* Andrews, 1902 y *E. stromeri* Sickenberg, 1934, ambas del Priaboniense superior, y todas ellas de Egipto. Además, este género incluye una especie del Oligoceno de Egipto *Eosiren imenti* Domning et al., 1994. También se han descrito fósiles asignados al género *Eotheroides* en Carolina del Norte (USA) (Domning et al., 1982; Zalmout y Gingerich, 2012).

Algunos autores han propuesto la existencia de una división paleobiogeográfica a nivel de género entre las faunas de sirenios del norte del Tetis (actuales Europa y Asia) y las del sur (actuales África, Pakistán y La India), durante el Eoceno y el Oligoceno (Bajpai et al., 2009; Sagne, 2001a). Los géneros de dugóngidos europeos *Sirenavus*, *Anisosiren*, “*Halitherium*” y *Prototherium* se encuentran en la costa norte del Tetis, y los dugóngidos *Eotheroides* y *Eosiren*, y los protosirénidos *Protosiren*, *Libysiren* y *Ashokia* en la costa sur. Según los últimos hallazgos habría que añadir además la presencia de “prorastómidos” en la costa sur del Tetis (Túnez) (Hautier et al., 2012). Sin embargo, no parece existir una causa clara que justifique esta

diferenciación. Clementz et al. (2009), a partir del análisis isotópico de los dientes de sirenios del Paleógeno, postulan que el valor del contenido medio de  $\delta^{18}\text{O}$  es mayor en las especies que habitaban en la costa sur del Tetis que en las del norte, debido a posibles variaciones en la salinidad del Tetis. No obstante, los valores medios de  $\delta^{13}\text{C}$  no reflejan modificaciones en la dieta de los sirenios que expliquen esta posible diferenciación geográfica de faunas.

Además de la posible existencia de regiones biogeográficas diferenciadas entre las costas norte y sur del Tetis, hay que tener en cuenta la presencia de sirenios en el Viejo Mundo que habitaban en la costa este atlántica. En la costa noreste se han descrito *Sobrarbesiren cardieli* Diaz-Berenguer et al., 2018a, *Prototherium ausetanum* Balaguer y Alba, 2016, *Prototherium solei* Pilleri et al., 1989 y *Prototherium? montserratense* Pilleri et al., 1989, y restos de dugóngidos y sirenios indeterminados (Astibia et al., 1999a, 2005, 2006, 2010), localizados en el Golfo de Bizkaia, y restos fragmentarios en la cuenca de Aquitania (Delfortrie, 1872; Hooijer, 1952; Richard, 1946). En la costa sureste atlántica se han publicado restos de “prorastómidos”, protosirénidos y dugóngidos, (Benoit et al., 2013; Gingerich y Cappetta, 2014). Aunque el carácter fragmentario de los fósiles del sureste atlántico no ha permitido hacer asignaciones taxonómicas más precisas, y es necesario hacer una revisión del género *Prototherium* (género endémico de Europa), dada la controversia existente sobre las especies incluidas en él (Balaguer y Alba, 2016; Domning, 1996; Sagne, 2001a), la presencia de sirenios en la costa este atlántica amplía el área de dispersión de estos mamíferos en el Viejo Mundo durante el Eoceno.

### 1.2.1. El registro fósil de sirenios del Eoceno en Europa

En el continente europeo se conocen fósiles de sirenios del Eoceno en Francia, Italia, Hungría, Rumanía, Alemania y España (**Fig. 1.3**), que se detallan a continuación, con la excepción del registro fósil de la península ibérica, al que se le dedicará un apartado propio (apartado 1.2.2). Todos ellos han sido asignados a Dugongidae (**Tabla 1.1**), con excepción de algunos restos aislados asignados a Protosirenidae (Delfortrie, 1872; Diedrich, 2013; Hooijer, 1952; Kordos, 2002), cuya asignación es dudosa.

En **Francia** se ha descrito el dugóngido del Eoceno “*Halitherium? taulannense* Sagne, 2001b del Priaboniense (Eoceno superior) de Taulanne (Alpes de Alta Provenza). Aunque no se han recuperado esqueletos articulados, los restos de “*H. taulannense* son tremendamente abundantes. Sagne (2001a) estima la presencia de al menos 25 individuos en el yacimiento de Taulanne. Además de haber recuperado numerosos elementos craneales, así como postcraneales, estos pertenecen a individuos en diferentes estados ontogenéticos desde recién nacidos hasta seniles. Además de los restos de Taulanne, Richard (1946) identifica como “*Eotherium?*” sp. restos de sirenios del Eoceno en la cuenca de Aquitania. Sin embargo, de acuerdo con Sagne (2001a), este material es muy fragmentario y no se puede asignar a un





**Figura 1.3.** Principales localizaciones con fósiles de sirenios del Eoceno en Europa. Los círculos representan a los dugónguidos y los rombos los posibles hallazgos de protosirénidos. Imagen tomada de Google maps.

género, y únicamente evidencia la presencia de sirenios durante el Eoceno medio-superior en la costa suroeste de Francia.

La presencia de protosirénidos en Europa fue propuesta a partir de tres molares aislados procedentes de la Fm. Calcaire du Blaye (Gironde, Francia) de edad Luteciense (Eoceno medio), a partir de los cuales se definió la especie *Protosiren minima?* (Desmarest, 1822) Hooijer, 1952 (denominado *Protosiren dubia* por Sickenberg, 1934). Sin embargo, numerosos autores han puesto en duda esta asignación argumentando que el material es fragmentario y que no puede atribuirse a una familia concreta (Domning, 1996; Sagne, 2001a; Savage, 1976). También en la misma zona se han descrito varios fragmentos craneales y molares aislados del Eoceno (Delfortrie, 1872). Sickenberg (1934) destaca la similitud de algunos de estos fragmentos con *Protosiren*, pero su carácter fragmentario impide asignarlos definitivamente. Por lo tanto, hasta el momento, sigue sin haber evidencias claras de la presencia de protosirénidos en Europa.

En **Italia**, los restos sirenios se localizan en la región del Véneto y son atribuidos al género *Prototherium* siendo *Prototherium veronense* Zigno, 1875, del Bartonense (Eoceno medio) de Monte Zuello (Ronca) la especie tipo de este género. De esta especie se conoce el cráneo completo, la mandíbula y elementos del esqueleto postcranial, que incluyen una escápula y un húmero (Sickenberg, 1934; Zigno, 1875; 1880). Años más tarde, se describió "*Prototherium*" *intermedium* Bizzotto, 1983, en el Eoceno superior de Possagno, a partir de un cráneo, mandíbulas, costillas, vértebras, una escápula y fragmentos de la pelvis. Bizzotto (2005) publica nuevos restos craneales del Priabonense (Eoceno superior) asignados a "*Prototherium*" *intermedium* en la misma formación que los fósiles publicados en 1983. Sin

embargo, Domning (1996) mantiene que “*Prototherium*” *intermedium* corresponde a un género distinto de la especie *Prototherium veronense*. Además de los mencionados se conocen más restos de sirenios del Priaboniense en la región de Posagno que han sido asignados también al género *Prototherium* (Bizzarini et al., 1977; Piccoli, 1966).

**Tabla 1.1.** Listado de las especies fósiles de sirenios del Eoceno de Europa.

TAXÓN	FAMILIA	PAÍS	REFERENCIAS
<b>Luteciense (Eoceno medio)</b>			
<i>Protosiren minima</i>	Protosirenidae?	Francia	Desmarest (1822); Hooijer (1952)
<i>Sirenavus hungaricus</i>	Dugongidae	Hungría	Kordos (1978; 2002); Kretzoi (1941)
<i>Anisosiren pannonica</i>	Dugongidae <i>inc. sed.</i>	Hungría	Kordos (1979)
<i>Sobrarbesiren cardieli</i>	Dugongidae	España	Díaz-Berenguer et al. (2018a)
<b>Bartoniense (Eoceno medio)</b>			
<i>Prototherium veronense</i>	Dugongidae	Italia	Zigno (1875; 1887)
<i>Prototherium solei</i>	Dugongidae	España	Pilleri et al. (1989)
<i>Prototherium montserratense</i>	Dugongidae	España	Pilleri et al. (1989)
<i>Prototherium ausetanum</i>	Dugongidae	España	Balaguer y Alba (2016)
<b>Priaboniense (Eoceno superior)</b>			
<i>Paralitherium tarkanyense</i>	Dugongidae	Hungría	Kordos (1977)
“ <i>Prototherium</i> ” <i>intermedium</i>	Dugongidae	Italia	Bizzotto (1983; 2005)
“ <i>Halitherium</i> ” <i>taulannense</i>	Dugongidae	Francia	Sagne (2001a; 2001b)

En la cuenca de los Cárpatos (**Hungría**) se han descrito tres géneros y especies de sirenios: *Sirenavus hungaricus* Kretzoi, 1941 y *Anisosiren pannonica* Kordos, 1979, ambas del Luteciense (Eoceno medio), y *Paralitherium tarkanyense*, Kordos, 1977, del Eoceno superior. Sin embargo, *Paralitherium tarkanyense*, especie descrita a partir de una mandíbula y varias vértebras torácicas y costillas, es considerada un sinónimo junior de *Sirenavus hungaricus* por Kordos (2002).

Kretzoi (1941) describe *Sirenavus hungaricus* a partir de un cráneo parcial aún incluido en la matriz de roca y varios fragmentos de costillas, y los incluye en “Prorastomidae”. Kordos (1981) completa las descripciones de Kretzoi (1941) después de que el cráneo volviera a ser restaurado y nuevas partes descubiertas, incluyendo dos hemimandíbulas con el M<sub>3</sub> conservado. Kordos (1981) concluye que *Sirenavus* no pertenece al grupo de los “prorastómidos”. Años más tarde, este mismo autor (Kordos, 1985) atribuye al género *Sirenavus* nuevos fósiles procedentes del Eoceno superior del norte de Hungría. El material consiste en un M<sub>3</sub>, vértebras, costillas, una hemipelvis y un fémur. Actualmente, el estatus y la afinidad de este taxón son inciertas, aunque se incluye dentro de Dugongidae (Domning, 1996; Kordos, 2002). Otra de las especies descritas en Hungría es *Anisosiren pannonica* definida

a partir de un fragmento de maxilar con la serie P<sup>4</sup>-M<sup>3</sup> conservados. Al tratarse de un material fragmentario, su afinidad taxonómica es incierta y *Anisosiren* es considerado Dugongidae *incertae sedis* por Domning (1996). Además de estas especies, Kordos (2002) propone que existen otros dos taxones húngaros del Eoceno medio. El primero sería una especie de pequeño tamaño, descrita a partir de una mandíbula y anteriormente asignada a *Protosiren* cf. *fraasi* (Kordos, 1978), denominada Sirenia indet. I, y el segundo, una especie de mayor tamaño denominada Sirenia indet. II, descrita también a partir de una mandíbula y previamente asignada a *Eotheroides* sp (Kordos, 1980). Según Kordos (2002), la mandíbula preliminarmente asignada a *Protosiren* cf. *fraasi* tiene ciertas similitudes con la mandíbula USNM 214596 del Eoceno de Carolina del Norte (USA), publicada por Domning et al. (1982) y preliminarmente asignada a *Protosiren* sp. Sin embargo, Zalmout y Gingerich (2012) proponen que tanto la mandíbula estadounidense como los restos postcraneales asociados pertenecen en realidad a *Eotheroides* sp. En resumen, en el registro fósil de sirenios eocenos de Hungría se asume la presencia de al menos cuatro taxones diferentes. Aparte de los mencionados, existen abundantes restos de sirenios del Eoceno en la cuenca de los Cárpatos. La mayoría de estos restos, sin embargo, son del esqueleto postcraneal que tienen poco valor taxonómico (Kordos, 2002, tabla 1). No obstante, cabe destacar posibles restos del Ypresiense (Eoceno inferior) en la localidad de Dudar (Kretzoi, 1953).

En la región de Transilvania (**Rumanía**), cerca de la localidad de Cluj, se han recuperado los restos de sirenios del Eoceno más al este de Europa. Principalmente, se trata de restos craneales y postcraneales fragmentarios, un cráneo completo y una mandíbula, que no han sido formalmente asignados a ninguna especie (Fuchs, 1970; 1973; Grigorescu, 1967; Sagne, 2001a; Sickenberg, 1934; Suraru y Codrea, 1988). La mayoría de los fósiles tienen una edad Priaboniense (Eoceno superior), salvo algunas de las localizaciones con restos del esqueleto axial recopiladas por Sickenberg (1934). En cuanto a los restos craneales, Fuchs (1970) describe una bóveda craneal (supraoccipital, parietal, frontal y nasal) que presenta semejanzas con el género “*Halitherium*”, pero sin descartar que se trate de una nueva especie. Suraru y Codrea (1988) describen un cuarto premolar inferior (P<sub>4</sub>) similar a un P<sub>4</sub> asignado a *Protosiren* del Eoceno de Carolina del Norte (USA) descrito en Domning et al. (1982). Sagne (2001a) incluye en su análisis filogenético material craneal inédito procedente de Rumanía. Se trata de un cráneo y una mandíbula que la autora atribuye a una nueva especie de *Prototherium*. De acuerdo con Sagne (2001a), el cráneo presentaría muchas similitudes con el material descrito por Fuchs (1970). Con respecto al esqueleto postcraneal, además de los restos del esqueleto axial recopilados por Sickenberg (1934), se ha descrito un fragmento proximal de húmero atribuido a un dugónguido indeterminado (Fuchs, 1973) y fragmentos de costillas en el Condado de Arges, al sur de la región histórica de Transilvania (Grigorescu, 1967).

Diedrich (2013) describe una costilla de sirenio en el Luteciense (Eoceno medio) de **Alemania** que asigna a *Protosiren* cf. *fraasi*. Aunque la asignación de este material es muy dudosa, dado su carácter fragmentario y su preservación, plantea la posibilidad de que durante el Eoceno hubiera sirenios más al norte de Europa de lo que se creía hasta ahora.

## 1.2.2. El registro fósil de sirenios en la península ibérica

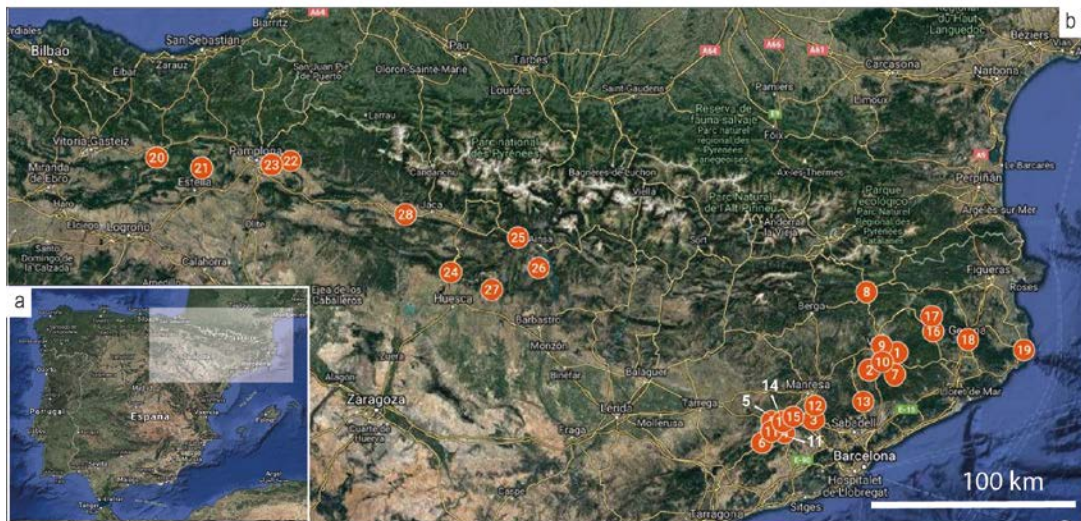
La existencia de fósiles de sirenio en la península ibérica es conocida desde el siglo XIX. Mauretta y Thos y Codina, (1881) mencionan el descubrimiento de un bloque con dientes y huesos atribuidos a sirenios en las Memorias del Mapa Geológico de España. El material, de edad Mioceno inferior-medio, fue recuperado en una cantera situada al norte de la localidad Olerdolá (Barcelona). Desde entonces se conoce un registro fósil que abarca desde el Eoceno medio hasta el Plioceno (**Tablas 1.2, 1.3 y 1.4**). En este apartado se pretende llevar a cabo una revisión bibliográfica del registro fósil de la península ibérica, haciendo especial hincapié en los restos del Eoceno. Esta revisión es una ampliación de uno de los apartados incluidos en el trabajo Díaz-Berenguer et al. (2018b).

### 1.2.2.1. El registro fósil de sirenios del Eoceno

Almera (1906) es el primero en mencionar la existencia de restos indeterminados de sirenios del Eoceno en la península ibérica, cerca de la localidad de Vic (Barcelona). Este autor les atribuye una edad Luteciense (Eoceno medio) y los asigna a “*Halitherium*” sp. Desde entonces han sido numerosos los descubrimientos de fósiles de sirenios del Eoceno en la península ibérica, todos ellos asignados a dugónguidos, excepto *Sobrarbesiren cardieli* objeto de estudio de esta Tesis Doctoral (**Tabla 1.2**). Los hallazgos se concentran en el noreste peninsular, en las provincias de Barcelona, Gerona, Navarra y Huesca (**Fig. 1.4**).

Bataller (1956) en su trabajo «*Contribución al conocimiento de los vertebrados terciarios en España*» realiza una recopilación de las localidades con fósiles de sirenios del Eoceno conocidas hasta ese momento, todas ellas en la provincia de Barcelona: Sant Feliú de Codinas, Sant Julià de Vilatorrada, Seva, Vilanova del Camí, Taradell y Tona. Los fósiles consisten en costillas y vértebras de edad Luteciense (Eoceno medio) y fueron asignados a “*Halitherium*”, salvo varias costillas encontradas en Vilanova del Camí (Barcelona) de edad Bartonense (Eoceno medio). Farrés (1962) reporta nuevos restos de sirenios del Eoceno en Taradell.

Pilleri et al. (1989) elaboran una nueva revisión de los fósiles de sirenio denominada «*The tertiary sirenian of Catalonia*», en la que describen y clasifican los fósiles anteriormente mencionados. Los autores reasignan muchos de los restos postcraneales al género *Prototherium*, endémico de la costa norte del Mediterráneo, y les atribuyen una edad Bartonense (Eoceno medio), con la excepción de varias vértebras torácicas procedentes de Castellolí (Barcelona) de edad Priabonense (Eoceno superior). En este trabajo Pilleri y colaboradores describen dos especies nuevas de sirenios del Eoceno: *Prototherium montserratense* y *Prototherium solei*. *Prototherium montserratense* es definido a partir de un esqueleto desarticulado incluido en un bloque calcáreo procedente de la localidad de Castells de Vilatorrada, en las cercanías de la sierra de Montserrat. En este bloque, además de numerosos restos postcraneales incluyendo vértebras, costillas y elementos apendiculares, está parcialmente



**Figura 1.4.** Localizaciones con fósiles de sirenios del Eoceno en la península ibérica. **a**, Mapa de la península con el área donde se concentran los fósiles marcada con un cuadrado blanco. **b**, Detalle del área. Los números corresponden a las localizaciones incluidas en la tabla 1.2. Imágenes tomadas de Google maps.

expuesto el cráneo en vista ventral. La otra especie barcelonesa, *Prototherium solei*, es definida a partir de fragmentos craneales, una mandíbula, vértebras, costillas y un húmero, recuperados en la localidad de Tona. Ambos taxones tienen una edad Bartoniense (Eoceno medio) y están depositadas en el Museu Geològic del Seminari de Barcelona. La validez de las especies catalanas ha sido puesta en duda por distintos autores como Domning et al. (1994), Sagne, (2001a), Bizzotto (2005) o Balaguer y Alba (2016). Domning (1996) considera que ambas especies son un sinónimo junior de “*Prototherium*” *intermedium* del Priaboniense (Eoceno superior) de Italia, mientras que Sagne (2001a) apoya que *P. montserratense* sea una especie distinta de *P. intermedium* y *P. solei*. Bizzotto (2005) las considera subespecies de “*P.*” *intermedium* y Balaguer y Alba (2016) establece a *P. montserratense* como *nomen dubium*. Por todo ello, una revisión de este género es necesaria para aclarar la controversia existente. Recientemente se han descrito nuevos restos de *Prototherium* en Cataluña. Por un lado, la especie *Prototherium ausetanum* Balaguer y Alba, 2016, del Bartoniense de Tona (Barcelona), descrita a partir de un cráneo. Por otro lado, un cráneo parcial del Bartoniense conservado en una baldosa del pavimento de la ciudad de Girona, preliminarmente atribuido a *Prototherium ausetanum* (Voß et al., 2019a).

En la provincia de Girona se han descrito otros fósiles de sirenios. Pilleri et al. (1989) mencionan fragmentos de costillas en la localidad de Esclanya del Biarritiense inferior (Eoceno medio). Galobart et al. (1992) publican el descubrimiento de numerosas costillas y una vértebra asignados a sirenios en Sant Aniol de Finestres (valle de Llémena) en la Fm. Banyoles de finales del Luteciense medio-Biarritiense (Eoceno medio). Por último, Fuentes Buxó y Fuentes Buxó (2016) describen restos fragmentarios de costillas del Luteciense inferior-medio en Amer.



## CAPÍTULO 1

**Tabla 1.2.** Listado del registro fósil de sirenios del Eoceno de la península ibérica

TAXÓN	FAMILIA	EDAD	PROCEDENCIA	MATERIAL	REFERENCIA
1 <i>“Halitherium”</i> sp.	Dugongidae	Eoceno medio (Luteciense)	Vic (Barcelona)	Indeterminado	Almera (1906)
2 <i>Prototherium solei</i>	Dugongidae	Eoceno medio (Bartoniense)	Tona (Barcelona)	Fragmentos craneales, mandíbula, costillas, vértebras y húmero	Pillari et al. (1989)
<i>Prototherium ?</i> sp.	Dugongidae?	Eoceno medio (Bartoniense)	Tona (Barcelona)	Fragmentos de costillas y vértebras caudales	Bataller (1956); Pillari et al. (1989)
<i>Prototherium ausetanum</i>	Dugongidae	Eoceno medio (Bartoniense)	Tona (Barcelona)	Cráneo	Balaguer y Alba (2016)
3 <i>Prototherium montserratense</i>	Dugongidae	Eoceno medio (Bartoniense)	Castellbell i Vilar (Barcelona)	Elementos craneales y postcraneales	Pillari et al. (1989)
Sirenia inc. Sed.	x	Eoceno medio (Bartoniense)	Castellbell i Vilar (Barcelona)	Elementos postcraneales	Pillari et al. (1989)
Sirenia inc. Sed.	x	Eoceno medio (Biarritzense inferior)	Castellbell i Vilar (Barcelona)	Un fragmento de costilla	Pillari et al. (1989)
Sirenia inc. sed., <i>Prototherium ?</i> sp.	x	Eoceno medio (Biarritzense med)	Castellbell i Vilar (Barcelona)	Dos vértebras caudales	Pillari et al. (1989)
4 Sirenia inc. sed. <i>Prototherium ?</i> sp.	x	Eoceno medio (Bartoniense)	Pobla de Claramunt (Barcelona)	Un fragmento craneal, vértebras caudales y un fragmento de costilla	Pillari et al. (1989)
5 <i>Prototherium ?</i> sp.	Dugongidae?	Eoceno medio (Bartoniense)	Vilanova del Camí (Barcelona)	Fragmentos de costillas	Bataller (1956); Pillari et al. (1989)
6 Sirenia inc. Sed.	x	Eoceno medio (Bartoniense)	Santa María de Miralles (Barcelona)	Fragmento de vértebra	Pillari et al. (1989)
7 <i>Prototherium ?</i> sp.	Dugongidae?	Eoceno medio (Bartoniense)	Seva (Barcelona)	Cuerpo de una vértebra torácica	Bataller (1956); Pillari et al. (1989)
8 <i>Prototherium ?</i> sp.	Dugongidae?	Eoceno medio (Bartoniense)	Ripoll (Barcelona)	Vértebra lumbar	Pillari et al. (1989)
9 <i>Prototherium</i> sp. y Sirenia inc. sed.	Dugongidae	Eoceno medio (Biarritzense inferior)	Sant Julia de Vilatorra (Barcelona)	Cuatro vértebras lumbares articuladas, y fragmentos de vértebras y costillas	Bataller (1956); Pillari et al. (1989)
10 <i>“Halitherium”</i> sp. y Sirenia inc. sed.	Dugongidae	Eoceno medio (Biarritzense inferior)	Taradell (Barcelona)	Vertebra completa, cuerpo de vértebra caudal y costilla	Farrés (1962); Pillari et al. (1989)
11 Sirenia inc. sed.	x	Eoceno medio (Bartoniense)	Santa Margarida de Montbuy (Barcelona)	Fragmentos de costillas y vértebras	Pillari et al. (1989)
12 Sirenia inc. sed.	Dugongidae?	Eoceno medio (Bartoniense)	Sant Vincenç de Castellet (Barcelona)	Fragmento de mandíbula	Pillari et al. (1989)

INTRODUCCIÓN

TAXÓN	FAMILIA	EDAD	PROCEDENCIA	MATERIAL	REFERENCIA
13 Sirenia inc. sed., <i>Prototherium</i> ? sp.	Dugongidae?	Eoceno medio (Biarritiense med)	Sant Feliu de Codines (Barcelona)	Cinco vértebras torácicas y fragmentos de costillas	Bataller (1956); Pilleri et al. (1989)
14 Sirenia inc. sed., <i>Prototherium</i> ? sp.	Dugongidae?	Eoceno medio (Bartoniense sup)	Ódena (Barcelona)	Costillas y vértebras	Pilleri et al. (1989)
15 Sirenia inc. sed.	x	Eoceno superior (Priaboniense)	Castellolí (Barcelona)	Dos vértebras torácicas	Pilleri et al. (1989)
16 Sirenia indet.	x	Eoceno medio (Luteciense inf- med)	Amer (Girona)	Costillas y fragmentos vertebrales	Fuentes Buxó y Fuentes Buxó (2016)
17 Sirenia indet.	x	Eoceno medio (Luteciense med- Biarritiense sup)	Sant Aniol de Finestres (Girona)	Costillas y vértebras	Galobart et al. (1992)
18 <i>Prototherium ausetanum</i> .	Dugongidae	Eoceno medio (Bartoniense)	Girona	Fragmentos craneales	Voß et al. (2019a)
19 Sirenia inc. Sed.	x	Eoceno medio (Biarritiense inf)	Esclanya (Girona)	Fragmentos de costillas	Pilleri et al. (1989)
20 Dugongidae indet.	Dugongidae	Eoceno medio (Luteciense sup)	Arrasate (Navarra)	Atlas, costillas y un fragmento de húmero	Astibia et al. (2010)
21 Dugongidae indet.	Dugongidae	Eoceno medio (Luteciense sup)	Lezaun (Navarra)	Fragmentos de costillas	Astibia et al. (2010)
22 Sirenia indet.	x	Eoceno medio (Bartoniense inf)	Ardanaz de Egués (Navarra)	Centro de una vértebra caudal	Astibia et al. (1999a)
Dugongidae indet.	Dugongidae	Eoceno medio (Bartoniense inf)	Ardanaz de Egués (Navarra)	Vértebras dorsales, sacras, caudales y fragmentos de costillas	Astibia et al. (2005; 2006)
23 Dugongidae indet.	Dugongidae	Eoceno medio (Bartoniense inf)	Uztarrotz (Navarra)	Vértebras torácicas, arcos neurales y fragmentos de costillas	Astibia et al., (2005; 2006)
24 Sirenia indet.	x	Eoceno medio (Luteciense inf)	Arguis (Huesca)	Fragmento de costilla	Díaz- Berenguer et al. (2016)
25 Sirenia indet.	x	Eoceno medio (Ypresiense sup- Luteciense inf)	Jánovas (Huesca)	Bloque con elementos postcraneales articulados	Gagnaison et al. (2016); Díaz- Berenguer et al. (2017b, 2018b)
26 <i>Sobrarbesiren cardieli</i>	x	Eoceno medio (Luteciense)	Castejón de Sobrarbe (Huesca)	Cráneos y elementos postcraneales de 8 individuos	Díaz- Berenguer et al. (2018a)
27 <i>Prototherium</i> ? sp.	Dugongidae	Eoceno medio (Bartoniense)	Panzano (Huesca)	Vértebra caudal	Pilleri et al. (1989)
28 Sirenia indet.	x	Eoceno medio (Bartoniense sup)	Santa Cilia de Jaca (Huesca)	Vértebra caudal	Astibia et al. (1999a)

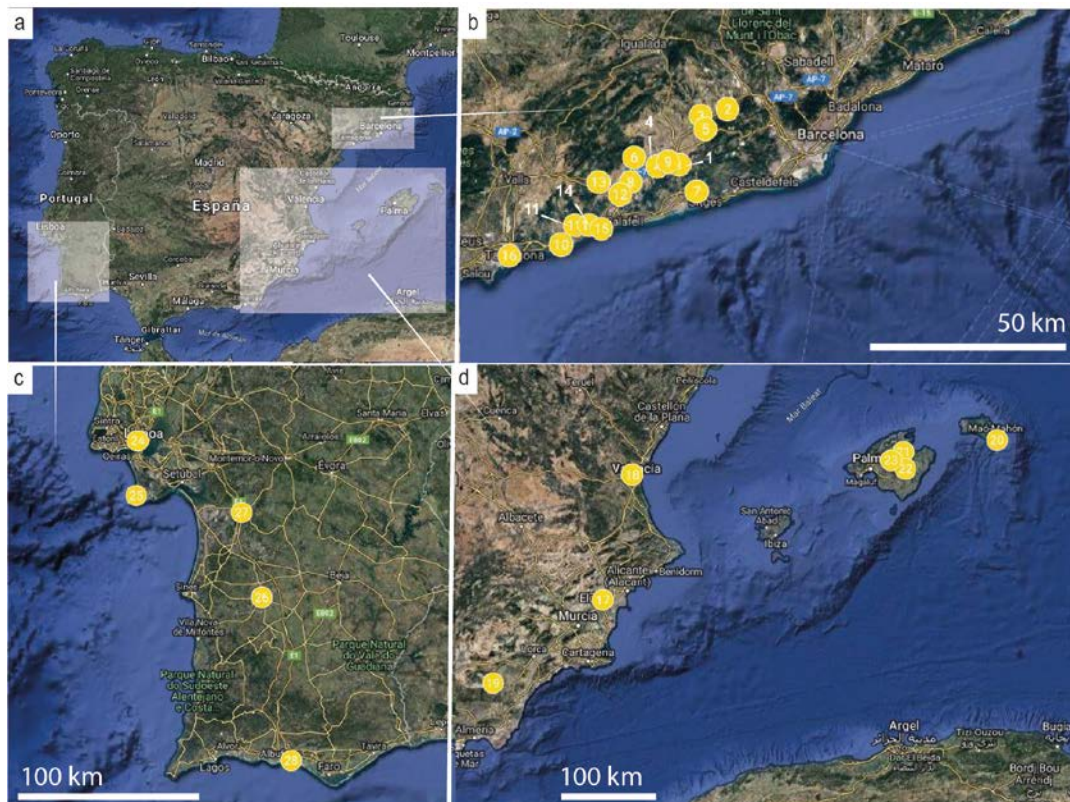
En las áreas surpirenaicas centrales y occidentales, los fósiles de sirenios hasta hace poco han sido mucho más escasos. El primer fósil de sirenio de los Pirineos occidentales fue descrito en la localidad navarra de Ardanatz de Egüés (Eguesibar) (Astibia et al., 1999a). Se trata de un centro vertebral caudal recuperado en los niveles transicionales entre las formaciones Areniscas de Ardanatz y Margas de Ilundain (cuenca de Pamplona) de edad Bartonense inferior (biozona SBZ17, Eoceno medio). Astibia y colaboradores, resaltan la similitud de la vértebra de Ardanatz con las vértebras de *Prototherium* descritas en Pilleri et al. (1989), pero al tratarse de un resto aislado y fragmentario fue clasificado como Sirenia indet.

Unos años más tarde, en otro punto de la localidad de Ardanatz de Egüés, se describieron nuevos fósiles de sirenios (Astibia et al., 2005; 2006). Se trata de una serie vertebral compuesta por vértebras torácicas, una vértebra sacra y numerosas vértebras caudales, así como fragmentos de costillas, posiblemente pertenecientes a un mismo individuo. En Uztarrotz se encontraron una treintena de fósiles de sirenios del Bartonense inferior (Eoceno medio) en la Fm. Margas de Pamplona, entre los que se distinguen varias vértebras torácicas completas, cuerpos vertebrales y fragmentos de vértebras y costillas pertenecientes a un único individuo (Astibia et al., 2005; 2006). Tanto los fósiles de Uztarrotz como los de Ardanatz fueron atribuidos provisionalmente a la familia Dugongidae, pero Astibia y colaboradores resaltan la posibilidad de que se trate de un dugonguido basal próximo al género *Prototherium* como en el caso de los fósiles de Ardanatz (Astibia et al.; 2005, 2006).

Más al oeste en la provincia de Navarra, existen otras dos localidades con restos de sirenios, Arrasate y Lezaun (Astibia et al., 2010). Geológicamente, los restos se recuperaron en la Fm. Calizas de Urbasa-Andia, en las mesetas de las sierras de Urbasa y Andia, respectivamente. Los fósiles de Lezaun se corresponden con la biozona SBZ16 (Luteciense superior, Eoceno medio) mientras que los fósiles recuperados en Arrasate se relacionan con las biozonas SBZ16-SBZ17 (Luteciense superior-Bartonense inferior, Eoceno medio). El material fósil recuperado en Arrasate consiste en dos atlas, fragmentos de costillas y la mitad proximal de un húmero asignados a dugonguidos indeterminados (Astibia et al., 2010). Sin embargo, los autores destacan que la morfología general del atlas recuerda los atlas de “prorastómidos” descritos por Savage et al. (1994), y que el húmero se asemeja más al húmero de “*Haliterium*” *taulannense* que a los de *Prototherium* spp. El material de Lezaun consiste en costillas asignadas a dugonguidos indeterminados (Astibia et al., 2010).

En la provincia de Huesca, Pilleri et al. (1989) describieron una vértebra caudal del Bartonense (Eoceno medio) recuperada en Panzano y asignada a *Prototherium?* sp. Gómez (1998) identificó como restos de sirenios una mandíbula y otros elementos postcraneales en la localidad de Used (Huesca), siendo su asignación a este grupo dudosa y necesaria una revisión del material. En los depósitos del Bartonense superior (Eoceno medio) de la cuenca de Jaca, en la localidad de Santa Cilia de Jaca, Astibia et al. (1999a) describieron una vértebra caudal de un sirenio indeterminado. En los últimos años, se han descubierto nuevos restos





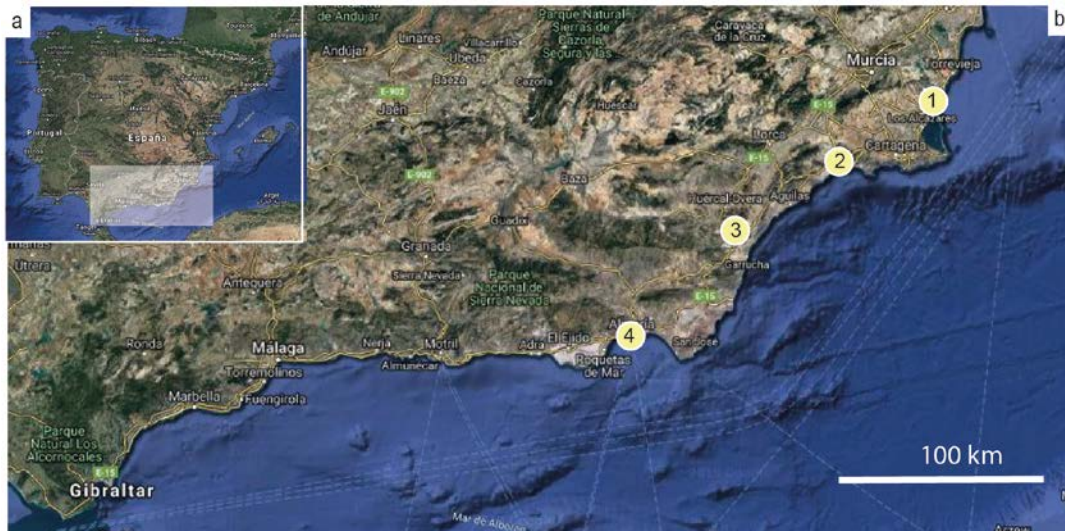
**Figura 1.5.** Localizaciones con fósiles de sirenios del Mioceno en la península ibérica. **a**, Mapa de la península con las áreas donde se concentran los fósiles marcadas con un cuadrado blanco. **b**, Localizaciones en las provincias de Barcelona y Tarragona. **c**, Localizaciones en Portugal. **d**, Localizaciones en las provincias de Alicante, Murcia, Almería e Islas Baleares. Los números corresponden a las localizaciones incluidas en la tabla 1.3. Imágenes tomadas de Google maps.

de sirenios en la provincia de Huesca, en este caso del Luteciense (Eoceno medio). El más importante de ellos es el yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41), objeto de esta Tesis Doctoral. En CS-41 se han recuperado más de 300 fósiles de sirenios incluyendo cráneos, elementos del esqueleto axial postcranial y las extremidades anteriores y posteriores, de al menos ocho individuos, a partir de los cuales se ha descrito *Sobrarbesiren cardieli* (Díaz-Berenguer et al., 2018a). Al este de Castejón de Sobrarbe, cerca de la localidad de Arguis, se ha recuperado un fragmento de costilla del Luteciense inferior (SBZ13) (Fm. Guara, Sierras Exteriores) asignado a un sirenio indeterminado (Díaz-Berenguer et al., 2016). Además, en el año 2012 se recuperó un bloque caído con un esqueleto de sirenio articulado en una barranquera cerca de la localidad de Jánovas (Díaz-Berenguer et al., 2017b). En este bloque se conservan, al menos, la serie vertebral, costillas y un húmero, pero el material permanece a la espera de ser preparado y estudiado por los investigadores de la Universidad de Zaragoza. De acuerdo con Gagnaison et al. (2016) el bloque procede de la Fm. Boltaña (Ypresiense superior-Luteciense inferior).

### 1.2.2.2. El registro fósil de sirenios del Neógeno

En la península ibérica se desconoce la existencia de fósiles de sirenios del Oligoceno, existiendo un hiato en el registro fósil desde el Eoceno superior hasta el Mioceno inferior. El registro de sirenios del Mioceno de España se concentra principalmente en la costa este de la península ibérica, más en concreto en las provincias de Barcelona y Tarragona, y las Islas Baleares (**Fig. 1.5, a-b y d**). La primera cita sobre la existencia de fósiles de sirenio del Mioceno en la península ibérica pertenece a Maureta y Thos y Codina (1881), como se menciona al principio del apartado anterior. Este será el primero de numerosos descubrimientos de fósiles de sirenio del Mioceno inferior-medio en la cuenca del Vallés-Penedés (Almera, 1896; Bataller, 1956; Crusafont, 1959; Pilleri et al., 1989), así como el más importante. La especie de sirenio *Metaxytherium catalaunicum* Pilleri et al. 1989, fue descrita a partir de los restos descubiertos por Maureta y Thos y Codina (1881), que consisten en un cráneo completo, una mandíbula y elementos del esqueleto axial. Sin embargo, Domning (1996) lo pone en sinonimia con *Metaxytherium medium*. Almera (1896) describe como “*Metaxytherium fossile*” varios restos craneales fragmentarios y elementos del esqueleto axial en la localidad de Subirats, posteriormente asignados a *Metaxytherium* sp. por Pilleri et al. (1989). Otros restos aislados de sirenios recuperados en la cuenca del Vallés-Penedés son asignados a *Metaxytherium* sp. por Pilleri et al. (1989). También se conoce la existencia de restos de sirenios indeterminados en el Mioceno inferior-medio en la cuenca de El Camp de Tarragona (Almera, 1896; Bataller, 1956; Pérez-Ramos et al., 2014; Pilleri et al., 1989), en la cuenca de Vilanova (Barcelona) (Calzada, 1969; Pilleri et al., 1989), y en la isla de Menorca (Pilleri et al., 1989), así como un molde endocraneal asignado a *Metaxytherium* sp. procedente de la localidad de Partalua (Almería) (Pilleri, 1990). Fósiles de sirenio del Mioceno medio-superior se han descrito en Mallorca, Alicante y Valencia (Cañigüeral, 1952; Colóm y Bauzá, 1949; Gómez Lluca, 1919; Sendra Saez, 1998; 2013). Entre ellos, cabe destacar, un fragmento de mandíbula que preserva los tres molares y un premolar, asociado con restos de costillas y vértebras, en la localidad de Muro en Mallorca (Gómez Lluca, 1919), y varios fragmentos craneales junto con costillas y vértebras procedentes de Paterna (Valencia), todos ellos asignados a *Metaxytherium* sp. (Pilleri et al., 1989).

Los restos de sirenios del Mioceno son también muy abundantes en Portugal (**Fig. 1.5, c**). Estevens (2000) elabora un inventario sobre los restos de mamíferos marinos del Mioceno portugués en el que enumera más de una veintena de localizaciones con restos de sirenios en la mitad sur de Portugal. Principalmente, los fósiles se concentran en la ciudad de Lisboa y tienen una edad Mioceno inferior-medio (Aquitaniense medio a Langhiense inferior). En su mayoría se trata de costillas y vértebras atribuidas sin una descripción y ni un estudio detallado a “*Halitherium*” sp., *Metaxytherium medium* o *Sirenia* indet. (Estevens, 2003a y referencias). La excepción es un húmero completo recuperado en Quinta da Farinheira (Lisboa) asignado a *Metaxytherium petersi* (Zbyszewski, 1944). Además, Estevens (2003a) apunta la existencia de material inédito compuesto por un cráneo, un fragmento de mandíbula, dientes aislados y elementos postcraneales recuperados en este mismo yacimiento. También



**Figura 1.6.** Localizaciones con fósiles de sirenio del Plioceno en la península ibérica. **a**, Mapa de la península con el área donde se concentran los fósiles marcada con un cuadrado blanco. **b**, Detalle del área. Los números corresponden a las localizaciones incluidas en la tabla 1.4. Imágenes tomadas de Google maps.

existen costillas y vértebras de sirenio en la localidad de Foz da Fonte (península de Setúbal) del Mioceno inferior-medio asignados a “*Halitherium*” sp. (Zbyszewski, 1967) y otros restos del Mioceno medio en esta región (Estevens, 2003b). Más al sur, se conocen fósiles de sirenios del Mioceno medio en Alcácer do Sal, del Mioceno superior en el área de Alvalada, y restos en Olhos de Agua (Algarve) del Mioceno medio-superior, aunque su edad no está clara (Estevens, 2000).

En cuanto al registro fósil de sirenios del Plioceno de la península ibérica, es escaso comparado con el registro del Eoceno y el Mioceno (**Fig. 1.6, Tabla 1.4**). En la provincia de Almería (cuenca de Vera), se conocen restos postcraneales de una especie indeterminada (Sendra et al., 1998), y fragmentos craneales atribuidos a *Metaxytherium* (Sendra y Fortea Soler, 2013), ambos del Plioceno inferior. Sendra et al. (1999) describen un cráneo completo de sirenio del Plioceno inferior asignado a *Metaxytherium serresii* procedente de la cuenca del Mar Menor en Pilar de la Horadada (Alicante). Sin embargo, Sorbi et al. (2012) sugiere que el sirenio de Alicante se trata en realidad de *Metaxytherium subapenninum* Bruno, 1839, especie del Plioceno de Italia, dada la similitud entre ambos taxones, y resalta la necesidad de que el fósil español se estudie y se publique adecuadamente. Además, comenta la existencia de un cráneo incompleto en Mazarrón (Murcia) que posiblemente también pertenezca a la especie *M. subapenninum*.

A pesar de la relativa abundancia de fósiles de sirenios del Neógeno en la península ibérica, la mayor parte del material no ha sido debidamente estudiado y las asignaciones realizadas son laxas, con la excepción del estudio realizado por Pilleri et al. (1989). Los sirenios desaparecieron del Mediterráneo durante el Plioceno, posiblemente a causa de cambios en la

## CAPÍTULO 1

**Tabla 1. 3.** Listado del registro fósil de sirenios del Mioceno en la península ibérica.

TAXÓN	FAMILIA	EDAD	PROCEDENCIA	MATERIAL	REFERENCIA	
1	<i>Metaxytherium catalaunicum</i>	Dugongidae	Mioceno inferior-medio (Burdigaliense sup-Langhiense)	Olerdolá (Barcelona)	Cráneo, mandíbula, costillas y vértebras	Mauretta y Thos y Codina (1881); Pilleri et al. (1989)
2	" <i>Halitherium</i> "	Dugongidae	Mioceno	Gelida (Barcelona)	Vértebras	Bataller (1956)
3	" <i>Halitherium</i> "	Dugongidae	Mioceno	Sant Sadurní d'Anoia (Barcelona)	Restos indeterminados	Bataller (1956)
4	<i>Metaxytherium</i> sp.	Dugongidae	Mioceno inferior-medio (Burdigaliense sup-Langhiense)	Santa Margarida i els Monjos (Barcelona)	Restos craneales y postcraneales	Bataller (1956); Pilleri et al. (1989)
5	<i>Metaxytherium</i> sp.	Dugongidae	Mioceno inferior-medio (Burdigaliense sup-Langhiense)	Subirats (Barcelona)	Dos fragmentos de premaxilar, vértebra dorsal	Almera (1896); Pilleri et al. (1989)
	<i>Sirenia inc. sed.</i>	x	Mioceno inferior-medio (Burdigaliense sup-Langhiense)	Subirats (Barcelona)	Elementos del esqueleto axial	Almera (1896); Pilleri et al. (1989)
6	<i>Metaxytherium</i> sp.	Dugongidae	Mioceno inferior-medio (Burdigaliense sup-Langhiense)	Castellvi de la Marca (Barcelona)	m2	Bataller (1918); Pilleri et al. (1989)
	<i>Sirenia</i> indet.	x	Mioceno medio-superior (Vindoboniense)	Castellvi de la Marca (Barcelona)	Restos indeterminados	Crusafont (1959)
7	<i>Sirenia inc. sed.</i>	x	Mioceno inferior-medio (Burdigaliense sup-Langhiense)	Sant Pere de Ribes (Barcelona)	Fragmentos craneales y fragmentos de costillas	Calzada (1969); Pilleri et al. (1989)
8	<i>Sirenia inc. sed.</i>	x	Mioceno inferior-medio (Burdigaliense sup-Langhiense)	Banyeres del Penedes (Barcelona)	Fragmentos de costillas	Pilleri et al. (1989)
9	<i>Sirenia inc. sed.</i>	x	Mioceno inferior-medio (Burdigaliense sup-Langhiense)	Moja (Barcelona)	Restos de costillas	Pilleri et al. (1989)
10	" <i>Halitherium</i> "	Dugongidae	Mioceno inferior (Burdigaliense)	Altafulla (Tarragona)	Vértebras dorsales	Almera (1896); Bataller (1956)
11	<i>Sirenia inc. sed.</i>	x	Mioceno inferior-medio (Burdigaliense sup-Langhiense)	Mas Mercadé (Tarragona)	Fragmentos de costillas	Pilleri et al. (1989)
12	<i>Sirenia inc. sed.</i>	x	Mioceno inferior-medio (Burdigaliense sup-Langhiense)	Santa Oliva (Tarragona)	Fragmento de costilla	Pilleri et al. (1989)

INTRODUCCIÓN

TAXÓN	FAMILIA	EDAD	PROCEDENCIA	MATERIAL	REFERENCIA	
13	<i>Sirenia inc. sed.</i>	x	Mioceno inferior-medio (Burdigaliense sup-Langhiense)	La Bisbal del Penedés (Tarragona)	Restos de costillas	Almera (1896); Pilleri et al. (1989)
14	<i>Sirenia inc. sed.</i>	x	Mioceno inferior-medio (Burdigaliense sup-Langhiense)	Roda de Berá (Tarragona)	Fragmento de costilla	Pilleri et al. (1989)
15	<i>Sirenia inc. sed.</i>	x	Mioceno inferior-medio (Burdigaliense sup-Langhiense)	Francás (Tarragona)	Restos de costillas	Pilleri et al. (1989)
16	<i>Sirenia indet.</i>	x	Mioceno medio (Serravaliense)	Tarragona	Fragmentos del esqueleto postcraneal	Pérez-Ramos et al. (2014)
17	<i>Sirenia indet.</i>	x	Mioceno superior	Crevillente (Alicante)	Restos del esqueleto axial	Sendra Saez (1998)
18	<i>Sirenia indet.</i>	x	Mioceno superior (Tortonense)	Paterna (Valencia)	Fragmentos craneales y postcraneal	Sendra Saez (2013)
19	<i>Metaxytherium</i> sp.	Dugongidae	Mioceno inferior-medio (Burdigaliense sup-Langhiense)	Partaloa (Almería)	Molde endocraneal	Pilleri (1990)
20	<i>Sirenia inc. sed.</i>	x	Miocene inferior-medio (Burdigaliense sup-Langhiense)	Sant Lluís (Menorca)	Fragmento de cráneo y costillas	Pilleri et al. (1989)
21	<i>Metaxytherium</i> sp.	Dugongidae	Mioceno inferior-medio (Helveciense-Vindoboniense)	Muro (Mallorca)	Fragmento de mandíbula con dentición, costillas y vértebras	Gómez Lluca (1919)
22	<i>Metaxytherium</i> sp.	Dugongidae	Mioceno medio-superior (Vindoboniense)	Santa Margalida (Mallorca)	Molares aislados	Colom y Bauzá (1949)
23	<i>Metaxytherium</i> sp.	Dugongidae	Mioceno medio-superior (Vindoboniense)	Sencelles (Mallorca)	Un incisivo, vértebras y costillas	Cañigueral (1952)
24	<i>Metaxytherium petersi</i>	Dugongidae	Miocene inferior-medio (Burdigaliense inf-Langhiense sup)	Quinta da Farinheira (Lisboa, Portugal)	Húmero	Zbyszewski (1944)
	Indeterminado	x	Miocene inferior-medio (Burdigaliense inf-Langhiense sup)	Quinta da Farinheira (Lisboa, Portugal)	Cráneo, fragmento de mandíbula y dientes	Estevens (2003a)
25	<i>"Halitherium"</i> sp.	Dugongidae	Mioceno inferior (Burdigaliense inf)	Foz da Fonte (Setúbal, Portugal)	Indeterminado	Zbyszewski (1967); Stevens (2003b)
26	Indeterminado	x	Mioceno medio (Serravaliense inf)	Alcácer do Sal (Portugal)	Indeterminado	Estevens (2000)

## CAPÍTULO 1

TAXÓN	FAMILIA	EDAD	PROCEDENCIA	MATERIAL	REFERENCIA	
27	Indeterminado	x	Mioceno superior (Messiniense)	Vale de Zebro (Alvalade, Portugal)	Indeterminado	Estevens (2000)
28	Indeterminado	x	Probablemente Mioceno medio-superior	Olhos de Água (Portugal)	Indeterminado	Estevens (2000)

temperatura relacionados con la aparición de glaciaciones continentales en el hemisferio (Prista et al., 2013). La última especie de sirenio que habitó esta cuenca fue el dugónguido *Metaxytherium subapenninum* (Sorbi et al., 2012). Un estudio más profundo de los fósiles peninsulares confirmaría o desmentiría si los sirenios encontrados en España pertenecen a este taxón y ayudaría a entender mejor cómo fue la desaparición de los sirenios del continente europeo.

**Tabla 1.4.** Listado del registro fósil de sirenios del Plioceno de la península ibérica.

TAXÓN	FAMILIA	EDAD	PROCEDENCIA	MATERIAL	REFERENCIA	
1	<i>Metaxytherium serresi</i> ( <i>M. subapenninum</i> )	Dugongidae	Plioceno inferior	Pilar de la Horadada (Alicante)	Cráneo	Sendra et al. (1999); Sorbi et al. (2012)
2	<i>Metaxytherium subapenninum</i>	Dugongidae	Plioceno	Mazarrón (Murcia)	Cráneo	Sorbi et al. (2012)
3	<i>Metaxytherium</i> sp.	Dugongidae	Plioceno inferior	Cuevas del Almanzora (Almería)	Basicráneo	Sendra Sáez y Fortea Soler (2013)
4	Sirenia indet.	x	Plioceno inferior	Almería	Elementos postcraneales parcialmente articulados	Sendra et al. (1998)

### 1.3. El yacimiento de sirenios Castejón de Sobrarbe-41: su descubrimiento

El yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41) fue descubierto por D. Jesús Cardiel Lalueza, responsable del Museo Paleontológico de Sobrarbe y miembro de la Junta Directiva del Centro de Estudios de Sobrarbe. A principios del año 2009 Jesús Cardiel se puso en contacto con el grupo Aragosaurus-IUCA de la Universidad de Zaragoza para comunicarles que en la Comarca de Sobrarbe había encontrado algunos fósiles de





**Figura 1.7.** **a**, Fósiles de sirenio expuestos en el Museo Paleontológico de Sobrarbe. **b**, Primera visita al afloramiento CS-41 por miembros del Grupo-Aragosaurus-IUCA junto a D. Jesús Cardiel. **c**, Campaña de prospección en el afloramiento CS-41 en mayo de 2009. **d**, Primeros restos de sirenios encontrados durante la primera excavación sistemática del yacimiento en octubre de 2009. Fotografías: Ainara Badiola.

vertebrados de esta edad. Algunos investigadores de este grupo (Drs. José Ignacio Canudo, Gloria Cuenca y Ainara Badiola) visitaron el Museo Paleontológico de Sobrarbe y varios afloramientos del Eoceno de la Comarca de Sobrarbe ese mismo año. En una de las vitrinas, dedicada al cocodrilo de Susía, los paleontólogos se dieron cuenta de que junto a los restos de este cocodrilo había otros que no eran de reptil, sino de mamíferos sirenios (**Fig. 1.7, a**). Se trataba de un gran hallazgo dada la buena conservación de las piezas y la edad de los afloramientos de los que procedía el material, principios del Eoceno medio (Luteciense). A continuación, Jesús Cardiel llevó a los investigadores al yacimiento Castejón de Sobrarbe-41, donde se encontraron abundantes fragmentos de costillas en superficie, así como fragmentos *in situ* (**Fig. 1.7, b**).

El descubrimiento de varios afloramientos con fósiles de sirenios del Luteciense en la Comarca de Sobrarbe y, en particular en el yacimiento CS-41, hizo que se comenzaran una serie de campañas de prospección y excavación paleontológica en CS-41 que demostraron la riqueza y la singularidad de los sirenios en esta zona (Badiola et al., 2011). Tras comunicar el hallazgo oficialmente, y con el permiso concedido por la Diputación General de Aragón (DGA) para la realización de actuaciones paleontológicas en Sobrarbe, en mayo del 2009 comenzaron las primeras prospecciones paleontológicas y los primeros muestreos en CS-41 (**Fig. 1.7, c**). En octubre de ese mismo año, se llevó a cabo la primera excavación

paleontológica en el yacimiento y se recuperaron varios huesos completos de sirenios y fragmentos de caparazones de testudinos, afianzándose así la importancia del yacimiento de CS-41 (**Fig. 1.7, d**). Desde entonces se han realizado cuatro campañas de excavación más, de 10-12 días de duración cada una de ellas, en los años 2010, 2011, 2015 y 2016. Las dos últimas han sido codirigidas por la autora de esta Tesis Doctoral. Se han recuperado más de 700 restos fósiles de macrovertebrados que incluyen mamíferos sirenios, testudinos y crocodilios. La lista faunística inicial del yacimiento se ha incrementado considerablemente con los microfósiles recuperados en el lavado-tamizado del sedimento (más detalles en el Capítulo 3). Durante estos años los investigadores del Grupo Aragosaurus-IUCA han contado con la constante colaboración de D. Jesús Cardiel Lalueza y de D. Andrés Escapa Cardiel, este último propietario de los terrenos donde se encuentra el yacimiento, así como con el apoyo y financiación del Geoparque Mundial de la Unesco Sobrarbe-Pirineos y la Diputación General de Aragón.

#### **1.4. Los fósiles del Eoceno de Sobrarbe como recurso patrimonial y cultural**

La comarca de Sobrarbe es un punto de referencia para la Paleontología de vertebrados desde un punto de vista científico, patrimonial y cultural. Hasta el comienzo de los trabajos del Grupo Aragosaurus-IUCA de la Universidad de Zaragoza, en colaboración con investigadores de la Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea, se desconocía la riqueza de vertebrados fósiles precuaternarios en la Comarca de Sobrarbe, que ha resultado ser abundante y diversa. El yacimiento clásico del Pleistoceno de Coro Tracito, localizado en Tella-Sin dentro de los límites del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido y el Geoparque Mundial de la Unesco Sobrarbe-Pirineos, ha sido objeto de estudio de una Tesis Doctoral y de numerosos artículos científicos del Grupo Aragosaurus-IUCA (Rabal-Garcés, 2013 y referencias). La enorme colección del oso de las cavernas *Ursus spelaeus* de Tella es un gran reclamo turístico gracias a la musealización de la cueva y la creación del Museo del Oso de las Cavernas de Tella, y se trata de uno de los activos del geoparque más valorados por los visitantes.

CS-41 es el yacimiento de sirenios más completo y antiguo del oeste de Europa, donde se ha recuperado una de las mejores colecciones fósiles de sirenios del Eoceno del mundo (Díaz-Berenguer et al., 2018a, 2018b). La existencia del yacimiento de Castejón de Sobrarbe se dio a conocer a la comunidad científica en el año 2011, cuando se presentó en el *22nd International Senckenberg Conference* (Badiola et al., 2011), y en el año 2013 se inició la presente Tesis Doctoral para estudiar los restos de mamíferos sirenios allí recuperados. Gracias a las campañas de campo en este yacimiento y en otros afloramientos similares de la cuenca de Aínsa, y las publicaciones científicas realizadas en el contexto de esta Tesis Doctoral, se ha comenzado a descubrir el enorme valor patrimonial en fósiles de vertebrados del Eoceno, y en particular en mamíferos sirenios existente en la Comarca de Sobrarbe. Hasta el momento, se han identificado 20 taxones de vertebrados del Eoceno en la cuenca de Aínsa y se han registrado 40 puntos fosilíferos en esta área (véase el **Anexo 5**).





**Figura 1.8.** **a**, Fósiles del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 en la exhibición permanente del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza. **b**, Cráneo MPZ 2017/1, holotipo de la especie *Sobrarbesiren cardieli*. Fotografías: Ester Díaz Berenguer.

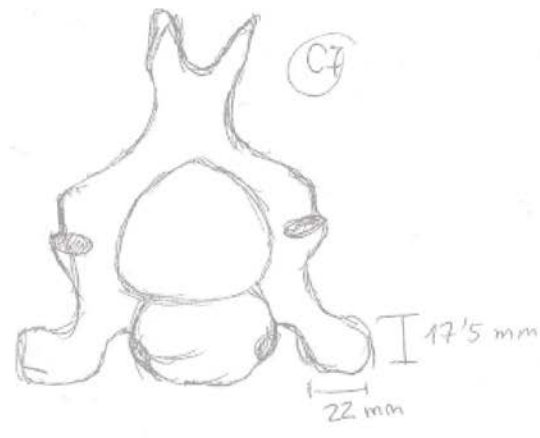
Los fósiles y los yacimientos paleontológicos son herramientas para la divulgación y la enseñanza de las ciencias de la Tierra y de la Vida, lo que los convierte en un recurso valioso para implementar la oferta turística de pequeñas poblaciones. La variedad, abundancia y buena conservación de los fósiles del Eoceno recuperados en el yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41), especialmente en el caso de los sirenios, hace que la Comarca de Sobrarbe esté adquiriendo no sólo un enorme interés científico y patrimonial, sino que también tiene una enorme proyección social (Díaz-Berenguer et al., 2017a; National geographic, 2018; Elhuyar, 2019) con presencia en medios audiovisuales (entrevistas de radio y televisión de ámbito autonómico y nacional) y en charlas de divulgación organizadas por el Geoparque Mundial de la Unesco Sobrarbe-Pirineos y el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza. Estas actividades han permitido acercar al público general las faunas que habitaron en la costa del antiguo mar del Golfo de Bizkaia durante el Luteciense.

Actualmente, los fósiles del yacimiento CS-41 están depositados en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza. El holotipo de *Sobrarbesiren cardieli*, junto con otros fósiles recuperados en CS-41, se exhiben en la exposición permanente de este museo, acompañados por la reconstrucción del ecosistema tropical del Eoceno de Castejón de Sobrarbe, realizada por la ilustradora científica Rosa Alonso (**Fig. 1.8 a y b**).





C3 no presenta el mismo proceso que C4.



Revisar si se encuentra la doble...

# MATERIAL Y MÉTODOS

# 2

## Contenido

- 2.1. Materiales ..... 29
  - 2.1.1. Material de estudio ..... 29
  - 2.1.2. Material de comparación ..... 30
- 2.2. Metodología ..... 32
  - 2.2.1. Técnicas de campo ..... 32
    - 2.2.1.1. Levantamiento de la columna estratigráfica de CS-41..... 32
    - 2.2.1.2. Campañas de excavación paleontológica ..... 32
    - 2.2.1.3. Campañas de prospección ..... 35
  - 2.2.2. Técnicas de laboratorio ..... 37
    - 2.2.2.1. Macrofósiles. Preparación y almacenaje ..... 37
    - 2.2.2.2. Microfósiles. Lavado y procesado de los sedimentos ..... 39
  - 2.2.3. Técnicas de gabinete ..... 40
    - 2.2.3.1. Paleoambiente del yacimiento de CS-41..... 40
    - 2.2.3.2. Estudio de los procesos bioestratinómicos del yacimiento de CS-41..... 42
    - 2.2.3.3. Estudio sistemático de *Sobrarbesiren cardieli*..... 42
    - 2.2.3.4. Análisis filogenético..... 56
    - 2.2.3.5. Paleoecología de *Sobrarbesiren cardieli*..... 56
    - 2.2.3.6. Inventariado de los yacimientos de vertebrados de la cuenca de Aínsa.. 57

## CAPÍTULO 2

## 2.1. Materiales

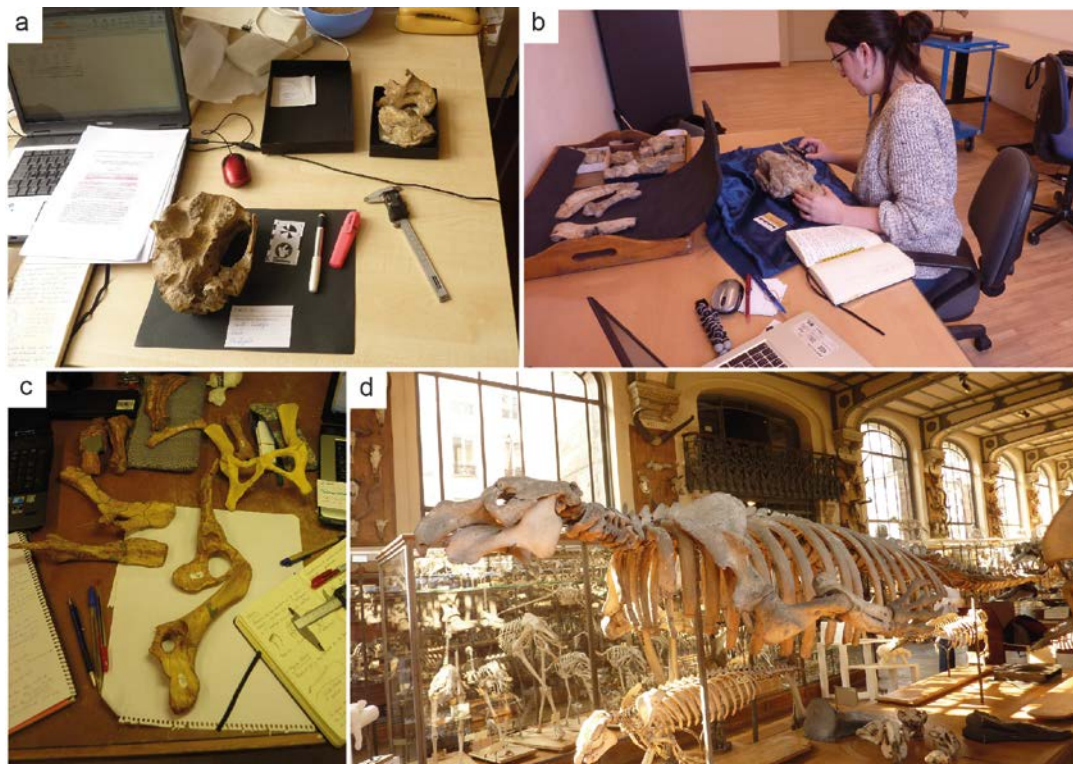
A continuación, se detalla tanto el material de estudio de esta Tesis Doctoral, principalmente los fósiles de sirenio del yacimiento de CS-41, como el material de comparación consultado.

### 2.1.1. Material de estudio

El material estudiado en esta Tesis Doctoral se compone principalmente de los fósiles de sirenio recuperados en el yacimiento del Eoceno medio (Luteciense medio) de Castejón de Sobrarbe-41 (Comarca de Sobrarbe, Huesca). Se trata de un yacimiento paleontológico inédito que se estudia por primera vez en el contexto de esta Tesis Doctoral. Los fósiles están depositados en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (MPZ). La colección de fósiles de macromamíferos comprende más de 300 fósiles asignados a mamíferos sirenios. La colección estudiada en esta Memoria incluye numerosos restos craneales y postcraneales de, al menos, ocho individuos en diferentes estados ontogenéticos (véase la **Tabla 2.1**). Un listado detallado de los materiales se incluye en el **Anexo 1**.

**Tabla 2.1.** Resumen de los fósiles de sirenio del yacimiento del Eoceno medio (Luteciense) de Castejón de Sobrarbe-41 (Comarca de Sobrarbe, Huesca) incluidos en esta Tesis Doctoral.

<b>Esqueleto axial</b>	
<b>Cráneo</b>	Un cráneo de individuo adulto y dos cráneos de subadultos-adultos jóvenes y fragmentos craneales de individuos subadultos-adultos jóvenes y juveniles Elementos dentarios aislados Un fragmento mandibular
<b>Columna vertebral</b>	Siete vértebras cervicales Ocho vértebras torácicas de subadultos-adultos y once vértebras de juveniles Dos vértebras lumbares Una vértebra sacra Cuatro vértebras caudales
<b>Tórax</b>	22 costillas de subadultos-adultos, 40 costillas de juveniles y dos elementos esternales
<b>Extremidades anteriores</b>	
<b>Cintura escapular</b>	Cuatro escápulas de adultos y una escápula de juvenil
<b>Estilopodio</b>	Dos húmeros de subadultos y un húmero de juvenil
<b>Zeugopodio</b>	Una ulna de subadulto y un fragmento de radio de subadulto
<b>Autopodio</b>	Once metacarpos y tres falanges
<b>Extremidades posteriores</b>	
<b>Cintura pélvica</b>	Un hueso innominado de adulto, un hueso innominado de subadulto y dos isquiones de juveniles
<b>Estilopodio</b>	Un fémur y una cabeza femoral de subadultos-adultos, una epífisis distal, y un fémur de juvenil Dos patelas
<b>Zeugopodio</b>	Una fíbula y un fragmento proximal



**Figura 2.1.** **a**, Holotipo de *Sirenavus hungaricus* en el Museo de Historia Natural de Budapest (Hungría). **b**, Fósiles de *Prototherium veronense* en el Museo de Geología y Paleontología de la Universidad de Padua (Italia). **c**, Elementos de las extremidades posteriores de “prorastómidos” y protosirénidos en el Museo Nacional de Historia Natural (Washington, Estados Unidos). **d**, Esqueleto de *Hydrodamalis gigas* en el Museo Nacional de Historia Natural de París (Francia). Fotografías: Ester Díaz Berenguer y Miguel Moreno Azanza.

### 2.1.2. Material de comparación

Durante el desarrollo de esta Tesis Doctoral se han visitado diferentes museos e instituciones científicas nacionales e internacionales con el objetivo de estudiar y comparar los fósiles del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41) con los restos de sirenios actuales y fósiles presentes en las colecciones de los centros visitados (**Fig. 2.1**). Se ha consultado principalmente material del Eoceno de Europa, América, África y Asia, que incluye especies de “prorastómidos”, protosirénidos y dugónguidos, pero también se han podido estudiar dugónguidos del Oligoceno y el Mioceno de Europa, y dugónguidos y triquéquidos actuales. Se ha hecho especial hincapié en el estudio del registro fósil de sirenios del Eoceno de Europa, del que se han revisado casi todos los holotipos existentes. En la **Tabla 2.2** se incluye un resumen de los centros y las especies de sirenios consultadas. El listado completo de los especímenes consultados se detalla en el **Anexo 2**.

**Tabla 2.2.** Resumen de las distintas especies de sirenios actuales y fósiles consultadas en las instituciones visitadas durante el desarrollo de esta Tesis Doctoral. Las citas hacen referencia a los trabajos en los que aparece publicado el material consultado. Abreviaturas en el apartado 2.2.3.3.

Institución	Especie	Procedencia	Edad	Publicación
USNM	<i>Pezosiren portelli</i>	Jamaica	Eoceno inferior-medio	Domning (2001b)
	<i>Protosiren sattaensis</i>	Pakistán	Eoceno medio	Gingerich et al. (1995)
	<i>Protosiren smithae</i>	Egipto	Eoceno medio-superior	Domning y Gingerich (1994)
	<i>Eotheroides sp.</i>	EE.UU.	Eoceno	Domning et al. (1982)
	<i>Eotheroides lambondrano</i>	Madagascar	Eoceno medio	Samonds et al. (2009)
	<i>Eosiren imenti</i>	Egipto	Oligoceno inferior	Domning et al. (1994)
	<i>Trichechus inunguis</i>	Cuenca del Amazonas	Actual	-
RGHP	<i>"Halitherium" taulannense</i>	Francia	Eoceno superior	Sagne (2001a, 2001b)
	<i>Eosiren libyca</i>	Egipto	Eoceno	-
	<i>Prototherium sp. nov.</i>	Rumanía	Eoceno superior	Sagne (2001a)
	<i>Hydrodamalis gigas</i>	-	Actual	-
	<i>Trichechus senegalensis</i>	-	Actual	-
	<i>Trichechus manatus</i>	-	Actual	-
MTM	<i>Sirenavus hungaricus</i>	Hungría	Eoceno medio	Kretzoi (1953); Kordos (2002)
MÁFI	<i>Protosiren cf. fraasi</i>	Hungría	Eoceno	Kordos (1978)
	<i>Anisosiren pannonica</i>	Hungría	Eoceno medio	Kordos (1979)
	<i>Sirenavus sp.</i>	Hungría	Eoceno superior	Kordos (2002)
	<i>Paralytherium tarkanyense</i>	Hungría	Eoceno superior	Kordos (1977)
SMNS	<i>Kaupitherium gruelli</i>	Alemania	Oligoceno	-
	<i>Trichechus manatus</i>	-	Actual	-
MGP	<i>Prototherium veronense</i>	Italia	Eoceno superior	Zigno (1875)
	<i>Prototherium intermedium</i>	Italia	Eoceno superior	Bizzotto (1983, 2005)
MGSB	<i>Prototherium montserratense</i>	Cataluña, España	Eoceno medio	Pilleri et al. (1989)
	<i>Prototherium solei</i>	Cataluña, España	Eoceno medio	Pilleri et al. (1989)
UPV/EHU	Dugongidae? indet.	Navarra, España	Eoceno medio	Astibia et al. (2010)
	Dugongidae indet. 1	Navarra, España	Eoceno medio	Astibia et al. (2005; 2006)
	Dugongidae indet. 2	Navarra, España	Eoceno medio	Astibia et al. (2005; 2006)
MNCN	<i>Dugong dugon</i>	-	Actual	-
ML	Sirenia indet.	Egipto	Eoceno medio	Gingerich et al. (2007)
FCT/UNL	Sirenia indet.	Lisboa, Portugal	Mioceno	-

## 2.2. Metodología

### 2.2.1. Técnicas de campo

En este apartado se detalla la metodología utilizada para los estudios geológico (levantamiento de la columna estratigráfica) y paleontológico (campañas de excavación) del yacimiento de CS-41, así como en las prospecciones paleontológicas realizadas en la Comarca de Sobrarbe en busca de nuevos afloramientos con fósiles de vertebrados (principalmente sirenios) del Eoceno en la Fm. Sobrarbe.

#### 2.2.1.1. Levantamiento de la columna estratigráfica de CS-41

CS-41 era un yacimiento inédito hasta el comienzo de esta Tesis Doctoral, por lo que una de las primeras tareas llevadas a cabo para su contextualización geológica fue la búsqueda bibliográfica sobre la geología del área de estudio y el levantamiento de la columna estratigráfica del yacimiento. El perfil de CS41, que tiene una potencia de 50 metros, fue levantado en las proximidades de CS-41, siguiendo una pista de tierra junto al yacimiento. El estudio de la cartografía por medio de fotos aéreas, así como la revisión *in situ* de otros perfiles ya existentes en la zona de estudio, como por ejemplo el perfil de Mondot (Mochales et al., 2012), permitió correlacionar la columna de CS-41 con estos otros y situar estratigráficamente el yacimiento. Este trabajo se realizó en colaboración con el Dr. Miguel Moreno Azanza (Universidad Nova de Lisboa) y el Dr. Roi Silva Casal (Institut de Recerca Geomodels, Universitat de Barcelona). La descripción de esta columna se detalla en el Capítulo 3 de esta Tesis Doctoral.

#### 2.2.1.2. Campañas de excavación paleontológica

La extracción de los fósiles de vertebrados en el yacimiento de CS-41 se ha llevado a cabo en cinco campañas de excavación sistemática, de 10-12 días de duración cada una de ellas, en los años 2009, 2010, 2011, 2015 y 2016 (**Fig. 2.2**). El equipo de trabajo se componía de miembros del Grupo *Aragosaurus*-IUCA de la Universidad de Zaragoza e investigadores del Departamento de Paleontología y Estratigrafía de la Universidad del País Vasco (UPV/EHU). Todas las campañas se han realizado con el permiso de la Dirección General de Cultura y Patrimonio del Gobierno de Aragón (Exp. DGA: 083/2009; 131/10-11-15-2016) y, tras cada uno de estos trabajos de campo, se elaboró el informe técnico preceptivo por esta institución.

Para la extracción de los macrofósiles, en la primera campaña de excavación se implantó un sistema de cuadrículas de 1 metro x 1 metro y se estableció un punto de referencia (0,0,0) (**Fig. 2.2, a**). Dada la distribución de los fósiles en el yacimiento (Capítulo Tafonomía, **Fig. 4.3**), se prepararon filas de 3 cuadrículas numeradas del 1 al 24, que abarcan una extensión de 24 m<sup>2</sup>. En las cuadrículas 1-3 no se extrajeron fósiles, ya que estos habían sido previamente





**Figura 2.2.** Excavación paleontológica del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41. **a**, Colocación de barras de hierro y cuerdas para establecer la cuadrícula del yacimiento. **b**, Vista general del yacimiento en la campaña de 2010. **c**, Labores de excavación en el yacimiento en el año 2010. **d**, Acumulación de vértebras y costillas en la campaña del 2010. **e**, Campaña del año 2011. **f**, Campaña del año 2015. **g**, Vista general del yacimiento en la campaña de 2016. **h**, Proceso de excavación en la campaña de 2016.

Fotografías: Ainara Badiola y Ester Díaz Berenguer.

extraídos por D. Jesús Cardiel. Además, en la campaña de 2016 se amplió la excavación hacia el sur para excavar un pequeño montículo en el que se observaban huesos en superficie.

En CS-41 se ha desarrollado una excavación paleontológica de alta resolución. Se identificaron y se ubicaron en un sistema de coordenadas x, y, z, todos los restos de tamaño

mayor a 1 cm. Además, se tomaron los datos de dirección y buzamiento de todos aquellos fósiles que presentaban un eje largo y se fotografiaron. A todos los elementos extraídos se les asignó una sigla de campo anotada en una ficha (Capítulo Tafonomía, **Fig. 4.1**) junto con los datos anteriormente mencionados, su tamaño y una identificación preliminar. Estas fichas se adhirieron al fósil tras empaquetarlo para poder identificarlo posteriormente. A partir de estos datos se ha podido elaborar un mapa de distribución de los más de 700 microfósiles extraídos en el yacimiento (Capítulo Tafonomía, **Fig. 4.3**).

Los fósiles de vertebrados se extrajeron de forma aislada, al no encontrarse ejemplares en articulación. Dada la litología del yacimiento, margas limolíticas poco consolidadas, para la retirada del sedimento y excavación de las piezas se utilizaron destornilladores, martillos, palos de madera y catalanas, así como brochas y cepillos. Los restos se excavaron siguiendo la metodología habitual para la extracción de fósiles de vertebrados:

1. *Exposición del perímetro de la pieza.* Una vez localizada la pieza se procedió a retirar la roca que la rodeaba hasta definir su perímetro total (**Fig. 2.3, a-b**).
2. *Consolidación y pegado de las piezas.* Para consolidar la pieza se aplicó una disolución de resina Paraloid B-72 al 5% y acetona, mediante un difusor. Para pegar las piezas que lo necesitaban, se utilizaron pegamentos reversibles, normalmente nitrato de celulosa o Paraloid B-72 al 30%.
3. *Engasado y elaboración de momias.* Para las piezas de gran tamaño, o para aquellas que estaban muy fracturadas, se aplicó la técnica del engasado por medio de la superposición de piezas de gasa estéril, con una solución de Paraloid B-72 disuelta en acetona al 10%. De esta forma, se elaboró una carcasa resistente que facilita la conservación y transporte de la misma (**Fig. 2.3, c-d**).

En el caso de las piezas de gran tamaño, se prepararon “setas”, es decir, se retiró el sedimento infrayacente a la pieza hasta dejarla elevada sobre un pedestal (**Fig. 2.3, e**). A la vez que se iba retirando el sedimento, se iba engasando el fósil por su parte inferior para darle así mayor estabilidad.

4. *Extracción y embalaje.* Una vez extraídas las piezas (**Fig. 2.3, f**) se embalaron en diferentes soportes según sus necesidades: cajas de plástico para los elementos de pequeño tamaño y cajas de cartón a medida para las piezas más grandes.

Por otra parte, se recogió el sedimento que se retiraba de las cuadrículas excavadas para su lavado-tamizado, y posterior triado de los concentrados en el laboratorio, con el objetivo de recuperar también los microfósiles presentes en el yacimiento. Se han lavado-tamizado aproximadamente 300 kg de sedimento por campaña de excavación. Se recogió uno de cada dos cubos extraídos en cada cuadrícula. El resto del material se encuentra acumulado en escombreras a los lados del yacimiento. El sedimento se guardó en sacos rafia en los que se





**Figura 2.3.** Metodología para la extracción de vertebrados fósiles utilizada en el yacimiento de CS-41. **a-b**, Localización de la pieza y exposición de su perímetro. **c-d**, Engasado del fósil. **e**, Realización de una “seta” para facilitar la extracción. **f**, Limpieza y engasado del fósil una vez extraído. Fotografías: Ainara Badiola.

anotó la cuadrícula de procedencia y la fecha de recogida. Durante la extracción de los macrofósiles también se recogieron muestras de invertebrados y litoclastos.

### 2.2.1.3. Campañas de prospección

Durante el año 2018 se realizaron tres campañas de prospección con un total de 10 días de duración, para evaluar el potencial fosilífero de los afloramientos del Eoceno de la cuenca de Aínsa (Comarca de Sobrarbe). Durante estas campañas de campo se inventariaron 33 puntos nuevos con fósiles de vertebrados y se revisaron siete yacimientos ya conocidos. Los yacimientos se localizan en seis términos municipales diferentes de la Comarca de Sobrarbe: Abizanda, Aínsa-Sobrarbe, Bárcabo, Boltaña, Fiscal y La Fueva (**Fig. 2.4**). Estos yacimientos se localizaron gracias a la colaboración de D. Jesús Cardiel, que formó parte del equipo de



**Figura 2.4.** Términos municipales de la Comarca de Sobrarbe (Huesca) prospectados durante el desarrollo de esta Tesis Doctoral.

prospección junto con la doctoranda y miembros de nuestro grupo de investigación (**Fig. 2.5, a**).

Antes de llevar a cabo estas campañas de prospección, en una primera fase de trabajo se determinaron las zonas a prospectar de acuerdo con los mapas geológicos de la zona y las fotos aéreas, con el fin de determinar los puntos en los que afloraba la Fm. Sobrarbe y sus accesos. Una vez decididas, se solicitó el permiso de prospección pertinente a la Dirección General de Cultura y Patrimonio del Gobierno de Aragón (Exp. DGA: 128/2018).

La metodología seguida en las prospecciones fue la siguiente: cada vez que se localizaba un nuevo punto fosilífero se realizaron fotografías generales y de detalle del afloramiento, se tomaron sus coordenadas con un dispositivo GPS y se recogieron los fósiles observados en superficie para su posterior identificación. En el caso de los fósiles que se encontraron en riesgo de destrucción (**Fig. 2.5, b**), se excavaron siguiendo la metodología habitual de extracción de fósiles de vertebrados (ver apartado 2.2.1.2). Además, se recogió sedimento en los yacimientos en los que se consideró necesario, para la recuperación de microfósiles. Por otro lado, se tomaron notas sobre la litología y la estratigrafía de los afloramientos, así como del contenido fósil de los mismos, incluyendo restos de vertebrados, invertebrados, plantas y pistas fósiles, para situarlos dentro del marco geológico.

Todos los fósiles de vertebrados recuperados durante las campañas de prospección han sido limpiados, revisados para su identificación y adecuadamente almacenados en el Área de Paleontología de la Universidad de Zaragoza. De acuerdo con lo dispuesto por el permiso de prospección expedido por la Dirección General de Cultura y Patrimonio del Gobierno de Aragón, el material fósil será depositado provisionalmente en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza.



**Figura 2.5.** **a**, Investigadores del Grupo Aragosaurus-IUCA de la Universidad de Zaragoza y del Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la UPV/EHU durante las prospecciones en la Comarca de Sobrarbe. **b**, Mandíbula de un perisodáctilo lofidóntido del Eoceno localizada durante estas prospecciones. Fotografías: Carmen Núñez.

Además de los trabajos de campo realizados en la Comarca de Sobrarbe, también se extrajo un fragmento de costilla en las cercanías del pantano de Arguís (Comarca de la Hoya de Huesca), localizado por el Dr. Aitor Payros (UPV/EHU). Aunque este material está a la espera de estudiarse en profundidad, algunos resultados preliminares se incluyeron en Díaz-Berenguer et al. (2016).

## 2.2.2. Técnicas de laboratorio

### 2.2.2.1. Macrofósiles. Preparación y almacenaje

Por el momento, unos 300 fósiles de los macrovertebrados extraídos en el yacimiento de CS-41 han sido preparados para su estudio. La preparación ha sido llevada a cabo por la Escuela Taller de Restauración Paleontológica IV del Gobierno de Aragón, la empresa Paleoymás S.L. y miembros del Grupo Aragosaurus IUCA, como el Dr. Diego Castanera, la Dra. Penélope Cruzado y la Dra. Jara Parrilla. Aproximadamente 100 de estas piezas han sido preparadas por la doctoranda.

La preparación de los fósiles de CS-41 se ha hecho de forma mecánica, utilizando bisturíes y palos de madera para la retirada de la roca encajante. A pesar del buen estado de conservación de los especímenes recuperados en este yacimiento, estos fósiles se caracterizan por estar muy fracturados, debido a la acción de las raíces de las plantas actuales que cubren la superficie del yacimiento, que han fracturado muchos de los restos recuperados (**Fig. 2.6**). Otros han sido fracturados en la fosildiagénesis debido a la presión listostática. Estas fracturas se encuentran llenas de barro y los fragmentos de hueso separados, enmascarando en muchas ocasiones su morfología original. Por ello, el proceso de restauración de los fósiles de CS-41 ha sido complejo. A continuación, se detalla la metodología seguida para su preparación:





**Figura 2.6.** Cráneo paratipo de *Sobrarbesiren cardieli* (MPZ 2017/2) durante su proceso de restauración. Nótese la raíz que atraviesa la cavidad ocular y la fosa temporal. Fotografía: Ester Díaz Berenguer.

1. *Retirada del embalaje y fotografiado de la pieza.* Una vez extraída de su embalaje, todas las piezas se fotografiaron junto a su ficha de yacimiento para evitar confusiones o pérdida de información (**Fig. 2.7, a**).
2. *Retirada de la matriz.* En el caso de las piezas engasadas en el campo, el proceso de limpieza se comenzó por la parte no engasada del fósil para evitar que los fragmentos de hueso se separaran. Para retirar el sedimento con mayor facilidad se humedecía con acetona (**Fig. 2.7, b y c**).
3. *Limpieza de las fracturas.* Una vez expuesta la pieza, en las zonas en las que era necesario, se separaron los fragmentos de hueso para retirar el barro y las raíces presentes, y se volvieron a pegar en su posición original (**Fig. 2.7, d**). El pegamento utilizado fue una disolución al 30% de Paraloid B-72 y acetona, y también resina de dos componentes. Durante todo este proceso se realizaron numerosas fotografías para controlar la posición de las piezas y no perder información tafonómica de interés.
4. *Retirada del engasado.* Una vez preparada la cara expuesta del fósil, se retiró la gasa despegándola con acetona y la ayuda de un pincel, y se llevaron a cabo los pasos 2 y 3 en este lado del fósil (**Fig. 2.7, e**).
5. *Recomposición de la pieza y restauración volumétrica.* Una vez limpios y pegados todos los fragmentos, se volvieron a unir. En los casos que fue necesario, se llevó a cabo una restauración volumétrica del fósil con resina epoxy de dos componentes para darle mayor estabilidad (**Fig. 2.7, f**).
6. *Siglado.* Por último, para numerar las piezas se aplicó una fina película de consolidante al 30% de 1 cm de longitud sobre la que se escribió la sigla del fósil con un rotulador permanente. Esta técnica permite borrar la sigla con facilidad utilizando acetona, sin dejar marcas en el espécimen.
7. *Embalaje.* Para almacenar las piezas correctamente, en muchos casos se elaboraron cajas de espuma FOAM a medida de cada uno de los fósiles (**Fig. 2.8**).



**Figura 2.7.** Proceso de preparación de los fósiles de vertebrados del yacimiento de CS-41. **a**, Desembalaje de la pieza y fotografiado junto a su etiqueta. **b**, Retirada de la matriz por la parte no engasada. **c**, Pieza expuesta. **d**, Separación de los fragmentos de hueso y reconstrucción de la pieza. **e**, Retirada de la gasa y limpieza. **f**, Restauración volumétrica. Fotografías: Ester Díaz Berenguer.

### 2.2.2.2. Microfósiles. Lavado y procesado de los sedimentos

Para la obtención de microfósiles, el sedimento recogido durante las campañas de excavación del yacimiento de CS-41 se sometió a un proceso de lavado y triado. Se han





**Figura 2.8.** Cajas de espuma foam elaboradas para el almacenaje de los fósiles del yacimiento de CS-41.  
Fotografías: Ester Díaz Berenguer.

recogido aproximadamente 300 kg de sedimento por campaña de excavación. El lavado de las muestras ha sido llevado a cabo por los técnicos de laboratorio de la Universidad de Zaragoza, la empresa Paleoymas S.L. y la autora de esta Tesis Doctoral.

El proceso de lavado-tamizado del sedimento se realizó por separado para cada uno de los sacos recogidos. Cada muestra se dispuso en recipientes individuales cubiertos de agua donde permaneció 24 horas para facilitar el disgregado de la tierra (**Fig. 2.9, a**). Además, se le añadió agua oxigenada ( $H_2O_2$ ) al 5% para eliminar la materia orgánica reciente de las muestras. Este proceso no daña los fósiles, pero ayuda a la disgregación del sedimento y reduce el volumen del concentrado de la muestra de forma muy significativa. Después se lavó el sedimento a través de tamices de luz de malla de 2, 1 y 0,5 mm superpuestos, para obtener las tres fracciones de grano diferentes (**Fig. 2.9, b y c**). Cada fracción obtenida se extendió para su secado en bandejas que se colocaron en una mufla. Una vez preparados los concentrados (**Fig. 2.9, d**) se procedió al triado de los mismos; es decir, a la separación de los microfósiles (restos de vertebrados, invertebrados y plantas de pequeño tamaño) bajo una lupa binocular (**Fig. 2.9, e**). Cada una de las muestras se trió por separado según los tamaños de grano anteriormente diferenciados.

El triado de los concentrados obtenidos en el lavado-tamizado del sedimento de CS-41 se ha realizado por la empresa Paleoymás S.L., varios alumnos del grado de Geología de la Universidad del País Vasco (UPV/EHU) y la autora de esta Tesis Doctoral.

## 2.2.3. Técnicas de gabinete

### 2.2.3.1. Paleoambiente del yacimiento de CS-41

Con el objetivo de entender mejor el paleoambiente en el que habitó el sirenio *Sobrarbesiren*, se han estudiado otros taxones de macro y microvertebrados presentes en CS-41. Estos estudios se han realizado en colaboración con diferentes especialistas. Los restos de testudinos, entre los que se ha identificado la especie de pleurodira *Eocnochelus eremberti*,





**Figura 2.9.** Proceso de lavado y triado del sedimento del yacimiento de CS-41. **a**, Sedimento puesto a remojo con  $H_2O_2$  para su disgregación. **b**, Lavado del sedimento a través de tamices con distinta luz de malla. **c y d**, Concentrados obtenidos según las distintas luces de malla utilizadas. De arriba abajo: 2, 1 y 0,5 mm. **e**, Proceso de triado de los concentrados con lupa binocular. Fotografías: Ester Díaz Berenguer y Lucía Rivero Cuesta.

se ha estudiado en colaboración con el Dr. Adán Pérez García (UNED). Los resultados obtenidos están publicados en la revista *Historical Biology* (Pérez García et al., 2019). Los fragmentos de cáscaras de tortuga son muy abundantes en CS-41. Estos fósiles se han estudiado en colaboración con el Dr. Miguel Moreno Azanza de la Universidad de Nova Lisboa, entre otros, y los resultados han sido enviados para su publicación (Moreno-Azanza et al., aceptado). Además, se han revisado los restos de crocodilios y micromamíferos con la ayuda del Dr. Eduardo Puértolas Pascual (Universidad Nova de Lisboa), la Dra. Ainara Badiola Kortabitarte (Universidad del País Vasco, UPV/EHU) y el Dr. Raef Minwer Barakat

(Universidad de Granada). Además, se ha realizado una clasificación preliminar de otros microvertebrados del yacimiento. Las inferencias paleoambientales realizadas se incluyen en el Capítulo 3 de esta Memoria.

Para fotografiar los fósiles de microvertebrados se ha utilizado el microscopio electrónico de barrido de emisión de campo (FESEM) del laboratorio de Microscopía Electrónica de Materiales del Servicio General de Apoyo a la Investigación (SAI) de la Universidad de Zaragoza. El microscopio utilizado ha sido el FESEM Carl Zeiss MERLIN.

### 2.2.3.2. Estudio de los procesos bioestratinómicos del yacimiento de CS-41

La información tafonómica tomada durante las campañas de excavación se ha ampliado en una ficha tafonómica más extensa (**Tabla 4.1**), en la que se incluyen distintas variables tafonómicas (p. ej., el estado ontogenético, los tipos de rotura de los fósiles, o una clasificación taxonómica más detallada), con el objetivo de entender mejor el proceso de formación de este yacimiento. El estudio bioestratinómico está desarrollado en el Capítulo 4 de esta Tesis Doctoral.

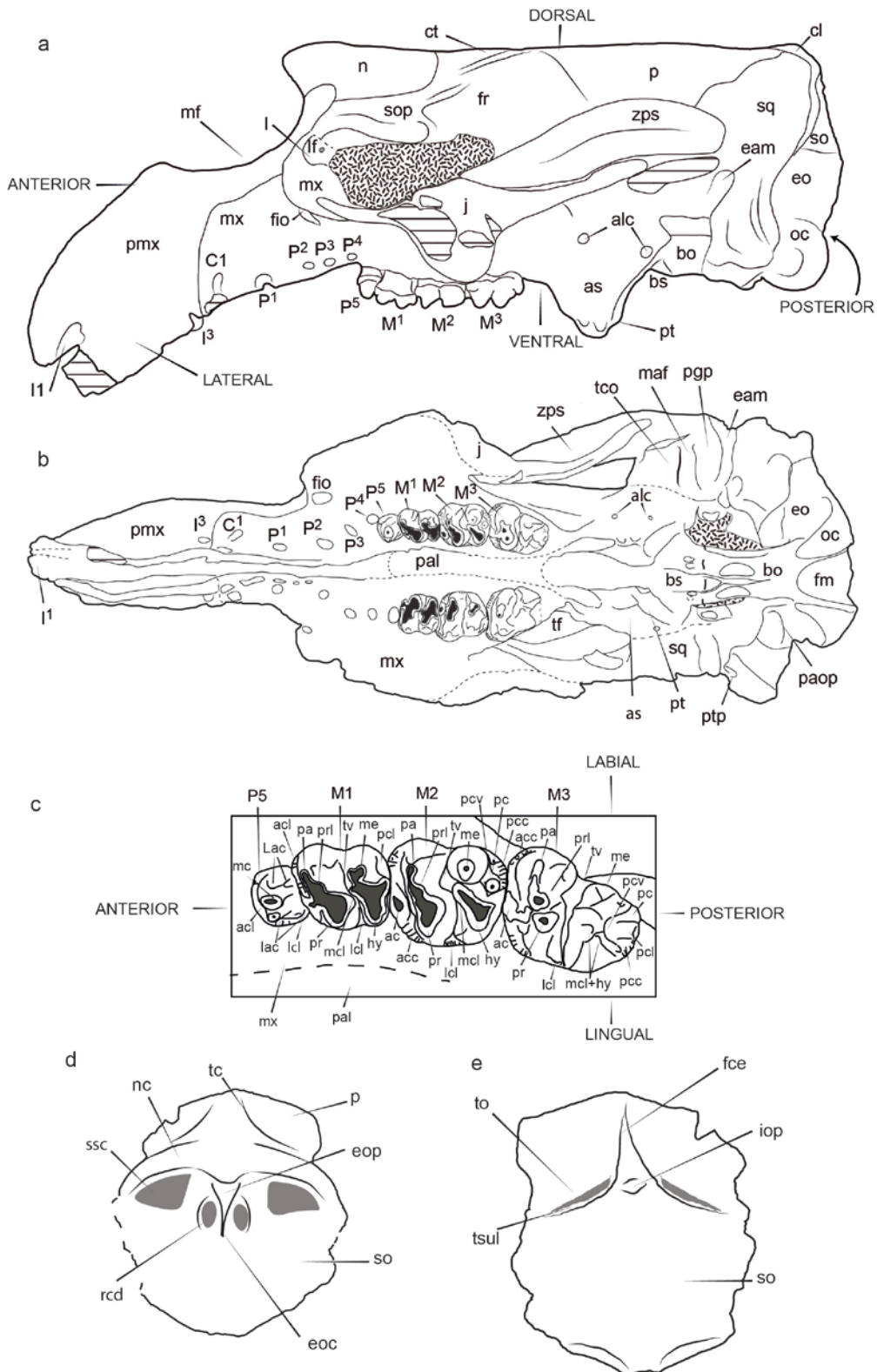
### 2.2.3.3. Estudio sistemático de *Sobrarbesiren cardieli*

El estudio sistemático de *Sobrarbesiren cardieli* se ha llevado a cabo a partir de su descripción osteológica, comparativa con otros taxones del Eoceno y su diagnosis. Esta nueva especie se publicó en la revista *Scientific Reports* (Díaz-Berenguer et al., 2018a). Posteriormente se realizó una descripción detallada de los huesos de las extremidades posteriores publicada en la revista *Journal of Mammalian Evolution* (Díaz-Berenguer et al., 2019). Las descripciones extensas del holotipo y el paratipo de *Sobrarbesiren*, así como nuevos especímenes y sus comparativas, se incluyen en el Capítulo 5 dedicado a la Paleontología sistemática.

#### *Nomenclatura anatómica*

La nomenclatura anatómica, así como los criterios de orientación usados en la descripción de los fósiles de sirenios incluidos en esta Memoria se basa en la usada habitualmente en sirenios (p. ej. Domning, 2001b; Domning et al., 2017; Domning y Pervesler, 2001; Hautier et al., 2012; Robineau, 1969; Vélez-Juarbe y Domning, 2014a; Zalmout y Gingerich, 2012). Esta nomenclatura se detalla en las figuras **2.10** a **2.13**, y se ha empleado en inglés, al ser el idioma en el que se han realizado las descripciones de los fósiles de sirenios incluidos en esta Tesis.

Los nombres de los músculos que se mencionan en este estudio, así como su origen, inserciones y acciones, se basan en las descripciones de la miología de equinos incluida en Getty y Sisson (1975), en el estudio sobre la miología de *Dugong dugon* elaborado por Domning (1977), y en trabajos de taxones filogenéticamente próximos a los sirenios, como los hiracoideos y los proboscídeos (Murie y Mivart, 1865; Weissengruber et al., 2006), si no se especifica otra fuente a lo largo del texto.



**Figura 2.10.** Dibujos interpretativos del cráneo y la dentición de *Sobrarbesiren cardieli* con las abreviaturas anatómicas y los criterios de orientación utilizados en este estudio. **a-b**, Dibujos del cráneo holotipo (MPZ 2017/1) de *Sobrarbesiren cardieli* en vista lateral (**a**) y ventral (**b**). **c**, Dibujo interpretativo de la dentición superior de este cráneo en vista oclusal. **d-e**, Dibujos del supraoccipital (CS41-22) en vista posterior (**d**) y ventral (**e**).

## CRÁNEO Y DENTICIÓN

**Abreviaturas anatómicas (Fig. 2.10):** **ac**, anterior cingular cusp; **acc**, anterior accessory cusp; **acl**, anterior cingulum; **alc**, alisphenoid canal; **as**, alisphenoid; **bo**, basioccipital; **bs**, basisphenoid; **C<sup>1</sup>**, upper canine; **eam**, external auditory meatus; **eo**, exoccipital; **eoc**, external occipital crest; **eop**, external occipital protuberance; **fce**, depression at usual location of falx cerebri; **fio**, infraorbital foramen; **fm**, foramen magnum; **fr**, frontal; **hy**, hypocone; **I<sup>1-3</sup>**, upper incisors; **iop**, internal occipital protuberance; **j**, jugal; **Lac**, labial cusp; **lac**, lingual cusp; **l**, lacrimal; **lf**, lacrimal foramen; **lcl**, lingual cingulum; **M<sup>1-3</sup>**, upper molars; **maf**, mandibular fossa; **mc**, main cusp; **mcl**, metaconule; **me**, metacone; **mf**, mesorostral fossa; **mx**, maxilla; **n**, nasal; **nc**, nuchal crest; **oc**, occipital condyle; **P<sup>1-5</sup>**, upper premolars; **p**, parietal; **pa**, paracone; **pal**, palatine; **paop**, paraoccipital process; **pc**, posterior cingular cusp; **pcc**, posterior accessory cusp; **pcl**, posterior cingulum; **pcv**, posterior cingular valley; **pgp**, postglenoid process; **pmx**, premaxilla; **pr**, protocone; **prl**, protoconule; **pt**, pterygoid; **ptp**, post-tympanic process; **rca**, *rectus capitis dorsalis muscle*; **so**, supraoccipital; **sop**, supraorbital process of frontal; **sq**, squamosal; **sr**, sigmoidal ridge; **ssc**, *semispinalis capitis muscle*; **tc**, temporal crest; **tco**, temporal condyle; **tf**, temporal fossa; **to**, tentorium osseum; **tsul**, transverse sulcus; **tv**, transverse valley; **zps**, zygomatic process of squamosal.

## SERIE VERTEBRAL Y TÓRAX

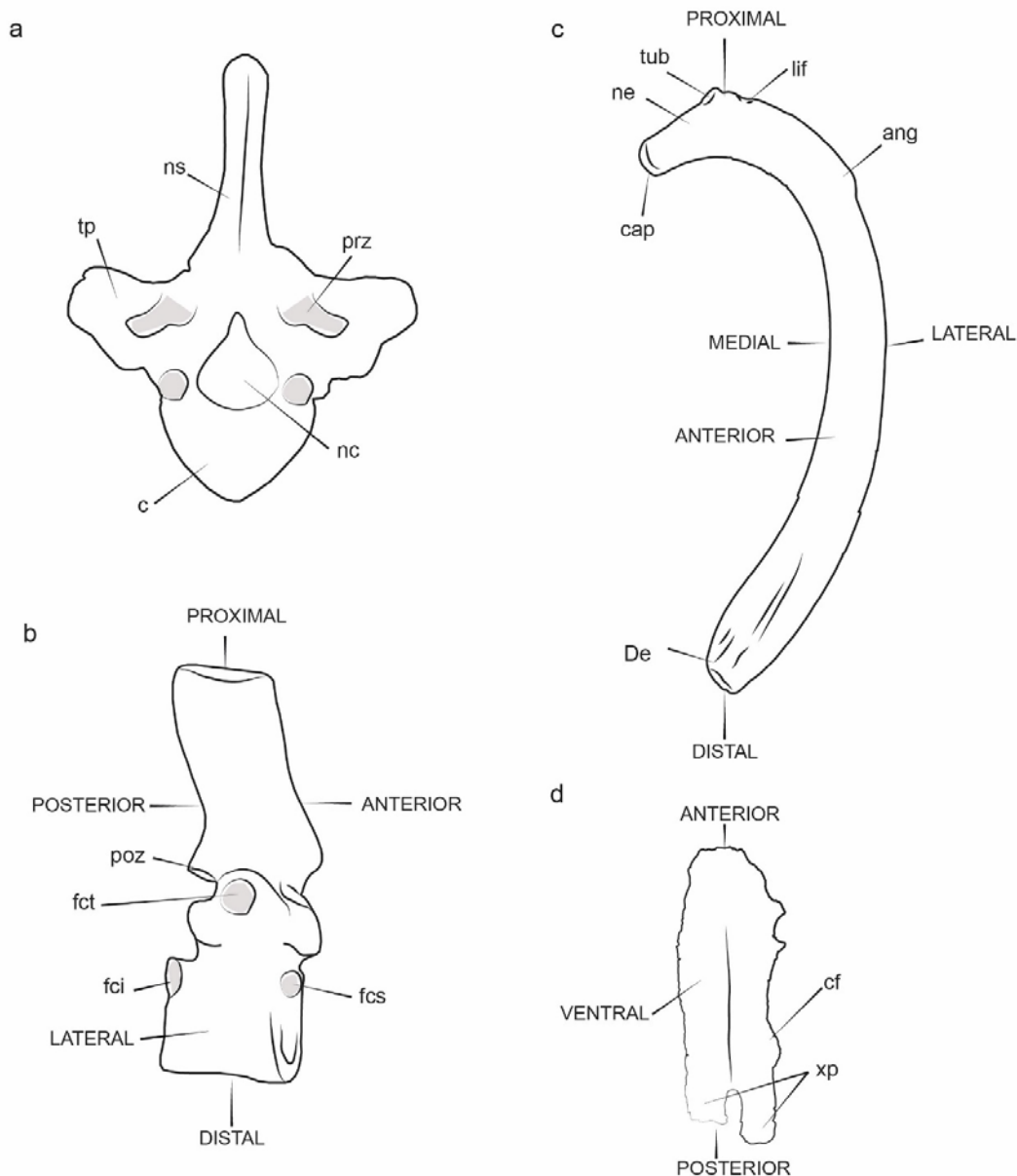
**Abreviaturas anatómicas (Fig. 2.11):** **ac**, anterior cotyle; **ang**, angle; **asi**, articular surface for ilium; **ass**, articular surface for sacral vertebra; **c**, centrum; **cap**, capitulum; **cf**, costal facet; **da**, dorsal arch; **de**, distal end; **fci**, fovea costalis inferior; **fcs**, fovea costalis superior; **fct**, fovea costalis transversalis; **lif**, ligamentary fossa; **nc**, neural canal; **ne**, neck; **ns**, neural spine; **op**, odontoid process; **pc**, posterior cotyle; **pd**, posterior demifacet; **poz**, postzygapophyses; **prz**, prezygapophyses; **tp**, transverse process; **tub**, tuberculum; **va**, ventral arch; **vc**, vertebral arterial canal; **xp**, xyphisternal process.

## HUESOS DE LAS EXTREMIDADES ANTERIORES

**Abreviaturas anatómicas (Fig. 2.12):** **acp**, acromion process; **anp**, anconeal process; **bg**, bicipital groove; **cf**, coronoid fossa; **cop**, coracoid process; **dc**, deltoid crest; **dpc**, deltopectoral crest; **dtu**, deltoid tuberosity; **ec**, ectepicondyle; **ecc**, ectocondyloid crest; **en**, entepicondyle; **glf**, glenoid fossa; **gt**, greater tubercle; **h**, head; **ispf**, infraspinous fossa; **las**, lateral articular surface for the humerus; **lt**, lesser tubercle; **of**, olecranon fossa; **mas**, medial articular surface for the humerus; **ne**, neck; **ol**, olecranon; **pma.i**, insertion for muscle pectoralis major; **rf**, radial fossa; **sn**, semilunar notch; **sp**, spine; **sspf**, supraspinous fossa; **suf**, subscapular fossa; **tr**, trochlea.

## HUESOS DE LAS EXTREMIDADES POSTERIORES

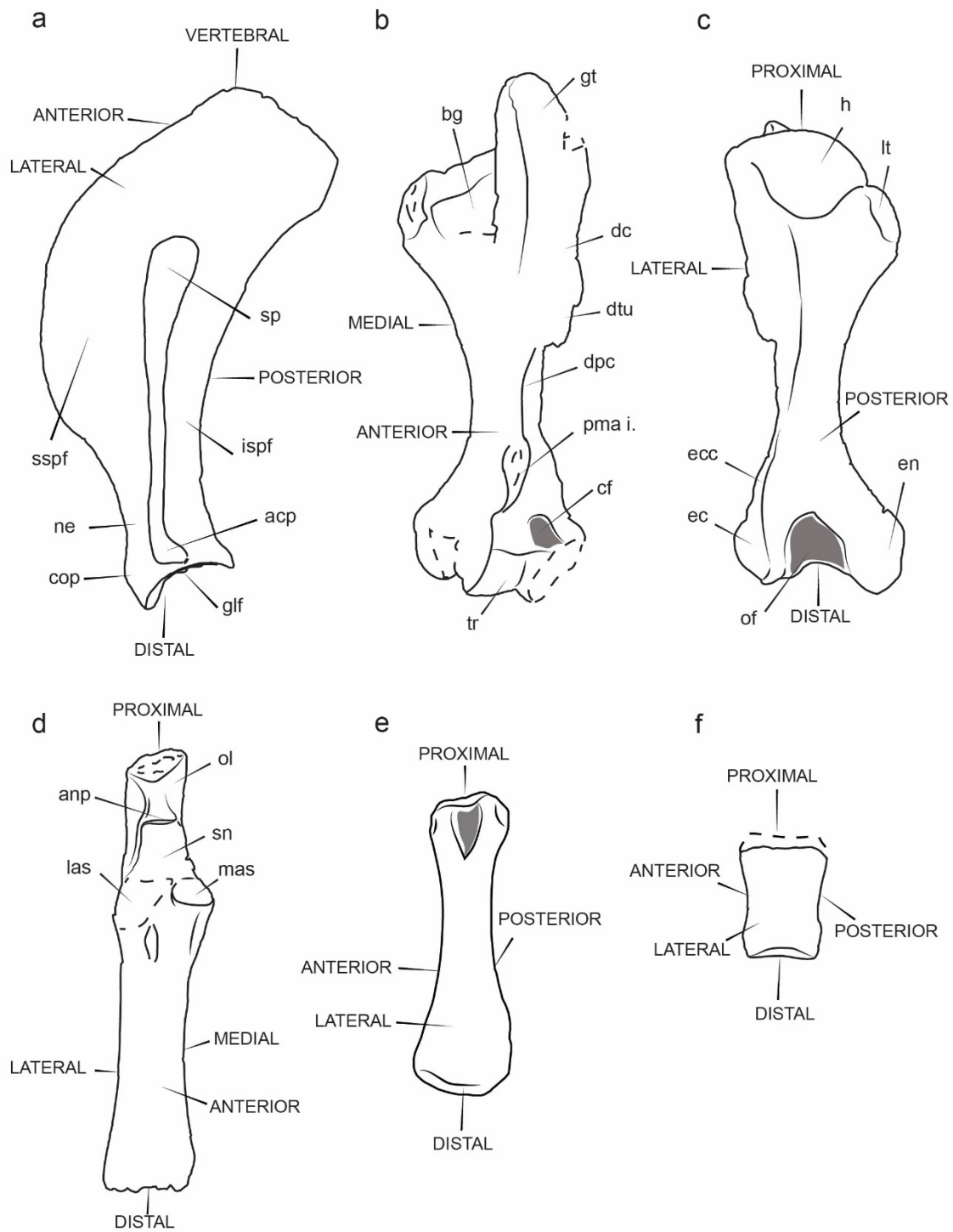
**Abreviaturas anatómicas (Fig. 2.13):** **acl**, fossa for the anterior cruciate ligament; **af**, acetabular fossa; **ap**, apex; **bs**, base; **fas**, femoral head articular surface; **fc**, fovea capitis; **ff**, femoral facet; **ic**, intertrochanteric crest; **ie**, iliopectineal eminence; **il**, ilium; **isch**, ischium;



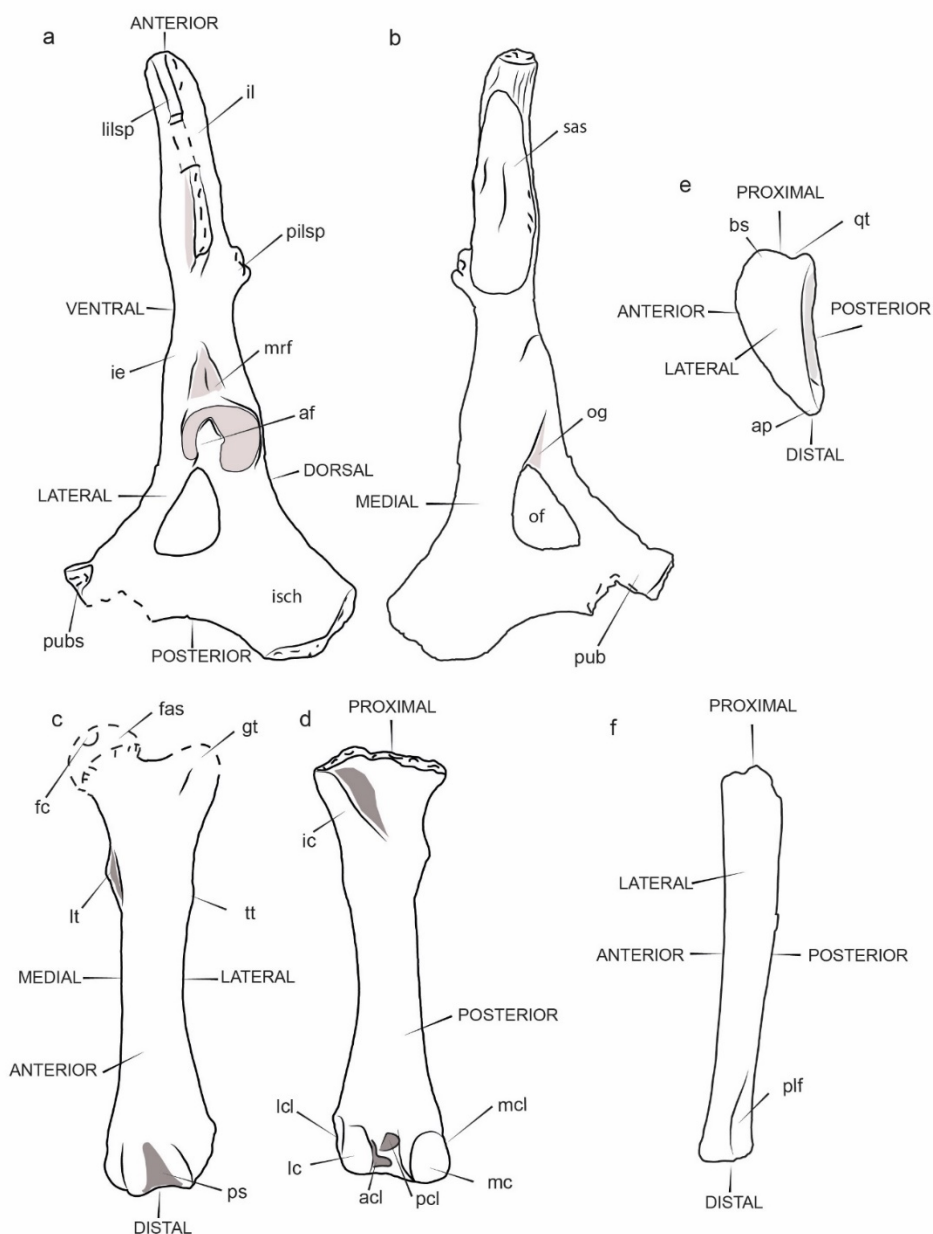
**Figura 2.11.** Dibujos interpretativos de vértebras y costillas de *Sobrarbesiren cardieli* con las abreviaturas anatómicas y los criterios de orientación utilizados en este estudio. **a**, Vértebra torácica (MPZ 2017/12) en vista anterior. **b**, Vértebra torácica (CS41-22) en vista lateral. **c**, Costilla (MPZ 2017/32) en vista posterior. **d**, Elemento esternal (CS41-229) en vista ventral.

**lc**, lateral condyle; **lcl**, fossa for the lateral collateral ligament; **lilsp**, lateral iliac spine; **lt**, lesser trochanter; **mc**, medial condyle; **mcl**, fossa for the medial collateral ligament; **mrff**, area for the insertion of the muscle rectus femoris; **of**, obturator foramen; **og**, obturator groove; **pcl**, fossa for the posterior cruciate ligament; **pf**, popliteal fossa; **pilsp**, posterior iliac spine; **plf**, *processus lateralis fibulae*; **pub**, pubis; **pubs**, pubic symphysis; **qt**, attachment area for the quadriceps tendon; **sas**, sacroiliac articulation surface; **tt**, third trochanter.





**Figura 2.12.** Dibujos interpretativos de los huesos de las extremidades anteriores de *Sobrarbesiren cardieli* con las abreviaciones anatómicas y los criterios de orientación utilizados en este estudio. **a**, Escápula izquierda (MPZ 2017/40) en vista lateral. **b-c**, Húmero izquierdo (MPZ 2017/44) en vista anterior (**b**) y posterior (**c**). **d**, Ulna derecha (MPZ 2017/46) en vista anterior. **e**, Metacarpo V izquierdo (CS41-472) en vista lateral. **f**, Falange (CS41-235) en vista lateral.



**Figura 2.13.** Dibujos interpretativos de los huesos de las extremidades posteriores de *Sobrarbesiren cardieli* con las abreviaturas anatómicas y los criterios de orientación utilizados en este estudio. **a-b**, Hemipelvis izquierda (MPZ 2017/47) en vista lateral (**a**) y medial (**b**). **c-d**, Fémur izquierdo (MPZ 2017/53) en vista anterior (**c**) y posterior (**d**) (cabeza femoral y trocánter mayor reconstruidos). **e**, Patela (MPZ 2017/51) en vista lateral. **f**, Fíbula izquierda (MPZ 2017/56) en vista lateral.

*Abreviaturas institucionales*

**BMNH** y **NHM**, Museo de Historia Natural, Londres (Reino Unido)

**NHMUK**, Colección de vertebrados fósiles, Museo de Historia Natural, Londres (Reino Unido)

**CGM**, Museo Geológico de El Cairo (Egipto)

**FCT/UNL**, Facultad de Ciencias y Tecnología, Universidad Nova de Lisboa (Portugal)

**GSP**, Servicio Geológico de Pakistán

**MÁFI**, Instituto Geológico y Geofísico de Budapest (Hungria)

**MNCN**, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid (España)

**MNHN**, Museo Nacional de Historia Natural, París (Francia)

**MGP**, Museo de Geología y Paleontología, Universidad de Padua (Italia)

**MGSB**, Museo geológico del seminario de Barcelona (España)

**ML**, Museo de Lourinha (Portugal)

**MPZ**, Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (España)

**MTM**, Museo de Historia Natural de Budapest (Hungria)

**RGHP**, Reserva Geológica de la Alta Provenza (Francia)

**SMNS**, Museo de Historia Natural de Berlín (Alemania)

**UPV/EHU**, Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea, Leioa (España)

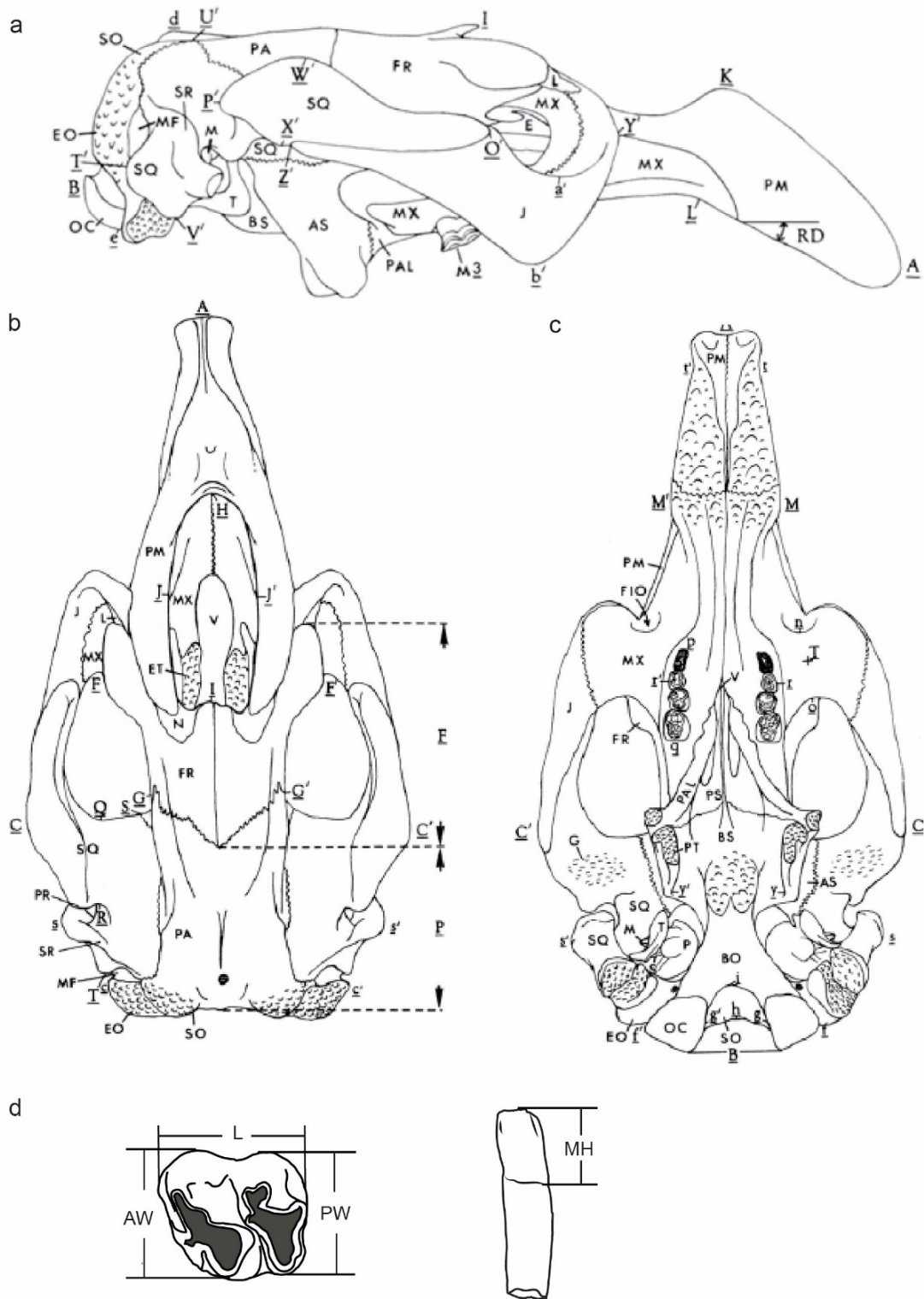
**USNM**, Museo Nacional de Historia Natural (Washington, Estados Unidos).

Para referir el material del yacimiento de CS-41 se han utilizado dos siglas diferentes: **MPZ**, para el material publicado y depositado en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza, y **CS-41- XX**, para los especímenes referidos en esta Tesis Doctoral, pero que no se han publicado formalmente.

### *Medidas*

Las medidas utilizadas en la descripción de *Sobrarbesiren* se basan en las propuestas por otros autores y se especifican en las figuras 2.14 a 2.17 y la **tabla 2.3**. Las medidas craneales son las establecidas por Domning (1978), ampliamente utilizadas en la literatura sobre sirenios fósiles (p. ej. Domning y Perversler, 2001; Sagne, 2001a; Zalmout y Gingerich, 2012, entre otros) y en las que se han ido añadiendo posteriormente (p. ej., Domning et al., 2017). Domning (1978) también establece medidas para los huesos del esqueleto postcranial. En esta Tesis Doctoral, sin embargo, se han utilizado las medidas propuestas por Zalmout y Gingerich (2012), dado que incluyen medidas de especial interés para los fósiles de sirenios del Eoceno, que no aparecen en la propuesta original de Domning (1978). Por ejemplo, en el caso de los húmeros, Zalmout y Gingerich (2012) tienen en cuenta la anchura del surco bicipital o las dimensiones de la fosa olecraneana, que no son contempladas por Domning (1978) y que son muy informativas en las faunas eocenas. Por otro lado, se proponen nuevas medidas para la fíbula y la patela (**Fig. 2.17**).





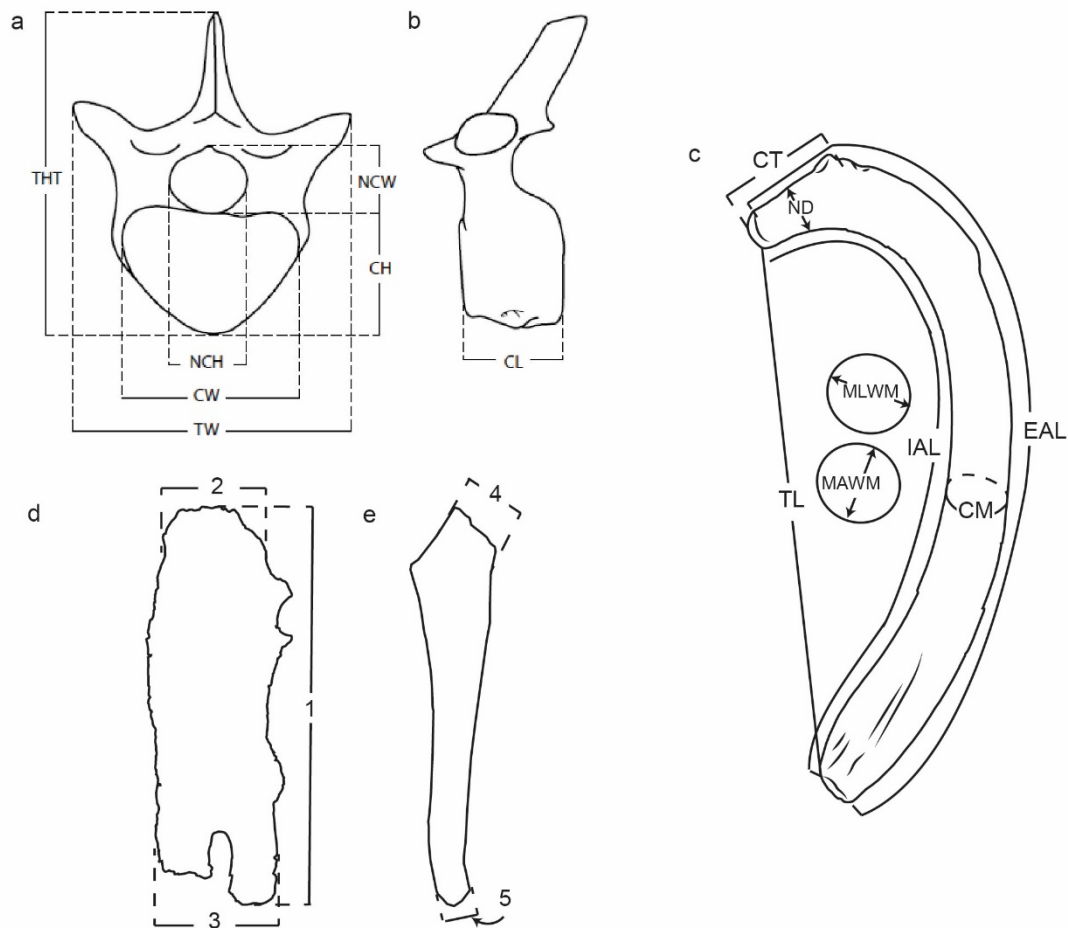
**Figura 2.14.** Claves para las medidas del cráneo y la dentición utilizadas en esta Memoria. **a-c,** Cráneo en vista lateral (a), dorsal (b) y ventral (c). **d,** Molar en vista oclusal e incisivo en vista labial. (a-c) Modificado de Domning (1978).

## CAPÍTULO 2

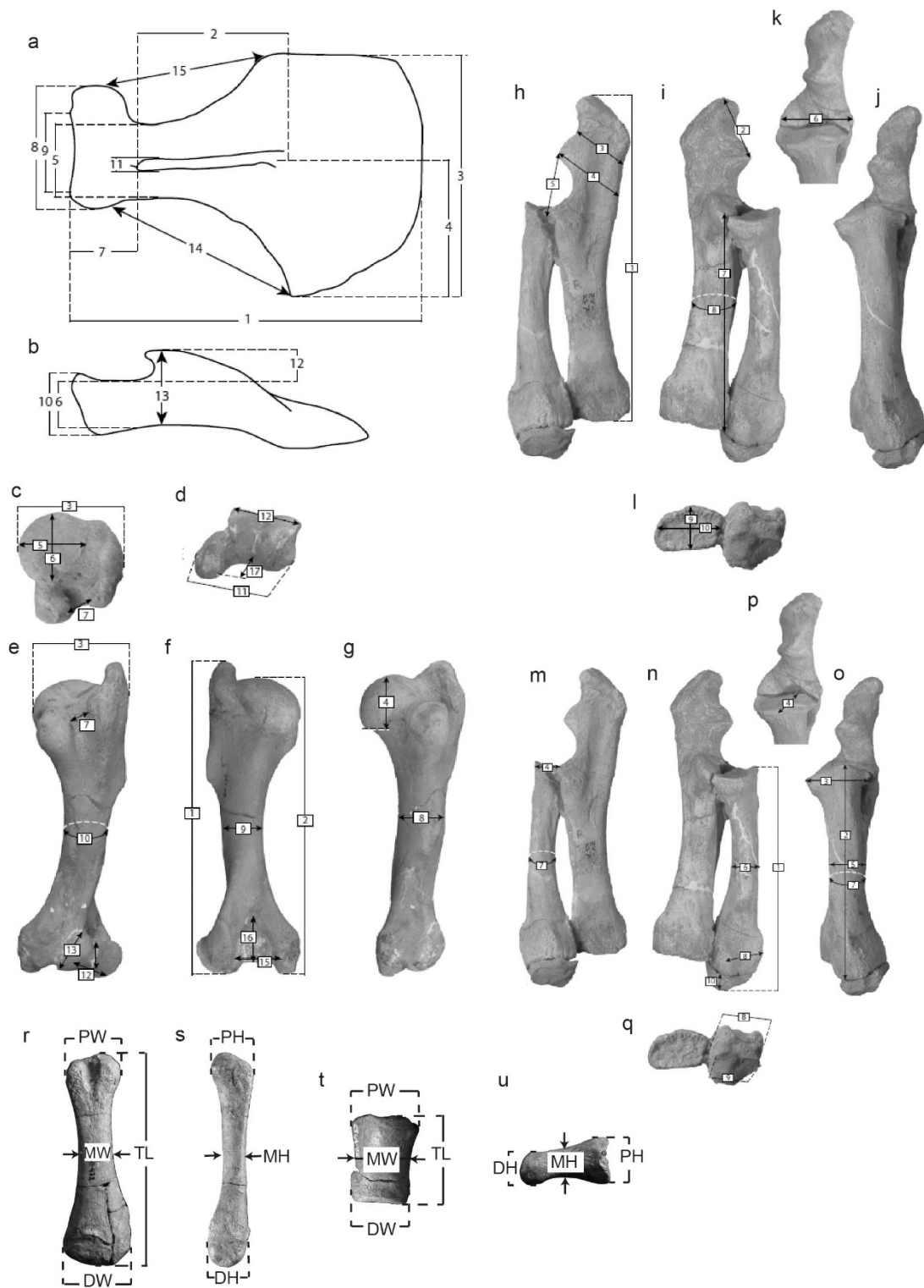
**Tabla 2.3.** Claves para las medidas craneales utilizadas en esta Tesis Doctoral. Modificado de Domning et al. (2017).

<b>Dimensions</b>	
<b>AB</b>	Condylbasal length
<b>Lpx</b>	Length of premaxilla
<b>ab</b>	Height of jugal below orbit
<b>AH</b>	Length of premaxillary symphysis
<b>BI</b>	Rear of occipital condyles to anterior end of interfrontal suture
<b>Bin</b>	Rear of occipital condyles to anterior end of internasal suture
<b>CC´</b>	Zygomatic breadth
<b>cc´</b>	Breadth across exoccipitals
<b>de</b>	Top of supraoccipital to ventral side of occipital condyles
<b>F</b>	Length of frontals—level of tips of supraorbital processes to frontoparietal suture
<b>FF´</b>	Breadth across supraorbital processes
<b>ff´</b>	Breadth across occipital condyles
<b>Hoc</b>	Height of occipital condyles
<b>Woc</b>	Width of occipital condyles
<b>GG´</b>	Breadth of cranium at frontoparietal suture
<b>gg´</b>	Width of foramen magnum
<b>HI</b>	Length of mesorostral fossa
<b>hi</b>	Height of foramen magnum
<b>JJ´</b>	Width of mesorostral fossa
<b>KL</b>	Maximum height of rostrum
<b>LFr</b>	Length of interfrontal suture
<b>MM´</b>	Posterior breadth of rostral masticating surface
<b>no</b>	Anteroposterior length of zygomatic-orbital bridge
<b>OP</b>	Length of zygomatic process of squamosal
<b>OT</b>	Anterior tip of zygomatic process to rear edge of squamosal below mastoid foramen
<b>P</b>	Length of parietals—frontoparietal suture to rear of external occipital protuberance
<b>Lin</b>	Length of internasal suture
<b>Ln</b>	Length of nasal
<b>Wn</b>	Width of nasal
<b>LFr+P+Lin</b>	Length of skull roof in midline
<b>Pmax</b>	Maximum length of parietals
<b>Wpmax</b>	Maximum width of parietals below level of roof
<b>Wpmin</b>	Minimum width of parietal roof below level of roof
<b>Pq</b>	Length of row of tooth alveoli DP <sup>5</sup> to M <sup>3</sup>
<b>QR</b>	Anteroposterior length of root of zygomatic process of squamosal
<b>rr´</b>	Maximum width between labial edges of left and right alveoli
<b>ST</b>	Length of cranial portion of squamosal
<b>ss´</b>	Breadth across sigmoid ridges of squamosal
<b>T</b>	Dorsoventral thickness of zygomatic orbital bridge
<b>tt´</b>	Anterior breadth of rostral masticating surface

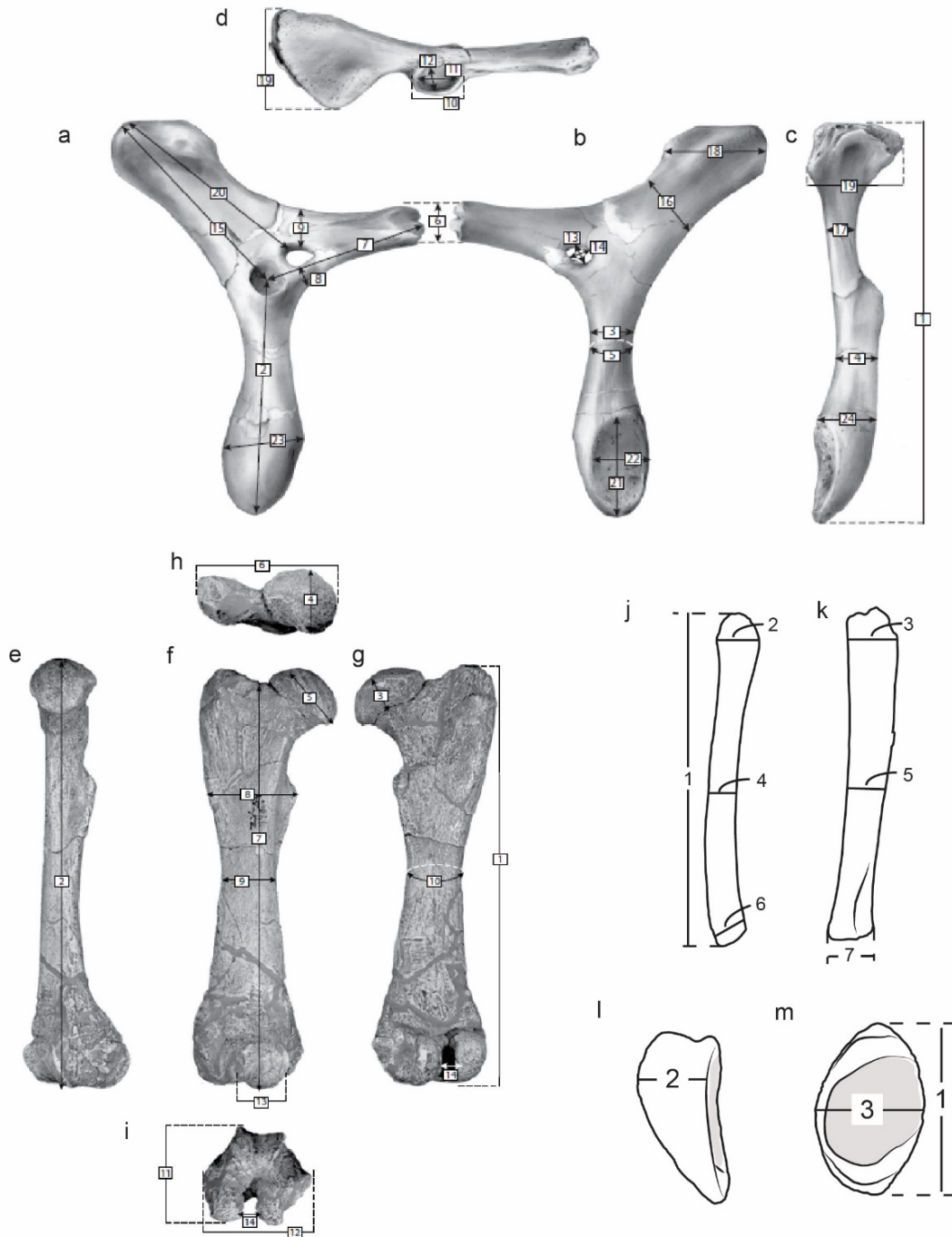
Dimensions	
UV	Height of posterior part of cranial portion of squamosal
WX	Dorsoventral breadth of zygomatic process
yy'	Maximum width between pterygoid processes
YZ	Length of jugal
Hso	Height of supraoccipital
Wso	Width of supraoccipital
W/H So	Ratio of width to height of supraoccipital
RD	Rostral deflection (degrees)
AnSO-P	Angle between supraoccipital and parietal



**Figura 2.15.** Claves para las medidas del esqueleto axial utilizadas en esta Tesis Doctoral. **a-b**, Vértebra en vista anterior (**a**) y lateral (**b**). **c**, Costilla en vista posterior. **d-e**, Elemento esternal en vista ventral (**d**) y lateral (**e**). (**a-b**) Modificado de Zalmout y Gingerich (2012).



**Figura 2.16.** Claves para las medidas de las extremidades anteriores utilizadas en esta Tesis Doctoral. **a-b**, Escápula en vista lateral (**a**) y posterior (**b**). **c-g**, Húmero en vista proximal (**c**), distal (**d**), anterior (**e**), posterior (**f**) y medial (**g**). **h-l**, Ulna en vista medial (**h**), lateral (**i**), anterior (**j-k**) y distal (**l**). **m-q**, Radio en vista medial (**m**), lateral (**n**), anterior (**l**), proximal (**o**) y distal (**q**). **r-s**, Metápodo en vista lateral (**r**) y posterior (**s**). **t-u**, Falange en vista lateral (**t**) y anterior (**u**). (**a-b**) Modificado de Zalmout y Gingerich (2012) después de Furusawa (1988). (**c-q**) Modificado de Zalmout y Gingerich (2012).



**Figura 2.17.** Claves para las medidas de las extremidades posteriores utilizadas en esta Tesis Doctoral. **a-d**, Hueso innominado en vista lateral (**a**), medial (**b**), dorsal (**c**) y posterior (**d**). **e-i**, Fémur en vista medial (**e**), anterior (**f**), posterior (**g**), proximal (**h**) y distal (**i**). **j-k**, Fíbula en vista anterior (**j**) y lateral (**k**). **l-m**, Patela en vista lateral (**l**) y posterior (**m**). (**a-i**) Modificado de Zalmout y Gingerich (2012).

*Criterios para determinar el estado ontogenético de los fósiles de Sobrarbesiren cardieli*

Los términos juvenil, subadulto y adulto son utilizados por numerosos autores para determinar el estado ontogenético relativo de individuos pertenecientes a especies de sirenios fósiles (p. ej., Bajpai y Domning, 1997; Domning y Pervesler, 2001; Vélez-Juarbe y Domning, 2014a; Vélez-Juarbe y Woods, 2019; Voß y Hampe, 2017). El estado adulto se establece cuando el individuo alcanza la madurez sexual, es decir, cuando adquiere la capacidad de reproducirse. El estudio de los órganos sexuales o los análisis hormonales permiten estimar la edad a la que los sirenios actuales alcanzan la madurez sexual (Amaral et al., 2018; Marsh et al., 2011 y referencias). No obstante, la edad a la que alcanzan esta madurez sexual no sólo varía entre las distintas especies de sirenios sino también entre individuos y poblaciones, y está sometida a cambios en el ambiente (Marsh et al., 2011).

Las estimaciones de la edad relativa de las especies fósiles se basan en criterios osteológicos establecidos a partir del estudio de especies actuales. Estos criterios se basan en la fusión de las suturas craneales de *Dugong dugon* y *Trichechus* spp., en los patrones de erupción y desgaste dental, o en la posición de los molares con respecto al arco cigomático (Hosson et al., 2009; Mitchell, 1973; Pocock, 1940; Sagne, 2001a). Los dos primeros criterios son ampliamente utilizados para estimar el estado ontogenético de las especies de sirenios fósiles (p. ej., Bajpai y Domning, 1997; Sagne, 2001a; Vélez-Juarbe y Domning, 2014a; Vélez-Juarbe y Woods, 2019; Voß y Hampe, 2017), mientras que el tercero se aplica con menos frecuencia (Sagne, 2001b; Voß et al., 2019a). A continuación, se exponen los criterios empleados en esta Tesis Doctoral:

- **Suturas craneales.** El criterio más aceptado para diferenciar el estado adulto del subadulto en sirenios es la obliteración de la sutura basisfenoides-basioccipital propuesta por Pocock (1940). Sagne (2001a) realiza una recopilación de las observaciones sobre la fusión de las suturas craneales propuestas por diferentes autores, a las que suma sus propias observaciones y elabora un esquema que se va a tener en cuenta en esta Tesis Doctoral (**Tabla 2.4, suturas craneales**). Estos patrones de fusión de las suturas craneales se basan en individuos actuales de dugongos, siendo distintos en los manatíes (Hosson et al., 2009; Sagne, 2001a).

- **Patrones de erupción y desgaste dental.** La erupción del M<sup>3</sup> se asocia con individuos subadultos en los que la sutura basisfenoides-basioccipital no está totalmente obliterada (Mitchel, 1973; Sagne, 2001a). Un fuerte desgaste en este molar indicaría un estado adulto.

- **Posición de los molares con respecto al arco cigomático.** Mitchel (1973) plantea que el borde posterior del proceso zigomático orbital se desplaza con respecto a los premolares y molares a lo largo del desarrollo ontogenético del individuo en *Dugong dugon*. Sagne (2001a) confirma la validez de ese criterio para los sirenios del Eoceno, de manera que el borde posterior del proceso zigomático orbital se sitúa al nivel del dP<sup>4+5</sup> o el M<sup>1</sup> en los individuos juveniles y adolescentes (subadultos) y al nivel del M<sup>2</sup> en los adultos.

Con respecto al esqueleto postcraneal, asociar huesos craneales y postcraneales de acuerdo con sus edades relativas en yacimientos de sirenios fósiles con esqueletos desarticulados de múltiples individuos, como es el caso del yacimiento de CS-41, es muy difícil. Además, son escasos los trabajos que relacionan los patrones de fusión de las suturas craneales o la erupción y desgaste dental con el proceso de fusión de los huesos del esqueleto postcraneal. No obstante, en esta Tesis Doctoral se han tenido en cuenta algunas consideraciones para determinar la edad relativa de los elementos postcraneales. La fusión de los arcos neurales y los cuerpos vertebrales comienza poco después de la erupción de la dentición de leche en mamíferos actuales y la fusión total se produce antes de que se cierre la sutura basisfenoides-basioccipital (Todd y Todd, 1938). Por lo tanto, los arcos neurales y cuerpos vertebrales de pequeño tamaño que no están fusionados se han asignado a individuos juveniles. En el caso de las costillas, se han atribuido a juveniles aquellas costillas que tienen un tamaño pequeño y un bajo grado de paquiostosis (Domning y Buffrénil, 1991).

**Tabla 2.4.** Terminología y principales criterios craneales y postcraneales para establecer el estado ontogenético relativo de los fósiles de sirenio del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41). Datos de las suturas craneales modificados de Sagne (2001a). Abreviaturas: **p-so**, sutura parietal-supraoccipital; **p-p**, sutura interparietal; **bs-pr**, sutura basisfenoides-preesfenoides; **fr-fr (po)**, sutura interfrontal posteriormente; **eo-bo**, sutura exoccipital-basioccipital; **bs-bo**, sutura basisfenoide-basioccipital; **eo-so**, sutura exoccipital-supraoccipital; **pr-pr**, sutura interpremaxilar.

	Nacimiento			INMADUROS			MADUROS		
	JUVENIL			ADOLESCENTE O SUBADULTO			ADULTO		
Suturas craneales	p-so	p-p	bs-pr	fr-fr (po)	eo-bo	bs-bo	eo-so	pr-pr	
Erupción dental				M <sup>3</sup> presente			M <sup>3</sup> muy desgastado		
Tamaño y fusión de las epífisis	Talla pequeña y carencias de epífisis			Talla grande y epífisis no fusionadas o parcialmente fusionadas			Epífisis proximal y distal fusionadas		
	Arcos neurales y vértebras sin fusionar			Arcos neural y cuerpo vertebral fusionados					

En cuanto a los huesos del esqueleto apendicular, habitualmente dentro de los mamíferos se considera que un hueso largo pertenece a un individuo adulto cuando las epífisis están fusionadas (Getty y Sisson, 1975). Sin embargo, este criterio es más ambiguo en sirenios actuales porque existe un retraso en la fusión de las epífisis con respecto a otros mamíferos, al menos en las extremidades anteriores (Sagne, 2001a). Existe, además, un gradiente próximo-distal de fusión de las epífisis, fusionando antes la escápula y el húmero que el resto de los huesos de la extremidad, siendo especialmente acusado en las epífisis de los huesos de las manos. Por lo tanto, el grado de fusión de la cintura escapular y el estilopodio son más

fiables para determinar la edad relativa de un individuo que los huesos del zeugopodio y el autopodio (Sagne, 2001a). La fusión entre el radio y la ulna también se considera un buen criterio de madurez del individuo (James, 1974; Sagne, 2001a). Es asumible que el mismo gradiente propuesto para los huesos de las extremidades anteriores tiene lugar en los huesos de las extremidades posteriores y así se ha aplicado en esta Tesis Doctoral. Sin embargo, dada la ausencia de huesos de esta parte del esqueleto en las especies actuales, este criterio debe ser tomado con cautela. Domning (1991) estudia el desarrollo ontogenético de huesos de las extremidades posteriores de sirenios, basado en los huesos pélvicos de *Dugong dugon*. Este autor observa que el ilion y el isquion están separados en individuos de 5 años o menores, las suturas son visibles en individuos entre 2,5 y 7 años, y las suturas están obliteradas en individuos mayores de 8 años. Marsh et al. (1984a, 1984b) establece que la edad mínima a la que *Dugong* alcanza la madurez sexual es a los 9 años. Así pues, de acuerdo con estas observaciones, la fusión de los huesos pélvicos tiene lugar poco antes de que el individuo sea sexualmente maduro.

Dado que en el yacimiento de CS-41 se ha identificado una única especie de sirenio, además del criterio de fusión de las epífisis de los huesos largos, también se ha tenido en cuenta su tamaño para determinar su estado ontogenético relativo. En base tanto a los criterios craneales como postcraneales expuestos, se han establecido tres categorías ontogenéticas para los fósiles de sirenio de este yacimiento: individuos juveniles, adolescentes o subadultos y adultos. Estos criterios se resumen en la **Tabla 2.4**.

#### 2.2.3.4. Análisis filogenético

Para realizar el análisis filogenético de *Sobrarbesiren* se utilizó la matriz de caracteres de Springer et al. (2015) y se publicó junto a la descripción del taxón (Díaz-Berenguer et al., 2018a). Tanto la codificación de los caracteres como los métodos detallados y resultados obtenidos se incluyen en el Capítulo 6 y en el **Anexo 4**.

#### 2.2.3.5. Paleoecología de *Sobrarbesiren cardieli*

El estudio paleoecológico de *Sobrarbesiren* se ha realizado desde distintos enfoques. Por un lado, se incluye el estudio de la morfología funcional de su esqueleto, principalmente centrado en las extremidades posteriores y, por otro lado, se ha realizado el estudio microanatómico de la pelvis y el fémur. Los resultados obtenidos están permitiendo entender aspectos sobre su hábitat y sus capacidades locomotoras. El estudio de la microanatomía de *Sobrarbesiren* se ha realizado en colaboración con la Dra. Alexandra Houssaye (Museo Nacional de Historia Natural de París) y se ha publicado en la revista *Journal of Mammalian Evolution* (Díaz-Berenguer et al., 2019). La metodología y los resultados obtenidos en este estudio se detallan en el Capítulo 7.



### 2.2.3.6. Inventariado de los yacimientos de vertebrados de la cuenca de Aínsa

Se ha realizado un inventario de los nuevos afloramientos con fósiles de vertebrados del Eoceno encontrados en la cuenca de Aínsa durante las prospecciones paleontológicas realizadas, para tener una idea sobre su potencial paleontológico, especialmente en fósiles de sirenios. Esto permitirá planificar los trabajos de campo e investigación de los próximos años, y priorizar los yacimientos con mayor interés científico y riqueza en fósiles. Toda esta información se puso en conocimiento del Geoparque Mundial de la Unesco Sobrarbe-Pirineos y de la Dirección General de Cultura y Patrimonio del Gobierno de Aragón para el seguimiento y protección de los yacimientos. En el **Anexo 5** se incluye una versión abreviada del catálogo de yacimientos de la cuenca de Aínsa, del que se han excluido datos como la localización exacta de los yacimientos, para cumplir con los requerimientos de privacidad exigidos por el departamento de patrimonio de la Diputación General de Aragón.

Para la catalogación de los yacimientos se diseñó una ficha técnica (**Tabla 2.5**) en la que se han incluido los siguientes apartados:

**a) Nombre del yacimiento/Abreviatura.**

**b) Localización geográfica.** Se especifica la población más cercana o el topónimo más próximo a la localización del yacimiento o punto fosilífero.

**Tabla 2.5.** Ficha técnica diseñada para la catalogación de los yacimientos paleontológicos de vertebrados del Eoceno de la cuenca de Aínsa.

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento /Abreviatura	
Localización geográfica	
Titularidad del terreno/Uso	
Localización geológica/Edad	
Listado faunístico	
Publicaciones	

**c) Titularidad del terreno/Uso.** Se informa sobre el estado del terreno en el que se localizan los fósiles según sean terrenos públicos o privados y el uso del suelo (suelo en desuso, explotación agrícola...). Estos datos han sido obtenidos del SIGPAC (Sistema de Información Geográfica de Parcelas Agrícolas) y de información facilitada por la Dirección General de Cultura y Patrimonio del Gobierno de Aragón.

## CAPÍTULO 2

**D) Localización geológica/Edad.** Se especifica la formación geológica en la que se encuentran los fósiles y la edad establecida para la misma de acuerdo con la bibliografía existente.

**E) Listado faunístico.** Se detallan los grupos taxonómicos a los que pertenecen los fósiles recuperados en cada uno de los puntos, o bien los fósiles cuya existencia se conocía con anterioridad.

**F) Publicaciones.** Para los yacimientos sobre los que ya se han realizado publicaciones científicas se ha añadido un apartado en el que se incluyen sus referencias



# MARCO GEOLÓGICO Y PALEOAMBIENTE

# 3

## *Contenido*

3.1. Marco geológico.....	61
3.1.1. Situación geográfica.....	61
3.1.2. Situación y contexto geológico.....	61
3.1.3. El yacimiento de CS-41.....	66
3.1.4. Otros yacimientos de vertebrados de la cuenca de Aínsa.....	70
3.2. Paleogeografía del Eoceno .....	72
3.2.1. Paleogeografía del dominio pirenaico durante el Eoceno .....	74
3.3. Asociación fósil y paleoambiente .....	75
3.3.1. La asociación fósil del yacimiento de CS-41 .....	76
3.3.1.1. “Peces” .....	77
3.3.1.2. Saurópsidos .....	78
3.3.1.3. Mamíferos .....	81
3.3.1.4. Otros restos fósiles .....	82
3.3.2. Inferencias paleoambientales.....	82

## CAPÍTULO 3

## 3.1. Marco geológico

### 3.1.1. Situación geográfica

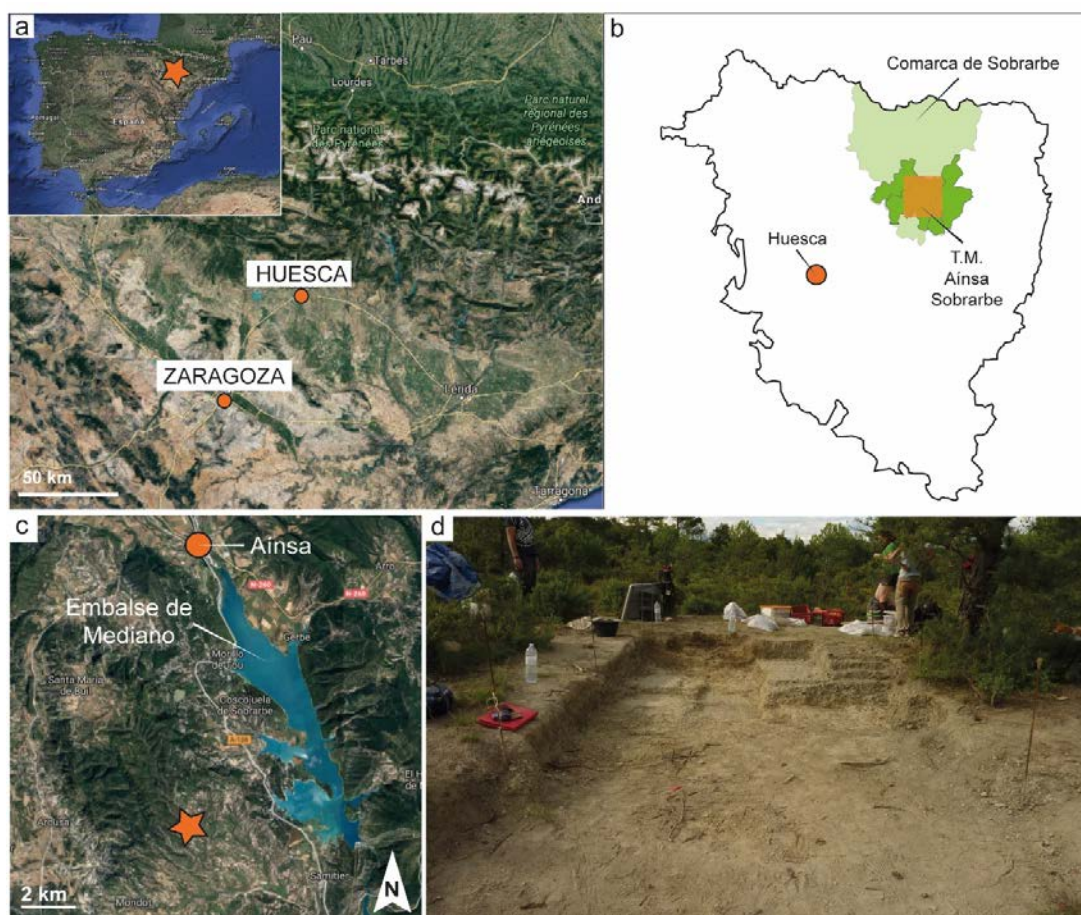
La Cordillera Pirenaica es una alineación montañosa rectilínea de dirección aproximada este-oeste, que se extiende desde el cabo de Creus hasta Galicia y actúa como frontera natural entre la península ibérica y Europa (Barnolas y Pujalte, 2004). En términos geográficos se divide en dos partes: los Pirineos y la Cordillera Cantábrica. Los fósiles de vertebrados estudiados en esta Tesis Doctoral proceden del área de los Pirineos, que se extiende de este a oeste desde el Golfo de Lion (Mar Mediterráneo) hasta el Golfo de Bizkaia (Océano Atlántico), a lo largo de 450 km, entre las comunidades autónomas de Cataluña, Aragón, Navarra y País Vasco.

Las investigaciones de esta Tesis Doctoral se han realizado en su totalidad en Aragón y concretamente en la provincia de Huesca (noreste de España) (**Fig. 3.1, a**). El área de estudio se localiza en la Comarca de Sobrarbe, al sur de los Pirineos, y abarca los términos municipales de Abizanda, Aínsa-Sobrarbe, Bârcabo, Boltaña, Fiscal y La Fueva (**Fig. 3.1, b**). La mayor parte de los fósiles estudiados proceden del yacimiento de Castejón de Sobrarbe (CS-41), situado en el término municipal de Aínsa-Sobrarbe, al sur de la Villa de Aínsa y al oeste del embalse de Mediano, cerca de la localidad que le da nombre (**Fig. 3.1, c y d**).

### 3.1.2. Situación y contexto geológico

La Cordillera Pirenaica es un orógeno de doble vergencia que se desarrolló durante la Orogenia Alpina por la colisión de la placa euroasiática con la placa africana (Barnolas y Pujalte, 2004). Esta colisión duró desde el Cretácico Superior hasta el Mioceno inferior (Barnolas y Gil-Peña, 2001). En la nomenclatura geológica, la división de la Cordillera Pirenaica en Pirineos y Cordillera Cantábrica no es un concepto tan generalizado como en términos geográficos, y la denominación de las distintas partes que componen este orógeno varía según los autores (Barnolas y Pujalte, 2004, figura 3.1). En esta Tesis Doctoral se utiliza Cordillera Pirenaica para toda esta cadena montañosa, con las subdivisiones Cordillera Cantábrica y Pirineos, cuyo límite es la falla de Pamplona (sensu Barnolas y Pujalte, 2004).

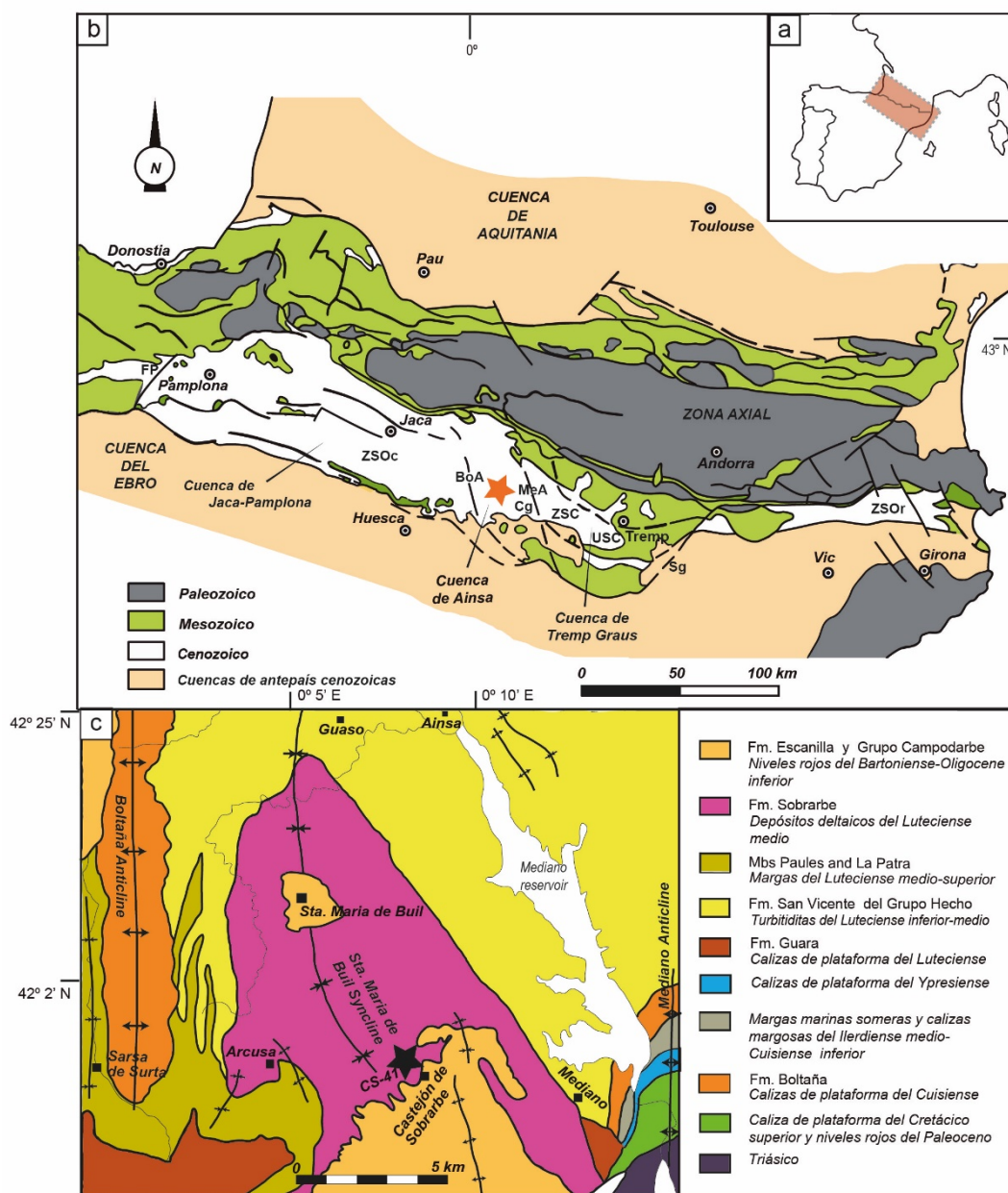
Durante el emplazamiento del orógeno pirenaico se formó una cuenca de antepaís en cada una de sus vertientes. Al norte de la zona axial, la Zona Norpirenaica, y al sur la Zona Surpirenaica (Barnolas y Pujalte, 2004). La Zona Surpirenaica queda delimitada al norte por la Falla Norpirenaica y al sur por el Frente de Cabalgamiento Surpirenaico, y se compone de materiales post-variscos de vergencia sur que componen la cobertera de la Zona Axial (Barnolas y Pujalte, 2004). La Zona Surpirenaica prevalece como una única cuenca hasta el Ilerdiense superior (Ypresiense, Eoceno inferior), pero, debido al emplazamiento de la Unidad Surpirenaica Central en el Cuisiense inferior (Ypresiense, Eoceno inferior), queda



**Figura 3.1.** **a**, Localización geográfica del área de estudio de esta Tesis Doctoral en la península ibérica, marcada con una estrella. Imágenes tomadas de Google maps. **b**, Mapa de provincia de Huesca. Términos municipales que abarca el área de estudio en color verde y cuadrado naranja marcando esta área. **c**, Localización del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41) marcado con una estrella naranja. Imagen tomada de Google maps. **d**, Vista general del yacimiento de CS-41. Fotografía: Ester Díaz-Berenguer.

dividida en dos subcuencas, cuenca Surpirenaica Oriental y Occidental (Barnolas y Gil-Peña, 2001). Éstas presentan características sedimentarias diferentes hasta el Bartonense (Eoceno medio), en el que se produce una transgresión generalizada con sistemas deposicionales simétricos en ambas cuencas (Barnolas y Gil-Peña, 2001). Siguiendo a Barnolas y Pujalte (2004), la Zona Surpirenaica se divide en tres subzonas de este a oeste: la Zona Surpirenaica Oriental (ZSO<sub>r</sub>), desde el Mediterráneo hasta la alineación estructural del Segre; la Zona Surpirenaica Central, limitada al este por el Segre y al oeste por el Valle del Cinca (cuena de Graus-Tremp); y la Zona Surpirenaica Occidental (ZSO<sub>c</sub>), cuyo límite oriental es la Unidad Surpirenaica Central y su límite occidental es la falla de Pamplona (cuena de Jaca-Pamplona) (**Fig. 3.2**).





**Figura 3.2.** Situación geológica del área de estudio. **a**, Localización del área en la península ibérica. **b**, Mapa geológico de los Pirineos. La estrella marca el área de estudio (modificado de Astibia et al., 2010). **c**, Mapa de la cuenca de Ainsa con la localización del yacimiento de CS-41 (modificado de Mochales et al., 2012). Abreviaturas: **BoA**, anticlinal de Boltaña; **Cg**, alineación estructural del Cinca; **FP**, falla de Pamplona; **MeA**, anticlinal de Mediano; **Sg**, alineación estructural del Segre; **USC**, Unidad Surpirenaica Central; **ZSC**, Zona Surpirenaica Central; **ZSOc**, Zona Surpirenaica Occidental; **ZSOe**, Zona Surpirenaica Oriental.

### Cuenca de Ainsa

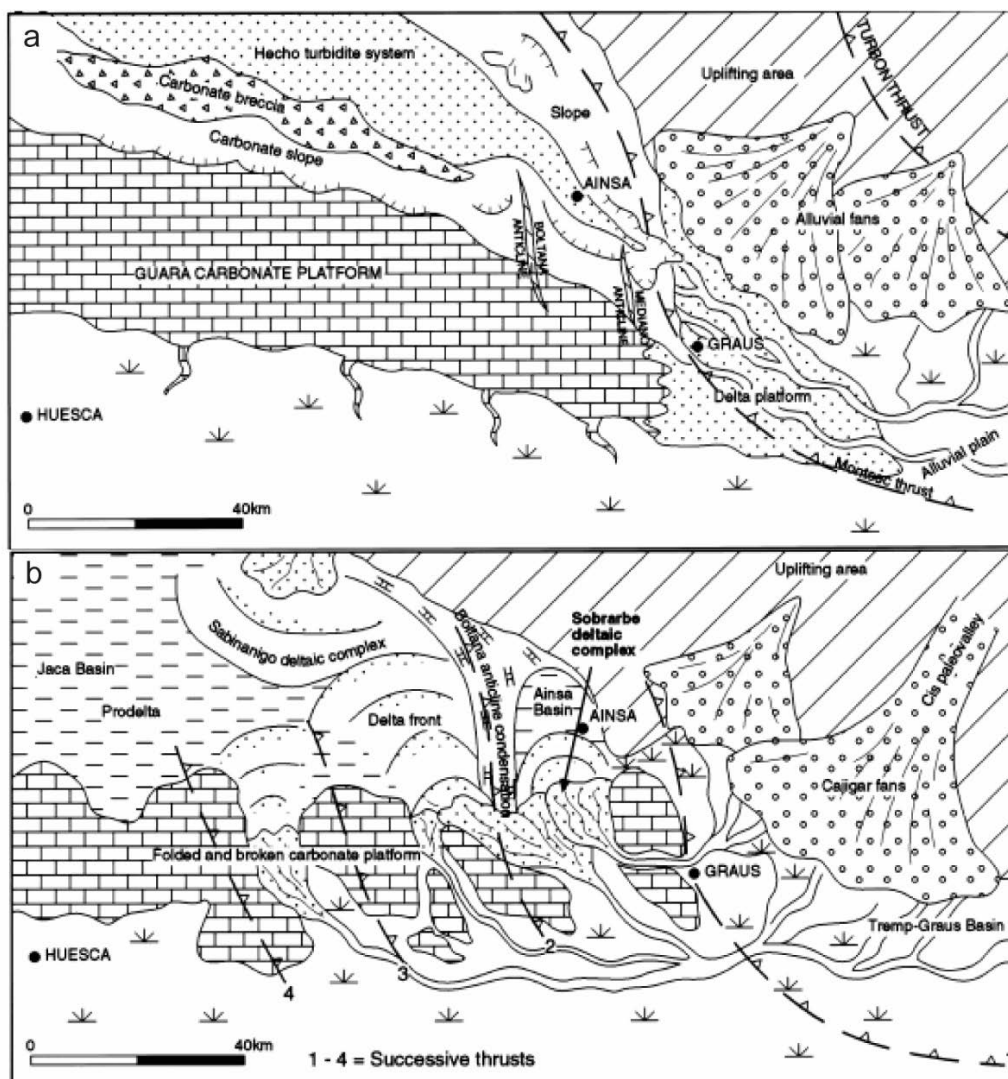
En este contexto tectonosedimentario se formó la cuenca de Ainsa durante el Eoceno inferior, como una cuenca de *foredeep* localizada al suroeste de la Unidad Surpirenaica Central, en el extremo este de la cuenca de Jaca-Pamplona (Dreyer et al., 1999; Mochales et al., 2012). Durante el Eoceno medio, esta cuenca funcionaba como una cuenca *piggy-back* incluida en el frente de cabalgamiento de Gabarnie-Sierras Exteriores que se desplazaba hacia el sur

(Mochales et al., 2012 y referencias). La cuenca de Aínsa tiene un tamaño aproximado de 25 km de ancho por 40 km de largo y se encuentra delimitada al oeste por el anticlinal de Boltaña y al este por el anticlinal de Mediano, ambos de dirección N-S (**Fig. 3.2**; Dreyer et al., 1999; Mateu-Vicens et al., 2012; Mochales et al., 2012).

La sedimentación Eocena de la cuenca de Aínsa abarca desde el Ypresiense (Eoceno inferior) hasta el Priaboniense (Eoceno superior) disponiéndose sobre un basamento de rocas del Cretácico Superior al Eoceno inferior, que se superpone sobre rocas triásicas (Mochales et al., 2012). Los materiales eocenos comienzan con la Fm. Calizas de Alveolinas de edad Illerdiense (Ypresiense, Eoceno inferior) que representa un episodio transgresivo generalizado en gran parte del ámbito pirenaico (Barnolas y Pujalte, 2004). Sobre la Fm. Calizas de Alveolinas se depositan las calizas margosas de las Fms. Millaris y Meltis y las limolitas y arenas de la Fm. Yeba de origen deltaico (Mochales et al., 2012 y referencias). La siguiente unidad son las areniscas y calizas arenosas bioclásticas de la Fm. Boltaña de edad Cuisiense (Ypresiense, Eoceno inferior). En el Luteciense (Eoceno medio) se depositan calizas de plataforma al sur de la cuenca (Fm. Guara), mientras que desde el norte se establece un sistema de turbiditas (Grupo Hecho; Barnolas y Teixell, 1994), y un sistema deltaico en la cuenca (Dreyer et al., 1999). Durante el Eoceno medio, la sedimentación en la cuenca de Aínsa evolucionó desde depósitos de rampa distal carbonatada y abanicos submarinos profundos (Fm. San Vicente, Miembros Las Paules y La Patra) a ambientes marinos someros en el Luteciense medio-superior (Fm. Sobrarbe) con el emplazamiento del Complejo Deltaico de Sobrarbe, seguido de una regresión durante el Luteciense superior-Bartoniense superior (Fm. Escanilla; Dreyer et al., 1999; Mochales et al., 2012). A lo largo de su desarrollo, el delta fue progradando hacia el norte/noroeste (**Fig. 3.3**), debido a la propagación sinsedimentaria de rampas laterales de cabalgamiento y anticlinales intracuenca (Mateu Vicens et al., 2012 y referencias). A partir del Luteciense superior (Eoceno medio) comienza la sedimentación fluvial representada por areniscas y conglomerados de tonos rojizos (Mb. Olson, Fm. Escanilla; Dreyer et al., 1999). El Delta de Sobrarbe era un delta dominado por procesos fluviales con influencia mareal durante momentos transgresivos (Ubeid, 2008).

Dreyer et al. (1999) define el Complejo Deltaico de Sobrarbe como una sucesión formada por la parte superior de la Fm. San Vicente, la Fm. Sobrarbe y la parte superior y media del Miembro Mondot de la Fm. Escanilla, debido a las interdigitaciones y las relaciones genéticas entre estas unidades. Dreyer y colaboradores (1999) identifican hasta cuatro secuencias de depósito separadas por regresiones a escala de cuenca y distinguen seis asociaciones de facies: 1) margas de plataforma y areniscas turbidíticas; 2) areniscas silíceas fuertemente bioturbadas de la parte distal del delta; 3) facies proximales de delta y llanuras deltaicas; 4) depósitos biogénicos en superficies de inundación; 5) zonas de colapso de sedimentos; y 6) barras de nummulítidos depositadas en ambientes marinos poco profundos. El modelo simplificado de la evolución de este complejo deltaico se compone de: facies de plataforma y turbiditas,





**Figura 3.3.** Reconstrucción paleogeográfica de la cuenca de Aínsa y alrededores durante la sedimentación del Complejo Deltaico de Sobrarbe para el Eoceno medio, en el Luteciense inferior (a) y en el Luteciense superior (b). Tomado de Dreyer et al. (1999).

que corresponde a la Fm. San Vicente; facies deltaicas (frente deltaico y llanura deltaica) de la Fm. Sobrarbe; y facies de llanura aluvial de la Fm. Escanilla.

Dentro de este marco geológico, los fósiles estudiados en esta Tesis Doctoral proceden de la Fm. Sobrarbe. Esta formación aflora a lo largo de una gran extensión en la cuenca de Aínsa desde Almazorre hasta Santa María de Buil (**Fig. 3.2.**). Al sur de la cuenca tiene un espesor de 200-250 metros, mientras que hacia el norte su potencia disminuye hasta los 80 metros de potencia (Razin et al., 2008). La transición entre las unidades infrayacentes y la Fm. Sobrarbe está marcada por un fino nivel anóxico de margas oscuras (Mochales et al., 2012 y referencias). De manera simplificada, la parte inferior de esta formación se compone de areniscas masivas arcillosas y carbonatadas con equinodermos, moluscos bivalvos y bancos de nummúlidos, interpretados como facies de frente deltaico, y areniscas de grano grueso

con laminación de paralela a oblicua, interpretadas como barras de desembocadura, mientras que la parte superior está formada por una alternancia de margas limolíticas y limos de grises a tonos marrones con areniscas bioturbadas, interpretadas como facies de llanura deltaica, que se suceden en dirección sureste-noreste y en la vertical (Razin et al., 2008).

La Fm. Sobrarbe tiene una edad Luteciense medio (Eoceno medio) en base a datos magnetoestratigráficos correlacionados con biozonaciones de macroforaminíferos. Se sitúa al comienzo del cron 19 inverso que se correlaciona con la biozona SBZ15 (Mochales et al., 2012). El límite inferior de la biozona SBZ15 (Luteciense medio 2) se sitúa en la parte superior del Cron normal 20, y su límite superior en la parte baja del Cron 19 inverso, y está definida por la presencia de *Alveolina prorecta*, *Nummulites sordensis*, *N. crassus*, *N. millicaput*, *N. taverletensis*, *N. crusafonti* y *Orbitochypens douvillei chudeaui* (Serra-Kiel et al., 1998).

### 3.1.3. El yacimiento de CS-41

El yacimiento Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41) se sitúa en la parte superior de la Fm. Sobrarbe.

#### La sección de CS-41

El perfil de CS-41 abarca la parte superior de la Fm. Sobrarbe, desde el último complejo de barras de desembocadura del frente deltaico hasta las facies de llanura deltaica infrayacentes al contacto con la Fm. Escanilla, que no aflora en esta sección (**Fig. 3.4**). Este perfil, de 50 metros de potencia, está compuesto por una alternancia de areniscas, margas, limolitas y lutitas en sucesión granodecreciente.

La sección de CS-41 se divide en 3 intervalos de acuerdo con las facies predominantes. Por encima de un nivel de 3 metros de margas, se dispone el intervalo inferior (metros 3 a 12). Este intervalo se compone principalmente de areniscas de grano grueso con intercalaciones de limos y margas de coloración azulada (**Figs. 3.4 y 3.5, a**). Los cuerpos de areniscas presentan estratificación cruzada, aunque en la base de este intervalo aparece una única capa de estratificación cruzada sigmoidal. A techo de esta sucesión aparecen galerías verticales, ausentes en el resto del intervalo. Los fósiles corporales se restringen a un fino nivel de microconglomerados poco seleccionados con valvas completas de bivalvos ostreídos.

El intervalo medio (metros 12 a 21) se compone de niveles de margas grises-azuladas, areniscas de grano grueso con estratificación cruzada y limolitas (**Fig. 3.4**). En la parte inferior de este intervalo dominan las margas grises-azuladas, parcialmente cubiertas. En la parte media las margas pasan a ser limolitas bioturbadas, que presentan una laminación bien desarrollada hacia techo. En la parte superior del intervalo aparece un nivel de areniscas de grano grueso. Este cuerpo de areniscas es discontinuo lateralmente y se va estrechando, pasando de una potencia de 3 metros a 1. Las bioturbaciones son abundantes

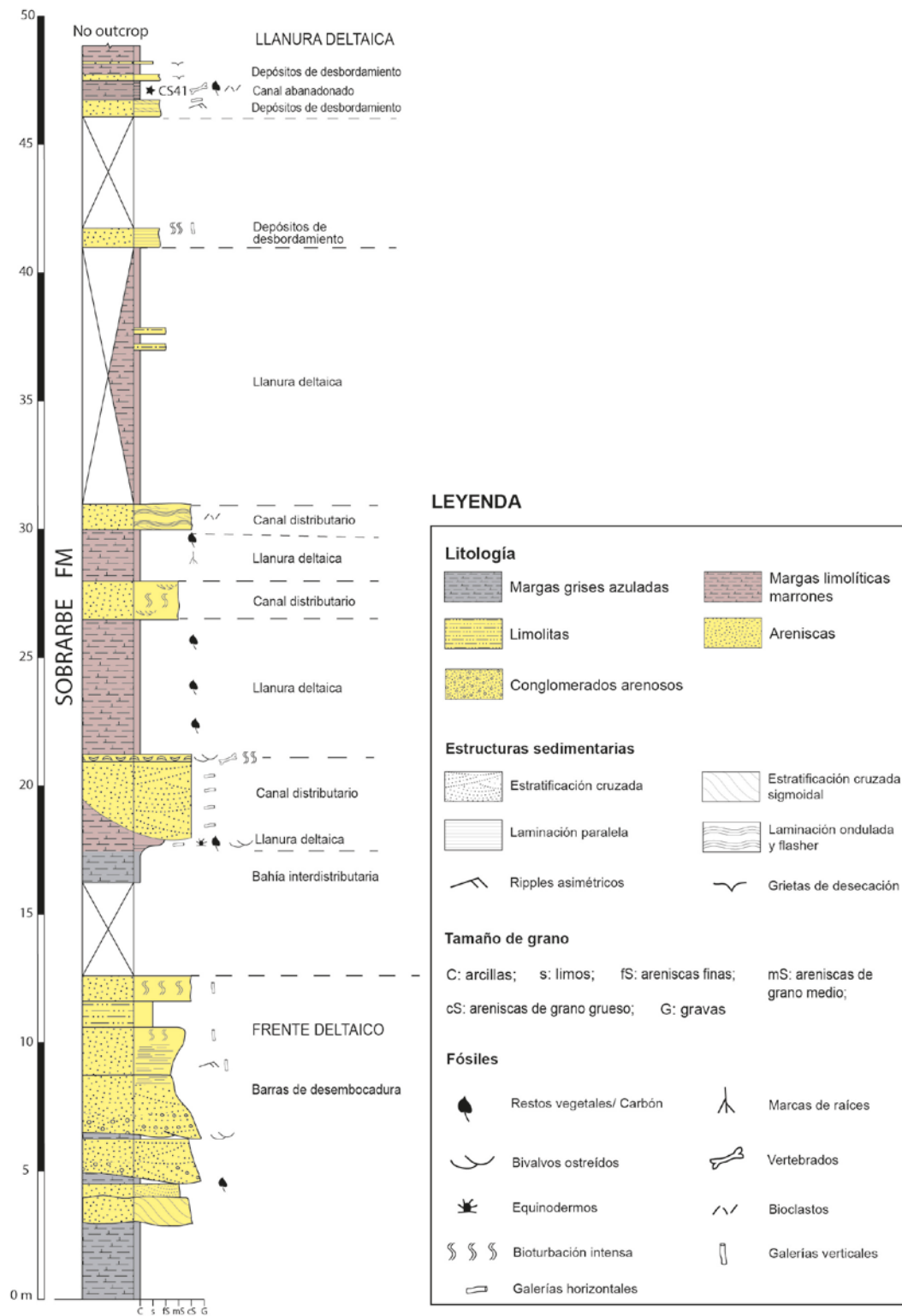


Figura 3.4. Columna estratigráfica de la sección de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41). Modificado de Moreno-Azanza et al. (aceptado).

y consisten en galerías verticales, horizontales y en forma de U. En la base y el techo de este nivel de areniscas se observan abundantes fósiles corporales de bivalvos y equinodermos. A techo de este intervalo aparecen restos aislados de vertebrados, posiblemente pertenecientes a mamíferos sirenios (**Figs. 3.4 y 3.5, b**).

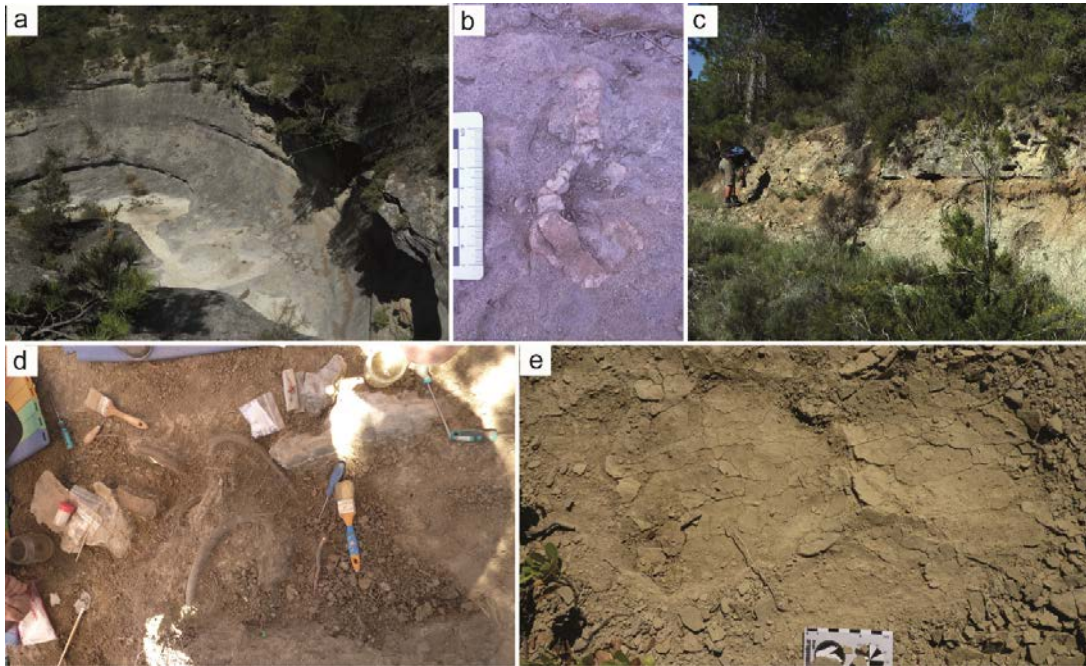
El intervalo superior (metros 21 a 49) se compone de facies de grano fino, en las que dominan las margas limolíticas marrones intercaladas con areniscas de grano medio a fino (**Figs. 3.4 y 3.5, c**). Las margas limolíticas varían de parcialmente laminadas, sin estructura, a moteadas con bioturbaciones de raíces. En los niveles de areniscas aparecen paquetes de grano medio y paquetes de grano fino. Las areniscas de grano medio están organizadas en capas de 1 metro de espesor con estratificación cruzada, aunque en ocasiones la estratificación está enmascarada por bioturbaciones. También se observa estratificación *wavy*. Las areniscas de grano fino y los limos aparecen como capas de menos de 1 metro de potencia con poca bioturbación. Estos niveles presentan laminación paralela y ocasionalmente estratificación cruzada o laminación en *ripples*. En la parte superior del intervalo, se observan grietas de desecación a techo de las capas de arenisca fina (**Fig. 3.5, e**).

El yacimiento de CS-41 se localiza a techo del intervalo superior, un metro por debajo de las facies que presentan grietas de desecación. Los fósiles de vertebrados aparecen en un nivel masivo de 79 centímetros de espesor, de margas limolíticas de color marrón, situado por encima de un nivel de areniscas finas laminadas (**Fig. 3.5, d**). La acumulación de fósiles de vertebrados tiene una extensión de aproximadamente 1 metro de ancho por 6 metros de largo, aunque su anchura varía longitudinalmente y describe un sigmoide (Capítulo Tafonomía, **Fig. 4.3**). Los fósiles se depositaron sobre un nivel irregular y pseudocanaliforme. La parte inferior del depósito presenta pequeños sets irregulares de estratificación cruzada, perpendicular a la dirección principal del canal, entre los que se superponen láminas de carbón irregulares milimétricas. Sobre este nivel se deposita la mayor parte de la acumulación de huesos, aunque también aparecen fósiles entre los sets de manera aislada. Esta acumulación incluye restos de macro y microfósiles, y escasos litoclastos blandos de color blanquecino. Lateralmente, el nivel de huesos pasa a unas margas limolíticas marrones poco laminadas con escasos fósiles. La parte superior de este nivel está erosionada, por lo que no se conserva.

### Interpretación sedimentológica de la sección de CS-41

La secuencia general de la sección de CS-41 corresponde a un ambiente deltaico y representa un único pulso regresivo. La tendencia granodecreciente observada evidencia la transición desde un ambiente de alta energía en el frente deltaico a un ambiente de baja energía en la llanura deltaica (**Fig. 3.4**) (Moreno-Azanza et al., aceptado).

El intervalo inferior corresponde a un complejo de barras de desembocadura del frente deltaico. La abundancia de areniscas de grano grueso indica que se depositaron en un ambiente de alta energía. Los cuerpos de arenisca individuales con una gradación positiva



**Figura 3.5.** Fotografías de campo en la sección de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41). **a**, Paquetes de areniscas de grano grueso del intervalo inferior. **b**, Restos aislados de vertebrados a techo de las areniscas del intervalo medio. **c**, Niveles de margas limolíticas marrones y areniscas de grano fino del intervalo superior. **d**, Acumulación de huesos en las margas limolíticas marrones del yacimiento de CS-41. **e**, Nivel de areniscas de grano fino con grietas de desecación a techo de la sección. Fotografías: Ester Díaz Berenguer y Miguel Moreno Azanza.

han sido interpretados como depósitos de flujos en masa, relacionados con inundaciones (Mutti et al., 1996; Ubeid, 2008). La presencia de estratificación cruzada sigmoidal puede interpretarse como una acreción lateral en la desembocadura de un canal (Ubeid, 2008). Los cuerpos de arena que componen este intervalo pueden seguirse varios cientos de metros en el campo. La ocurrencia de estas areniscas intercaladas con margas grises y limolitas, la presencia de invertebrados marinos, así como la secuencia en sí misma (cuerpos de arena sin estructura con fauna marina ubicados bajo la sección descrita) justifica la definición de este intervalo como un complejo de barras de desembocadura (Dreyer et al., 1999; Ubeid, 2008).

La parte media de la sección representa la transición del frente deltaico a un ambiente menos energético en la llanura deltaica. Las margas grises azuladas que aparecen en la parte inferior de este intervalo representan una bahía interdistributaria. El color oscuro de las margas evidencia un ambiente poco drenado en un área submareal a intermareal. Los cuerpos de areniscas representan un canal distributivo. Esta interpretación se basa en la forma de los cuerpos (que se adelgazan lateralmente y son discontinuos) y en la presencia de fósiles marinos en la base y el techo de las areniscas.

El intervalo superior representa una asociación de facies de llanura deltaica. Las margas limolíticas marrones predominantes representan desbordamientos en un ambiente

moderadamente drenado. Las areniscas de grano medio se han interpretado como canales distributarios intermareales debido a la presencia de estructuras sedimentarias relacionadas con mareas (laminación ondulada) y bioclastos. Las areniscas de grano fino y los limos laminados se interpretan como depósitos de abanico de derrame (*crevasse splay*). Asociaciones de facies similares han sido descritas por Dreyer et al. (1999) y Ubeid (2008) en otras secciones del Complejo Deltaico de Sobrarbe. Por lo tanto, el yacimiento de CS-41 se depositó en el contexto de estas facies de llanura deltaica.

CS-41 se ha interpretado como el relleno de un canal distributivo abandonado durante un único evento de acumulación. Este ambiente recibiría sedimentos desde las áreas supramareal, intermareal y submareal, así como sedimentos fluviales. La ausencia de arenas en el relleno del canal contrasta con la abundancia de restos de macrovertebrados desarticulados, los cuales se depositaron cuando la capacidad de carga del flujo que los transportaba era aún capaz de transportar granos de arena fuera del ambiente deposicional. Para la interpretación de la formación de la asociación fósil de vertebrados del yacimiento de CS-41 véase el Capítulo de Tafonomía.

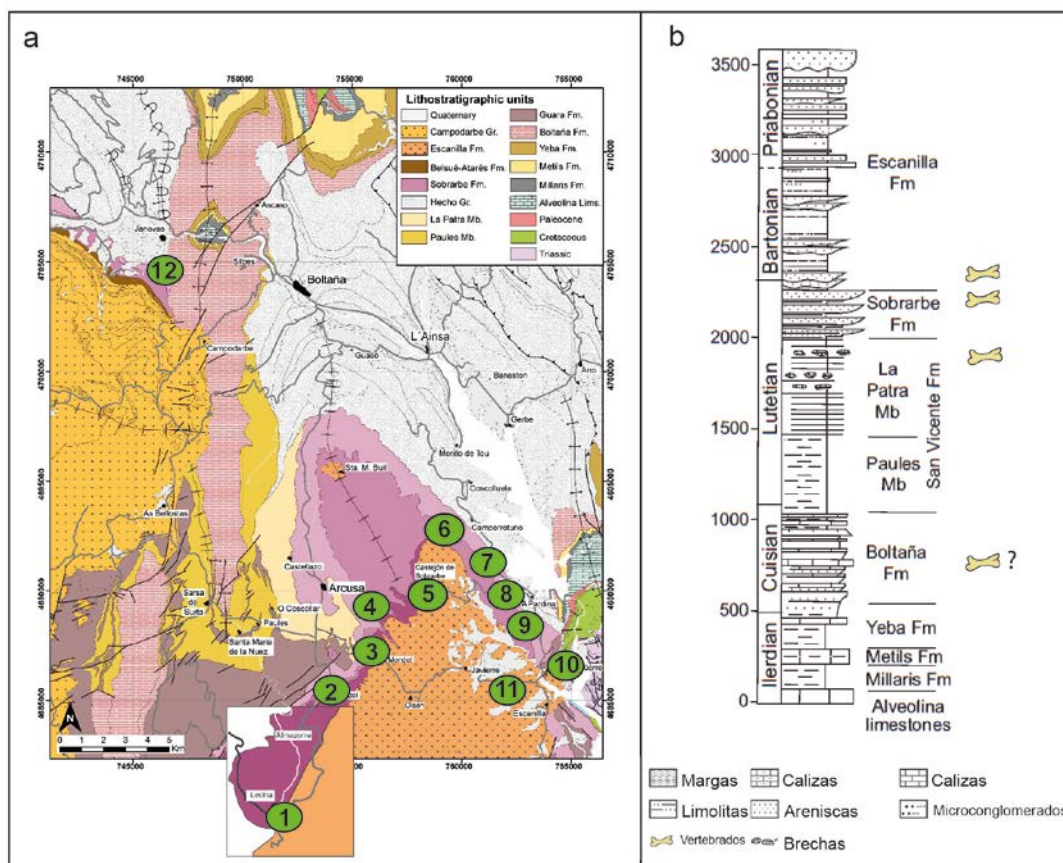
#### 3.1.4. Otros yacimientos de vertebrados de la cuenca de Aínsa

Además del yacimiento de CS-41, en la cuenca de Aínsa existen otras localizaciones con fósiles de vertebrados del Eoceno. Casi todos ellos se localizan en la Fm. Sobrarbe (**Fig. 3.6, a**), de acuerdo con las cartografías existentes (Dreyer et al., 1999; Mochales et al., 2012), pero también existen afloramientos con fósiles de vertebrados en la Fm. San Vicente y la Fm. Escanilla, y probablemente en el Grupo Hecho. Todos estos puntos fosilíferos de la cuenca de Aínsa se han agrupado en 12 áreas (**Fig. 3.6**): 1) Área Río Vero; 2) Área Eripol; 3) Área Mondot; 4) Área San Hipólito; 5) Área Castejón de Sobrarbe; 6) Área Camporrotuno; 7) Área La Pardina Norte; 8) Área La Pardina Sur; 9) Área Samitier; 10) Área Mesón de Ligüerre; 11) Área Barranco Cajigar y 12) Área Jánovas (**Fig. 3.6, a**). Un catálogo detallado de estos puntos fosilíferos se incluye en el **Anexo 5**.

#### Fm. Boltaña - Grupo Hecho?

En el flanco oeste del anticlinal de Boltaña y cerca de la localidad de Jánovas (Área 12, **Fig. 3.6, a**) existe un único punto con fósiles de vertebrados en el que se recuperó un esqueleto parcial articulado de un sirenio. El fósil preserva parte de la serie vertebral, las costillas y un húmero. Este material se encontró embebido en un bloque caído de matriz calcárea, junto con restos de invertebrados y dientes de condriictios. El bloque, ahora partido en dos fragmentos, se recuperó en el año 2012 con el apoyo y financiación del Geoparque Mundial de la Unesco Sobrarbe-Pirineos y la Diputación General de Aragón. Un estudio





**Figura 3.6. a,** Localización de las distintas áreas con fósiles en la cuenca de Aínsa (modificado de Mochales, 2011). **1)** Área Río Vero; **2)** Área Eripol; **3)** Área Mondot; **4)** Área San Hipólito; **5)** Área Castejón de Sobrarbe; **6)** Área Camporrotuno; **7)** Área La Pardina Norte; **8)** Área La Pardina Sur; **9)** Área Samitier; **10)** Área Mesón de Ligüerre; **11)** Área Barranco Cajigar y **12)** Área Jánovas. **b,** Columna estratigráfica simplificada de las formaciones del Eoceno que afloran en la cuenca de Aínsa, con la localización de los niveles con fósiles de vertebrados (modificado de Mochales, 2010).

estratigráfico y sedimentológico de detalle es necesario para determinar el nivel y formación de procedencia de este bloque. Gagnaison et al. (2016) proponen que el bloque procede de la Fm. Boltaña, de edad Ypresiense superior-Luteciense inferior (Eoceno inferior-Eoceno medio). Sin embargo, por el momento, no se descarta que pertenezca al Grupo Hecho (incorrectamente referido a la parte inferior de la Fm. Sobrarbe en Díaz-Berenguer et al., 2017b, 2018b).

### Fm. San Vicente

En la parte alta de la Fm. San Vicente existe un único punto fosilífero en el que se han identificado restos postcraneales (costillas y vértebras) de mamíferos sirenios (Área 10, **Fig. 3.6, a**). Los fósiles aparecen en una matriz caliza con abundantes nummulítidos. Estos niveles calizos, de poca potencia, aparecen intercalados en niveles de lutitas de potencia métrica con abundantes restos de gasterópodos, equinodermos y galerías de invertebrados. Se han interpretado como depósitos de rampa distal, por lo que probablemente se trata de



carcasas arrastradas desde zonas más someras. De acuerdo con Mochales et al. (2012), la Fm. San Vicente tiene una edad Luteciense medio (Eoceno medio).

### **Fm. Sobrarbe**

Los yacimientos de vertebrados localizados en la Fm. Sobrarbe (Áreas 1 a 9, **Fig. 3.6, a y b**) aparecen en niveles de margas limolíticas marrones de potencia métrica que alternan con niveles de areniscas decimétricos con restos de moluscos bivalvos. Estos niveles se concentran en la parte alta de la formación, cerca del contacto con la Fm. Escanilla. Las facies observadas son similares a las estudiadas en el yacimiento de CS-41, interpretadas como facies de llanura deltaica, por lo que se asume un ambiente de depósito similar para el resto de los afloramientos con fósiles de vertebrados encontrados en la Fm. Sobrarbe y una edad Luteciense medio (Eoceno medio). Los fósiles identificados comprenden abundantes testudinos, crocodilios, sirenios, una mandíbula de un perisodáctilo lofidóntido, y restos postcraneales de mamíferos terrestres indeterminados.

### **Fm. Escanilla**

La existencia de fósiles de vertebrados en la Fm. Escanilla ya fue puesta de manifiesto por Pérez-García et al. (2013). Los fósiles localizados en el Área 11 (Barranco Cajigar) aparecen en paquetes de areniscas y conglomerados de facies aluviales de la base de esta formación (**Fig. 3.6, a y b**), por lo que probablemente se trata de fauna terrestre. Los fósiles consisten en restos aislados de testudinos y crocodilios de edad Luteciense superior-Priaboniense medio (Eoceno medio-Eoceno superior), de acuerdo con las dataciones de Mochales et al. (2012).

Hasta la fecha, de todos los puntos fosilíferos mencionados en la **Figura 3.6**, sólo se ha excavado el yacimiento de CS-41 en el que se ha descrito el primer sirenio cuadrúpedo de Eurasia, *Sobrarbesiren cardieli* (Díaz-Berenguer et al., 2018a), cuyo estudio paleobiológico es objeto de esta Tesis Doctoral.

## **3.2. Paleogeografía del Eoceno**

La paleogeografía del Eoceno refleja la continuación de la apertura del Atlántico y la Orogenia Alpina. En el Eoceno inferior comienza la fragmentación de Laurasia al separarse Groenlandia de Eurasia por la expansión del noreste del Atlántico, y la extensión de la cuenca Euroasiática hacia el océano Ártico, que se encuentra en expansión (Torsvik y Cocks, 2017). El Océano Tetis, que separaba los continentes del norte del planeta (América del Norte y Eurasia) de los del sur (América del Sur, África, India, Australia y Antártica) durante el Mesozoico, comienza a desaparecer en el Paleógeno durante la Orogenia Alpina (Ricou, 1994). El proceso de cierre de la zona este del Tetis empieza en el Eoceno inferior, debido a la aproximación del subcontinente de la India a la placa Euroasiática, que como resultado

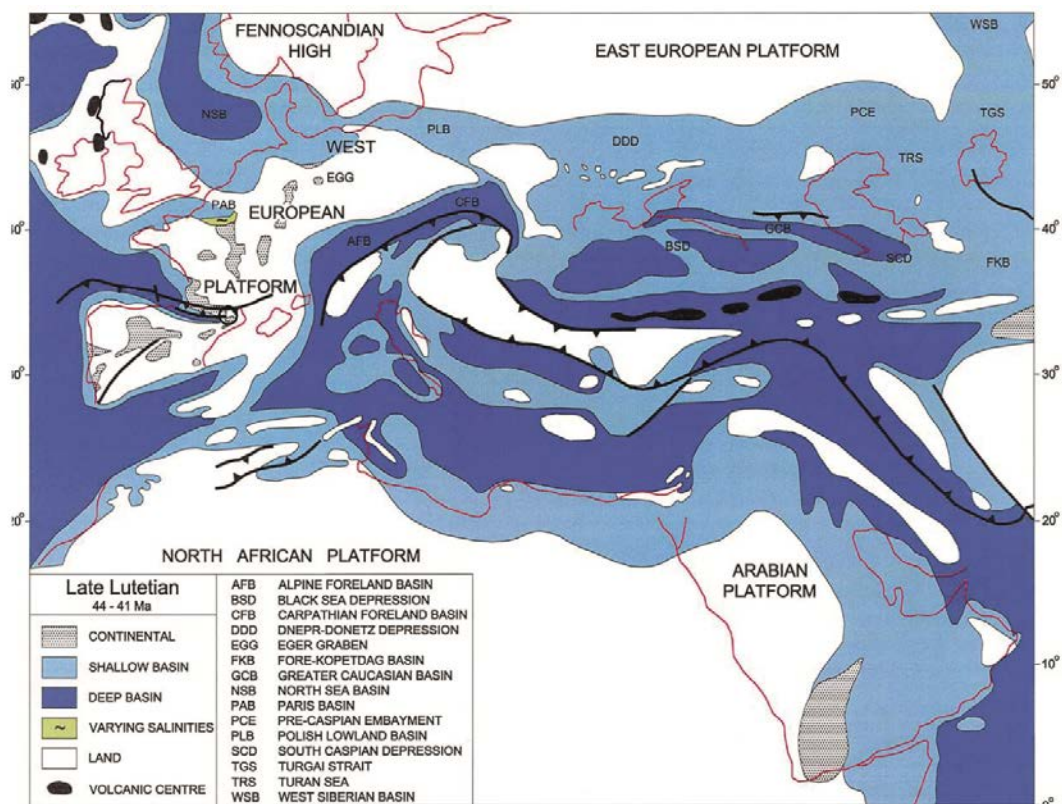


Figura 3.7. Mapa paleogeográfico esquemático del Luteciense superior (Eoceno medio), tomado de Meulenkamp y Sissingh (2003), previamente modificado de Meulenkamp y Sissingh (2000).

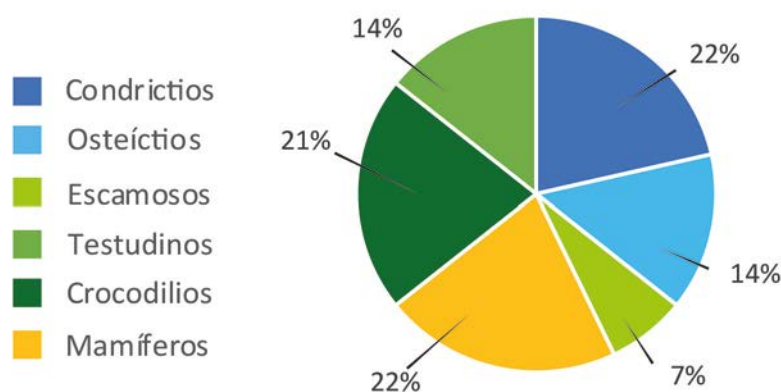
dará lugar a la formación de la Cordillera del Himalaya (Torsvick y Cocks, 2017). En la parte oeste comienza a configurarse el actual Mediterráneo (Fig. 3.7). Durante el Eoceno, la paleogeografía del suroeste de Europa y Europa Central se caracteriza por el levantamiento de las plataformas del Norte del Peri-Tetis relacionadas con la colisión de la placa africana y la euroasiática (Meulenkamp y Sissingh, 2000). En este momento, varios corredores marinos, desaparecidos en la actualidad, conectaban el Tetis con los océanos y mares adyacentes (Fig. 3.7). Desde el Paleoceno hasta el Ypresiense (Eoceno inferior) el Atlántico estuvo conectado a la zona oeste del Mar de Tetis a través de un corredor marino situado entre la cuenca del Ebro y la cuenca de Aquitania (Jouve, 2016; Meulenkamp y Sissingh, 2000). El Tetis y el Mar del Norte estuvieron conectados a través de la cuenca de las tierras bajas polacas (*Polish Lowland Basin*) desde el Paleoceno hasta su cierre definitivo durante el Oligoceno inferior (Meulenkamp y Sissingh, 2003). Esta conexión estuvo temporalmente cerrada en el Ypresiense inferior (Meulenkamp y Sissingh, 2000). Al oeste, el Estrecho de Turgai y la cuenca de Siberia conectaron el océano Ártico con el este del Tetis hasta el Eoceno superior (Meulenkamp y Sissingh, 2003).

### 3.2.1. Paleogeografía del dominio pirenaico durante el Eoceno

Como se ha expuesto en el Capítulo 1 de esta Tesis Doctoral, el registro fósil de sirenios del Eoceno de la península ibérica se concentra en el dominio pirenaico, en las provincias de Navarra y Huesca (cuencas de Pamplona-Jaca y Aínsa), que forman parte de la Zona Surpirenaica Occidental, y en las provincias de Girona y Barcelona incluidas en la Zona Surpirenaica Oriental. Durante el Eoceno medio, la zona Surpirenaica formaba parte de un estrecho golfo marino situado entre la península ibérica y Europa, conocido como el Golfo de Bizkaia (en inglés Bay of Biscay, p.ej., Gawenda et al., 1999), de unos 1.000-1.500 metros de profundidad (Payros y Ortiz, 2018). Este golfo se abría en dirección noroeste hacia el océano Atlántico y estaba delimitado al este por el levantamiento de relieves asociados con el orógeno pirenaico, y al norte y al sur por plataformas carbonatadas de mares someros (Plaziat, 1981). De acuerdo con este autor, este golfo marino se situaba a 35° de latitud, pero estudios posteriores proponen una latitud más parecida a la actual (Advokaat et al., 2014; Rosenbaum et al., 2002).

Si existió una conexión entre este golfo marino y el Mediterráneo durante el Eoceno medio es objeto de controversia. Por un lado, Pilleri et al. (1989) plantean la hipótesis de que durante el Luteciense medio la cuenca Surpirenaica estaba dividida en dos dominios diferentes separados por el “umbral del Montsec” (*Montsec threshold*). Al oeste se situaría un dominio con afinidades atlánticas y al este un dominio con afinidades mediterráneas a través de una conexión con el Mediterráneo vía el “umbral del Ampurdá” (*Ampurdá Threshold*). Sin embargo, de acuerdo con la reconstrucción paleogeográfica de Payros et al. (2009, figura 2), en el límite Ypresiense-Luteciense no había conexión entre el Golfo de Bizkaia y el Mediterráneo, y Plaziat (1981) propone que el Golfo de Bizkaia se extendía hasta Girona y abarcaba la región de Monserrat, desde el Luteciense al Bartonense medio, de nuevo sin conexión con el Mediterráneo. La posible conexión marina planteada por Pilleri et al. (1989) tampoco aparece en las reconstrucciones paleogeográficas para el Luteciense superior de Meulenkamp y Sissingh (2000, 2003) (**Fig. 3.7**). De acuerdo con Plaziat (1981), en la región de Cataluña, el golfo va rellenándose desde el este y el norte, pero las condiciones marinas se mantienen al menos hasta el Priabonense inferior (Eoceno superior).

Algunos datos faunísticos parecen apoyar la hipótesis de que durante el Eoceno medio no existía una conexión entre el golfo de Bizkaia y el Tetis, al menos a partir del Bartonense, si no que este golfo marino estaba cerrado al este. Astibia et al. (2016) proponen que las asociaciones fósiles de moluscos de las facies marinas de la cuenca de Pamplona (varios afloramientos navarros) del Bartonense-Priabonense (Eoceno medio-superior) son muy similares a las asociaciones de Aragón y Cataluña, por lo que parecen ser endémicas de la cuenca surpirenaica, con la excepción de algunos taxones cosmopolitas comunes con el Tetis y las registradas en las cuencas de París y Normandía. Por lo que respecta a las faunas terrestres, la presencia de un brazo de mar entre el área ibérica occidental (p. ej., cuencas



**Figura 3.8.** Abundancia relativa de grupos de vertebrados en el yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41) basado en el número de taxones identificados.

cenozoicas de Almazán, Duero, Oviedo, Miranda-Treviño) y el noreste peninsular (zonas surpirenaicas central y oriental) durante la mayor parte del Eoceno puede estar relacionado con la diferenciación faunística observada entre estas dos áreas. En las facies continentales del Eoceno de las cuencas surpirenaicas se ha descrito una fauna de mamíferos terrestres típicamente europea, en la que están ausentes los taxones endémicos del área ibérica occidental (Badiola et al., 2009a y referencias). Las asociaciones fósiles de artiodáctilos y primates del yacimiento Priaboniense (Eoceno superior) de Zambrana (cuenca de Miranda-Treviño), sin embargo, indican una conexión terrestre entre ambas áreas y el resto de Europa en esta época (Badiola, 2004; Badiola et al., 2009a; Minwer-Barakat et al., 2013). Estos datos paleontológicos son coherentes con las interpretaciones paleogeográficas recientes. Garcés et al. (2020, figura 11B) proponen que durante el Luteciense inferior (Eoceno medio) el Golfo de Bizkaia conectaba con la cuenca de Ripoll y el Tetis Mediterráneo a través de un pasaje marino somero al sur de la Unidad Surpirenaica Central. Este corredor se hace más ancho durante el Bartonense (Eoceno medio) y el Priaboniense (Eoceno superior) y termina cerrándose en el Priaboniense. No obstante, la presencia del mismo perisodáctilo ecuoideo *Leptolophus* Remy, 1965 del Eoceno medio (Bartonense) en el sur de Europa (Francia) y en el área ibérica occidental, indicaría que podrían haber existido intercambios faunísticos esporádicos entre ambas áreas en esta época (Badiola et al., 2009a).

### 3.3. Asociación fósil y paleoambiente

El comienzo del Eoceno está marcado por importantes cambios en el clima directamente reflejados en la biota. El rápido incremento global de la temperatura asociado a un evento hipertermal conocido como el Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno (o PETM por sus siglas en inglés *Paleocene-Eocene Thermal Maximum*), que fue seguido por otro, el óptimo climático del Eoceno inferior (o EECO por sus siglas en inglés *Early Eocene Climatic Optimum*) (Katz et al., 1999; Stott et al., 1996; Zachos et al., 2001; 2008), permitieron la

extensión y desarrollo de ecosistemas tropicales y subtropicales hasta 50°-60° de latitud (p. ej., Collinson y Hooker, 2003; Eberle y Greenwood, 2012). Estos eventos, principalmente el PETM, están relacionados con la aparición y/o diversificación, y rápida dispersión de muchos grupos de vertebrados, fundamentalmente mamíferos placentarios (p. ej., Badiola et al., 2018; Bowen et al., 2002; Gingerich, 2006; Hooker, 1998; Solé y Smith, 2013). También se han relacionado con la transición al medio acuático de grupos de mamíferos marinos como los cetáceos y los sirenios (Gingerich, 2015). Aunque las temperaturas cálidas a nivel global continúan hasta el Bartonense (Torsvik y Cocks, 2017), durante el Eoceno existe una tendencia hacia el enfriamiento global con el desarrollo de láminas de hielo en el Antártico en el límite Eoceno-Oligoceno (Liu et al., 2009; Pearson et al., 2007).

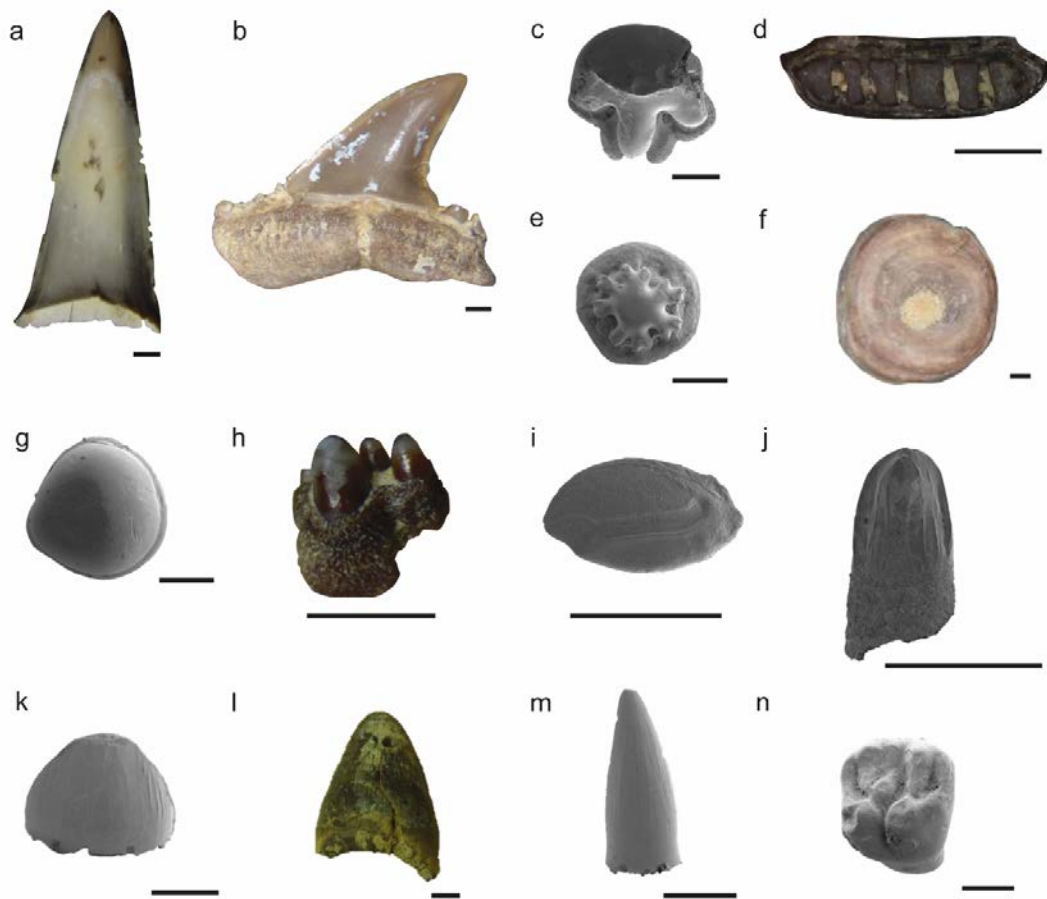
En este contexto climático se deposita el Complejo Deltaico de Sobrarbe (cuenca de Aínsa) durante el Eoceno, en un área influenciada por un clima subtropical (Hall, 1997; Ubeid, 2008). Hasta el momento, en los depósitos del Eoceno medio de la Fm. Sobrarbe, los sirenios y los testudinos son los únicos grupos de vertebrados que se han descrito formalmente (Díaz-Berenguer et al., 2018a; Pérez-García et al., 2013; 2019). CS-41 es un yacimiento monodominante de mamíferos sirenios (ver Capítulo 4) pertenecientes a la especie *Sobrarbesiren cardieli*, cuyo estudio es el principal objetivo de esta Tesis Doctoral. No obstante, durante el desarrollo de los trabajos de campo en este yacimiento se han ido recuperando otros fósiles de macro- y microvertebrados que incluyen condriictios, osteíctios, saurópsidos, micromamíferos, cáscaras de huevo de testudinos, y también invertebrados y restos vegetales como se menciona en Díaz-Berenguer et al. (2017a; 2018a).

Todos los taxones están representados por elementos aislados y desarticulados, con excepción del testudino *Eocenocheilus eremberti* (Pérez García et al., 2019), en cuyo caso se han recuperado caparazones completos (más detalles en el Capítulo 4).

En el siguiente apartado se presenta la asociación fósil de CS-41 y las inferencias paleoecológicas que proporciona cada grupo representado, con el objetivo de realizar, junto con los resultados geológicos y tafonómicos del yacimiento, una aproximación al paleoambiente en el que habitaba *Sobrarbesiren cardieli*.

### 3.3.1. La asociación fósil del yacimiento de CS-41

En el yacimiento de CS-41 se han identificado 14 especies de vertebrados y un ootaxón (**Tabla 3.1**). La asociación fósil incluye 3 taxones de condriictios que representan el 22% de la asociación (**Fig. 3.8**), 2 de osteíctios (14%), un lacértido indeterminado (7%), 2 testudinos (14%), tres especies distintas de crocodilios (21%), y tres especies de mamíferos que incluyen un roedor teridomorfo, un primate y *Sobrarbesiren cardieli* (22%). Así pues, los saurópsidos son el grupo más diverso y representan el 42% de los taxones que componen la asociación, seguidos por los “peces” (36%) y los mamíferos (22%).



**Figura 3.9.** Fósiles de vertebrados del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41. **Condrictios:** **a**, Selachimorpha indet., diente anterior en vista lingual; **b**, Selachimorpha indet., diente lateral en vista lingual. **c**, Batoidea indet., diente en vista oclusal; **d**, Myliobatiforme indet., diente en vista basal; **e**, Denticulo dérmico; y **f**, Vértebra de pez condríctio en vista anterior?. **Osteíctios:** **g**, Osteíctio indet. 1., diente en vista oclusal; **h**, Osteíctio indet. 2, paladar en vista lateral; e **i**, Otolito. **Escamosos:** **j**, Lacértido indet. en vista lingual. **Crocótilios:** **k**, cf. *Diplocynodon*, diente en vista mesiodistal; **l**, *Asiatosuchus* sp., diente en vista mesiodistal; y **m**, Tomistominae indet., diente en vista mesiodistal. **Roedores:** **n**, Theridomyidae indet., molar en vista oclusal. Escala: 1 mm.

### 3.3.1.1. “Peces”

Los fósiles de “peces” son numerosos y consisten principalmente en dientes, vértebras, denticulos dérmicos, escamas y otolitos. Debido a su pequeño tamaño, todos ellos han sido recuperados durante el triado de los sedimentos. Están presentes tanto condrictios como osteíctios.

#### Condrictios

Todos los restos de condrictios pertenecen a elasmobranquios. Entre ellos se han identificado dientes de selacimorfos y batoideos. Un diente lateral completo y 3 coronas de dientes anteriores han sido asignadas a selacimorfos (**Fig. 3.9, a y b**). Son dientes de pequeño tamaño, midiendo la corona más grande 12 mm de altura. El diente lateral completo presenta

una corona baja y curva con bordes lisos que carecen de sierra. Posee, además, dos pares de cúspides laterales. La raíz presenta lóbulos divergentes y un surco medial. A la espera de recuperar más elementos y de un estudio más detallado de los mismos, estos dientes se clasifican como *Selachimorpha* indet.

Un segundo tipo de dientes de elasmobranquios podrían pertenecer a rajiformes tipo *Rhinobatos* (Adnet et al., 2011, figura 4C-D) o bien a pristiformes tipo *Pristis* (**Fig. 3.9, c**; Underwood et al., 2011, figura 7 Q-R). Sin embargo, la morfología de los dientes de ambos grupos presenta muchas similitudes (Adnet et al., 2011). A la espera de un estudio más detallado de este material, se asignan a *Batoidea* indet. Se han recuperado varias docenas de estos dientes de tamaño milimétrico. Se trata de los dientes de “peces” más abundantes en CS-41.

Por último, un único diente en forma de placa que presenta una raíz multilobulada ha sido identificado como un *Myliobatiforme* indeterminado (**Fig. 3.9, d**).

Entre los restos de elasmobranquios también existen denticulos dérmicos. Estos elementos son abundantes y tienen un tamaño milimétrico (**Fig. 3.9, e**). Además, se han recuperado varias vertebras anficélicas de pequeño tamaño (**Fig. 3.9, f**) que presentan dos pares de agujeros, uno ventral y otro dorsal, y carecen de arco neural y hemal.

### Osteíctios

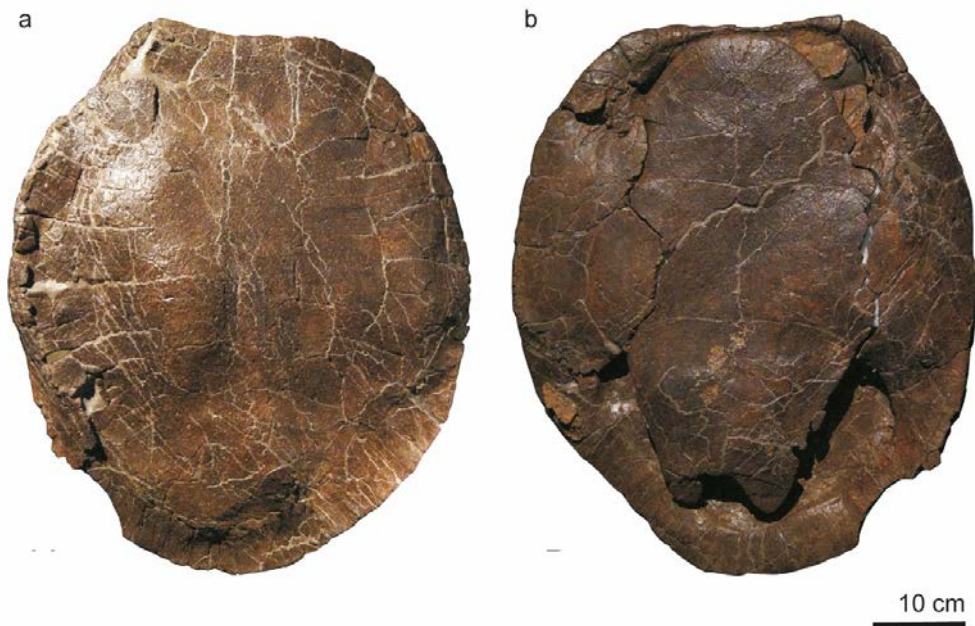
Varios dientes aislados de morfología redondeada, y un paladar que preserva 4 dientes, han sido asignados a peces osteíctios. Entre ellos se han diferenciado dos morfotipos. El morfotipo 1 son dientes tipo botón con una superficie oclusal aplanada (**Fig. 3.9, g**). El morfotipo 2 lo representan los dientes conservados en el paladar (**Fig. 3.9, h**). Estos dientes son alargados y presentan una distintiva punta redondeada de esmalte transparente. Existen al menos dos taxones diferentes de osteíctios en el yacimiento.

Por otra parte, se han identificado abundantes fragmentos de escamas de osteíctios muy ornamentadas y varios cientos de otolitos inicialmente identificados como posibles semillas en Díaz-Berenguer et al. (2017a, 2018a). Los otolitos tienen tamaños de entre 1 y 3 mm y son los restos de peces más numerosos recuperados hasta el momento (**Fig. 3.9, i**). Las asociaciones fósiles de otolitos suelen estar compuestas por numerosos parataxones como evidencian otras asociaciones del Eoceno (p. ej., Brzobohaty y Nolf, 2011; Steurbaut y Nolf, 1988). Por lo tanto, una revisión en profundidad de estos fósiles puede ser importante para aumentar la biodiversidad de osteíctios presentes en CS-41.

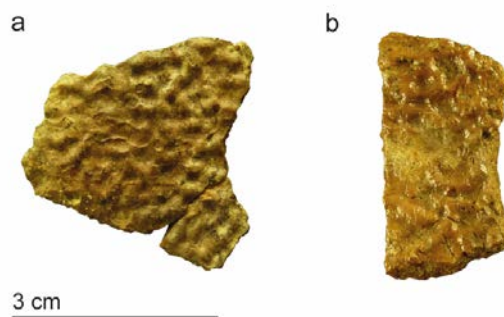
#### 3.3.1.2. Saurópsidos

Los restos de saurópsidos son abundantes en el yacimiento de CS-41 y están representados por escamosos, testudinos y crocodilios.





**Figura 3.10.** Caparazón de *Eocnochelus eremberti* (MPZ 2019/263) en vista dorsal (a) y ventral (b). Modificado de Pérez-García et al. (2019).



**Figura 3.11.** Fragmentos de placas de Cryptodira indet. **a**, CS41-133.A; **b**, CS41-148.

### Escamosos

Un único diente que apenas supera 1 mm de longitud ha sido asignado al grupo de los escamosos (**Fig. 3.9, j**). Se trata de un diente de morfología columnar con el ápice redondeado, la cara labial convexa y la lingual marcada por estrías longitudinales que pertenece a un lacértido indeterminado. El conocimiento de lagartos eocenos de la península ibérica es escaso. Se han descrito escamosos del Eoceno inferior en el yacimiento de Silveirhina (Portugal) y del Eoceno inferior y superior de Cataluña (Bolet, 2017 y referencias).

### Testudinos

Son el segundo grupo de vertebrados más abundante en CS-41 (Capítulo 4, **Fig. 4.5**). Por el momento se ha recuperado un caparazón completo, varios petos, numerosas placas aisladas y elementos postcraneales, incluyendo vértebras y huesos de las extremidades.

MPZ 2019/263 es un caparazón completo de 60 cm de longitud que ha sido asignado a la pleurodira *Eocenocheilus eremberti* de Broin, 1977 (**Fig. 3.10**; Pérez-García et al., 2019). *E. eremberti* se ha descrito en otros yacimientos del Eoceno medio de Francia y Bélgica. Sin embargo, este ejemplar es el caparazón más completo que se conoce hasta el momento y, además, amplía la distribución paleobiogeográfica de esta especie. Varios fragmentos de peto también han sido asignados a este mismo taxón, por lo que se trata de la primera población de esta especie de pleurodiras que se conoce en el registro fósil (Moreno-Azanza et al., aceptado).

Por otra parte, media docena de fragmentos centimétricos de placas muy ornamentadas se han asignado a Cryptodira indet. (**Fig. 3.11**). En base a su ornamentación, pueden ser trioníquidos o caretoquélidos (Moreno-Azanza et al., aceptado). Aunque estos elementos son escasos y fragmentarios y no permiten realizar una asignación a un nivel taxonómico más concreto, indican la existencia de al menos dos taxones de testudinos diferentes en CS-41.

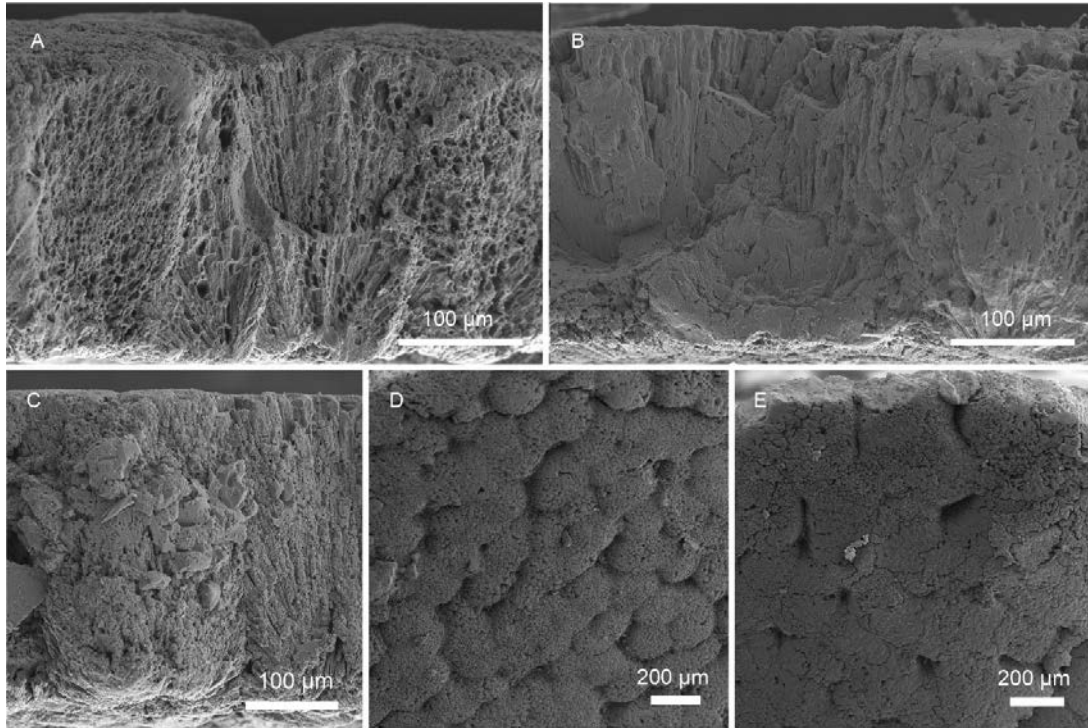
La descripción de *Eocenocheilus* ha permitido ampliar la diversidad taxonómica de testudinos eocenas registradas en la Fm. Sobrarbe. En esta formación se habían descrito anteriormente la pleurodira *Neochelys* cf. *salmanticensis* y las criptodiras *Allaeochelys* sp. *Trionyx* sp. y Testudinidae indet. (Pérez-García et al., 2013).

Además de los macrorrestos de testudinos, se han recuperado miles de cáscaras de huevo de tamaño milimétrico durante el triado de los sedimentos (**Fig. 3.12**). Son, sin duda, los restos más abundantes entre los microfósiles de CS-41. Se han contabilizado 323 cáscaras por kilogramo de sedimento (Capítulo 4, **Tabla 4.3**). Este valor supera la concentración de cáscaras contabilizada en otros yacimientos, incluso la de aquellos identificados como nidos fósiles. Todos los especímenes recuperados en CS-41 han sido asignados a la oofamilia Testudoolithidae y representan el primer registro mundial de cáscaras de testudinos del Eoceno (Moreno-Azanza et al., aceptado).

### Crocodilios

Los fósiles de crocodilios consisten principalmente en dientes aislados, pero también se han recuperado algunos huesos postcraneales incluyendo un ilion. Los dientes pertenecen al menos a 3 taxones diferentes (Díaz-Berenguer et al., 2017a).

La mayoría de los dientes han sido asignados a cf. *Diplocynodon* (**Fig. 3.9, k**). Dentro de los dientes referidos a este morfotipo, existe un cierto grado de variabilidad morfológica que podría estar relacionado con la posición dentro de la serie dental, pero todos comparten una serie de caracteres comunes. Son dientes pequeños (menos de 1 cm), delgados, subcónicos y ligeramente comprimidos labiolingualmente. Además, la mayoría de los dientes presentan



**Figura 3.12.** Fotografías con microscopio electrónico de barrido (SEM) de cáscaras de huevo de tortuga asignadas a Testudoolithidae indet. de Castejón de Sobrarbre-41 (CS-41). **A-C**, secciones radiales. **D**, detalle de la superficie externa con ornamentación compactituberculada bien preservada. **E**, detalle de la superficie externa erosionada. Figura modificada de Moreno-Azanza et al. (aceptado).

una ligera constricción en la base, dándoles un ligero aspecto lanceolado. Poseen carenas longitudinales lisas en los márgenes mesial y distal, y el esmalte es bastante liso.

Otros dientes, también bastante abundantes, se han asignado a *Asiatosuchus* sp. (**Fig. 3.9, l**). Estos dientes son de mayor tamaño (más de 1 cm) que los de cf. *Diplocynodon*, cónicos y muy robustos. Presentan una ornamentación del esmalte muy característica formada por crestas longitudinales, que en los márgenes mesial y distal intersecan con las carenas formando una serie de crenulaciones o falsa zifodoncia.

El tercer morfotipo recuperado es el menos abundante y ha sido asignado a Tomistominae indet. (**Fig. 3.9, m**). Se trata de dientes de tamaño medio, cónicos, finos y muy alargados. La ornamentación del esmalte está formada por crestas longitudinales, con un grosor muy similar a las carenas mesiodistales.

### 3.3.1.3. Mamíferos

Además de los fósiles de mamíferos sirenios, a cuya descripción y paleobiología se dedican los capítulos 5 a 7 de esta Tesis Doctoral, se han recuperado varios dientes de mamíferos pertenecientes a roedores y primates.

## Rodentia

En la muestra micropaleontológica de CS-41 se han identificado un molar y un fragmento de molar de tamaño milimétrico correspondiente a un teridomorfo (**Fig. 3.9, n**) (*sensu* Vianey-Liaud y Marivaux, 2017). Se trata de los roedores más abundantes del Eoceno y exclusivos de Europa. El elemento más completo es un molar superior de contorno bastante cuadrangular, moderadamente hipsodonto, que posee dos lóbulos (anterior y posterior) y crestas (o lofos) bien desarrollados similares al de los teridomyidos.

### **Primates**

Un único fragmento de molar de tamaño milimétrico recuperado durante el triado de los sedimentos ha sido preliminarmente asignado a la familia de primates Omomyidae. Los restos de primates del Eoceno son relativamente abundantes en la península ibérica, pero en la provincia de Huesca sólo se han descrito en la Comarca de la Ribagorza (Marigó, 2014). Para realizar una asignación más concreta de este material sería necesario recuperar más ejemplares.

#### **3.3.1.4. Otros restos fósiles**

Entre los microfósiles recuperados también existen fósiles de invertebrados y plantas en el yacimiento de CS-41. Por otro lado, en las campañas de excavación han aparecido abundantes restos de bivalvos infaunales de gran tamaño. Sin embargo, dada la fragilidad de sus conchas no se ha podido recuperar ningún ejemplar completo. También aparecen bivalvos tipo ostreído de pequeño tamaño (1 o 2 cm), aunque de forma aislada. Los gasterópodos son abundantes, pero se trata de formas de tamaño milimétrico recuperadas durante el triado de los sedimentos. Otros invertebrados como los foraminíferos, los corales, los equinodermos y los crustáceos son poco comunes y se han recuperado de forma muy aislada y fragmentaria. Por ejemplo, en los 300 kg de sedimento procesados, únicamente se ha encontrado un fragmento de pinza de cangrejo y 2 placas de equinodermo. Al igual sucede con los restos vegetales que aparecen en los triados, como son las carofitas, representadas por una treintena de oogonios aislados, y fragmentos de tallos. Aunque durante la excavación se observaron impresiones de plantas en las margas limolíticas del yacimiento, los restos de gran tamaño son escasos. De manera excepcional, en la campaña del 2016 se recuperó un fragmento de tronco de 30 cm.

### **3.3.2. Inferencias paleoambientales**

El yacimiento de CS-41 se ha interpretado como el relleno de un canal distributivo abandonado en la llanura deltaica del Complejo deltaico de Sobrarbe, formado durante un único evento (más detalles en el apartado 3.1.3). Este entorno recibiría tanto aportes fluviales como costeros y la asociación fósil de CS-41 es congruente con esta interpretación y con el clima existente, como se expone a continuación.

**Tabla 3.1.** Listado de taxones de vertebrados del Eoceno medio (Luteciense) del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41).

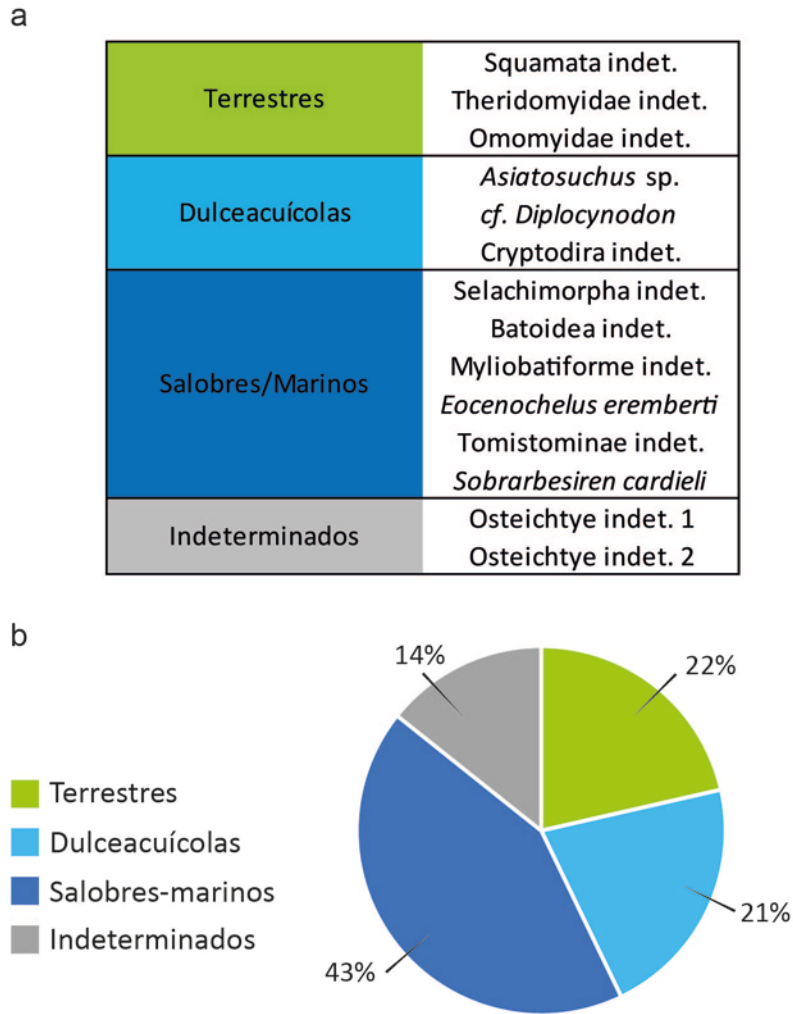
<b>Chondrichthyes</b>			
Elasmobranchia	Selachimorpha	Selachimorpha	Selachimorpha indet.
	Batoidea	Batoidea	Batoidea indet.
	Batoidea		Myliobatiforme indet.
<b>Osteichthyes</b>			
			Osteichthyes indet. 1
			Osteichthyes indet. 2
<b>Sauropsida</b>			
Testudines	Pleurodira		<i>Eocnochelus eremberti</i>
	Cryptodira		Cryptodira indet.
Squamata			Lacertilia indet.
Crocodylia	Gavialoidea		Tomistominae indet.
	Crocodyloidea		<i>Asiatosuchus</i> sp.
	Alligatoroidea		cf. <i>Diplocynodon</i>
<b>Mammalia</b>			
Rodentia	Theridomorpha		Theridomyidae indet.
Primate	Tarsiiformes		Omomyidae indet.
Sirenia			<i>Sobrarbesiren cardieli</i>
<b>Veterovata</b>			Testudoolithidae indet.

Dentro del grupo de los elasmobranquios se ha planteado la posibilidad de que uno de los batoideos pertenezca al género *Pristis* o al género *Rhinobatos*. Tanto las especies actuales del género *Pristis* como las de *Rhinobatos* habitan en ambientes costeros de latitudes tropicales, pero dentro del género *Pristis* existen especies tanto de agua dulce como salada (McEachran y Aschliman, 2004). Los miliobatiformes abarcan un amplio rango de ambientes marinos de temperatura cálida, desde zonas costeras hasta la plataforma continental, pero también existen especies de agua dulce (McEachran y Aschliman, 2004). Dada la gran variedad de especies y hábitats que ocupan los peces osteíctios, hasta que no se realicen determinaciones taxonómicas específicas de este material, la única inferencia paleoecológica que se puede hacer es reforzar la presencia de especies acuáticas en el yacimiento. Pérez-García y Smith (2017) propusieron que la pleurodira *Eocnochelus eremberti* habitaba en ambientes litorales, hipótesis que parece confirmarse dada la presencia de esta especie en el ambiente costero de CS-41 (Pérez-García et al., 2019). Los taxones de trioniíquidos y caretoquélidos identificados

en la Fm. Sobrarbe son principalmente formas fluviales (Pérez-García et al., 2019). Los crocodilios *Diplocynodon* y *Asiatosuchus* son especies continentales que habitan en las cercanías de masas de agua dulce (Puértolas-Pascual et al., 2016), mientras que los tomistominos durante el Eoceno estaban asociados a medios costeros (Jouve, 2016; Wilberg et al., 2019). Por su parte, los micromamíferos y el posible lacértido serían especies exclusivas de medios terrestres (**Fig. 3.13, a**).

Con respecto a *Sobrarbesiren*, generalmente los sirenios actuales son animales que habitan en zonas costeras de poca profundidad y el registro fósil evidencia que en el pasado también vivieron asociados a estos medios. Los fósiles de sirenios basales como los “prorastómidos” aparecen en medios sedimentarios costeros, ya sean lacustres con influencia marina, charcas o llanuras de inundación de ríos costeros, o deltaicos o estuarinos (Benoit et al., 2013; Domning, 2001b; Savage et al., 1994), mientras que otros grupos como los protosirénidos o los dugóngidos basales suelen aparecer en medios marinos más abiertos (p. ej., Balaguer y Alba, 2016; Domning et al., 2017; Domning y Gingerich, 1994; Gingerich et al., 1995; Sagne, 2001b; Samonds et al., 2009; Zalmout et al., 2003; Zalmout y Gingerich, 2012). Sin embargo, existen excepciones. *Trichechus inunguis*, conocido como el manatí del Amazonas, habita en medios fluviales en la actualidad, y *Trichechus manatus*, el manatí antillano o manatí del Caribe, tiene una alta tolerancia a los cambios de salinidad, característica que también se ha propuesto para especies fósiles como *Eosiren imenti* (Domning et al., 1994). Dada la gran abundancia de restos encontrados de *Sobrarbesiren cardieli*, interpretados como elementos parautóctonos (véase el Capítulo 4), y su modo de vida (véase el Capítulo 7), puede inferirse que se trata de una especie que habitaba en las cercanías de la llanura deltaica alimentándose en las praderas de hierbas marinas cercanas a la costa.

En la asociación fósil de CS-41, por lo tanto, existe una mezcla de organismos terrestres, dulceacuícolas y marinos costeros. Para evaluar la representación de cada grupo, se ha calculado el porcentaje de especies de cada uno de ellos presentes en la asociación (**Fig. 3.13, b**). Las especies acuáticas, ya sean acuáticas obligadas como los selachimorfos, los batoideos, los miliobatiformes y los osteíctios, o especies semiacuáticas como los testudinos o los crocodilios, representan un 61 % del total de especies. Las especies dulceacuícolas, como cf. *Diplocynodon* y *Asiatosuchus*, y las criptodiras representan un 21% del total de taxones y corresponderían a elementos no démicos. Las especies que habitaban en un ambiente salobre-marino, como la tortuga *Eocenocheilus eremberti*, los tomistominos, *Sobrarbesiren*, e incluidos en este grupo de forma preliminar los selachimorfos, los batoideos y los miliobatiformes, representan un 43% de la asociación fósil (**Fig. 3.13, a y b**). Ahora bien, son necesarias asignaciones taxonómicas de detalle para descartar que los restos de elasmobraquios pertenezcan a organismos fluviales. Las especies de hábitos terrestres componen el 22% de la asociación. Tanto los lacértidos, como los roedores o los primates, podrían habitar en un área cercana a la llanura deltaica. La presencia de estos fósiles en la asociación estudiada es escasa y está representada por dientes de tamaño milimétrico que pueden viajar largas distancias en una corriente de agua y llegar a depositarse en medios



**Figura 3.13.** a, Listado de taxones de vertebrados presentes en CS-41 según su hábitat; b, Diagrama con los porcentajes de especies presentes en CS-41 según su hábitat.

marinos (p. ej., Smith y Smith, 2003). Desde un punto de vista tafonómico, estos restos son alóctonos, y adémicos, desde un punto de vista paleoecológico. La presencia de organismos démicos, como por ejemplo los bivalvos infaunales que habitan en medios mareales, también concuerda con la interpretación geológica y la paleoecológica (principalmente de *Sobrarbesiren*, *Eocnochelus eremberti* y los tomistominos). Por otra parte, los escasos restos de organismos propios de medios marinos como los foraminíferos, los corales o los equinodermos, de los que se han recuperado pequeños fragmentos o pequeñas placas de tamaño milimétrico, hace que su presencia en el yacimiento sea anecdótica, y apoyaría igualmente la hipótesis de que la asociación fósil de CS-41 representa un ambiente proximal en un contexto de llanura deltaica.







# PROCESOS BIOESTRATINÓMICOS

# 4

## *Contenido*

4.1. Introducción.....	89
4.2. Materiales y metodología.....	90
4.2.1 Materiales.....	90
4.2.2 Metodología.....	90
4.2.2.1. Trabajo de campo.....	91
4.2.2.2. Trabajo de laboratorio .....	92
4.2.2.3. Trabajo de gabinete .....	94
4.2.2.4. Consideraciones previas .....	95
4.3. Resultados.....	97
4.3.1. Datos del yacimiento .....	97
4.3.2. Datos de la asociación fósil .....	97
4.3.3. Características de los fósiles.....	106
4.3.4. Consideraciones sobre los microfósiles .....	111
4.4. Discusión .....	112
4.4.1. Aspectos bioestratinómicos .....	112
4.4.1.1. Cáscaras de huevo .....	117
4.4.2. Aspectos sedimentológicos y paleoambientales .....	119
4.4.3. Formación del yacimiento de CS-41.....	120

## CAPÍTULO 4

## 4.1. Introducción

La tafonomía es la rama de la Paleontología que estudia la transición de los restos orgánicos de la biosfera a la litosfera (Martin, 1999). Esta disciplina permite conocer el origen y formación de los yacimientos de fósiles, así como las modificaciones que sufre el registro fósil (Fernández-López, 2000). Durante la fase biostratinómica, numerosas variables tanto biológicas como físico-químicas generan sesgos y modificaciones sobre la población original desde su muerte hasta su enterramiento (Behrensmeyer, 1991).

Los estudios tafonómicos de las asociaciones fósiles de vertebrados terrestres son numerosos y existe una amplia literatura sobre el tipo de asociaciones en relación con el ambiente sedimentario en el que fueron acumulados. Ejemplos de trabajos pioneros en este campo son Bishop (1980), Behrensmeyer (1991; 1988) o Behrensmeyer y Hook (1992). Las variables biostratinómicas utilizadas en estos estudios se basan en experimentos y observaciones actualistas (p. ej. Behrensmeyer, 1978; Behrensmeyer y Chapman, 1993; Voorhies, 1969). Los procesos tafonómicos de los restos de vertebrados marinos son distintos a los de los vertebrados terrestres, principalmente porque la producción y acumulación de las carcasas y huesos ocurre en diferentes ambientes sedimentarios (Lyman, 1994; Rogers y Kidwell, 2007). En el caso de los vertebrados marinos, existen diversos trabajos de tafonomía basados en observaciones actualistas en ambientes marinos profundos, costeros y transicionales (p. ej. Allison et al., 1991; Liebig et al., 2007; 2003; Reisdorf et al., 2012), pero el estudio tafonómico de las asociaciones fósiles de mamíferos marinos es más escaso que el de los vertebrados terrestres (p. ej. Boessenecker et al., 2014; Esperante et al., 2009; Pyenson et al., 2014; Voß et al., 2019b). En el caso de los mamíferos sirenios, no se han publicado trabajos tafonómicos extensos, si no que la bibliografía se limita a las descripciones de las características tafonómicas de fósiles aislados (p. ej. Astibia et al., 2005; Guido et al., 2012) o a inferencias tafonómicas superficiales (Domning y Pervesler, 2001; Pervesler et al., 1998; 1996).

En este capítulo se presenta el estudio tafonómico (fase biostratinómica) de la asociación fósil de vertebrados del yacimiento del Eoceno medio (Luteciense) de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41). El nivel fósil con restos de vertebrados se encuentra en facies deltaicas de la Fm. Sobrarbe (cuenca de Aínsa, Huesca). Los fósiles fueron recuperados en cinco campañas de excavación paleontológica, de una duración media de 10-12 días cada una de ellas (véase la metodología en el Capítulo 2), en las que se anotaron una gran variedad de características biostratinómicas de los fósiles recuperados. A continuación, se describe el material y metodología empleadas en este estudio tafonómico, se describen los resultados obtenidos y se propone una interpretación sobre el origen y formación de la acumulación de macrofósiles de vertebrados del yacimiento de CS-41. Asimismo, se incluye también el análisis biostratinómico de las cáscaras de huevo de testudinos incluido en Moreno-Azanza et al. (aceptado).

## 4.2. Materiales y metodología

### 4.2.1 Materiales

En el análisis tafonómico se han incluido únicamente los fósiles corporales de vertebrados. Los coprolitos de vertebrados y otros macrofósiles, como los restos de plantas (fragmentos de madera), aunque se registraron durante los trabajos de campo, se han excluido del análisis. Estos fósiles son escasos con respecto al total de la muestra, siendo 7 el número de coprolitos identificados y 3 el de restos vegetales (1,5 % del total). Por otro lado, se han estudiado también las características bioestratinómicas de las cáscaras de huevo por su abundancia en el yacimiento.

Los macrofósiles corporales de vertebrados analizados suman un total de 703 restos. Éstos fueron recuperados en las campañas de excavación paleontológica realizadas entre los años 2009-2011 y 2015-2016, mediante un sistema de cuadrículas de 1 m x 1 m, en una extensión aproximada de 23 m<sup>2</sup>. Antes de la primera campaña de excavación, durante las labores de prospección, se extrajeron una treintena de restos óseos que también se han incluido en este estudio bioestratinómico. Este trabajo de campo previo sirvió para evaluar la riqueza paleontológica del yacimiento y su potencial para ser excavado de manera sistemática. No se tienen datos exactos sobre la ubicación de estos restos en el eje de coordenadas, su dirección o su buzamiento, pero a partir de los mapas de campo, se conoce su situación aproximada en el área excavada (cuadrícula 2 en la **Fig. 4.3**). Existe material adicional recuperado con anterioridad a las campañas de campo, depositado en el Museo Paleontológico de La Mata. Se trata de los primeros fósiles de vertebrados encontrados en superficie del afloramiento CS-41 (véanse más detalles en el apartado 1.3 del Capítulo 1 de este volumen). Aunque estos fósiles no se han incluido en el estudio, la ubicación de algunos de estos restos se ha ilustrado en la **Figura 4.3** con el fin de que quede constancia de su presencia.

La ficha tafonómica y las variables tafonómicas estudiadas se resumen en la **Tabla 4.1** y los datos obtenidos se encuentran detallados en el **Anexo 3**. En el caso de los fósiles engasados que están a la espera de ser preparados, parte de los datos tafonómicos se tomaron durante el proceso de extracción, y otros se han completado a partir de las fotografías tomadas en el afloramiento. No se han realizado observaciones directas de algunas variables en estas piezas para evitar su manipulación y posible deterioro. El número de especímenes que se ha tenido en cuenta para cada variable se especifica en su apartado correspondiente.

### 4.2.2 Metodología

En este apartado se detalla la metodología seguida para la toma de datos tafonómicos en los trabajos de campo, de laboratorio y de gabinete para cada uno de los fósiles extraídos en CS-41.

#### 4.2.2.1. Trabajo de campo

Como se explica en el capítulo de Material y Metodología de esta Tesis Doctoral (apartado 2.2.1.2), las excavaciones paleontológicas en el yacimiento de CS-41 se llevaron a cabo de manera sistemática y todos los fósiles de tamaño mayor a 1 cm se ubicaron mediante un sistema de cuadrículas. Para cada uno de los elementos extraídos se rellenó una ficha de campo en la que constan los datos que aparecen en la **Figura 4.1**. Todos estos datos y otras observaciones tafonómicas se tomaron en el campo (las variables A-H, Q-U de la **Tabla 4.1**).

Yacimiento CS 41 Castejón de Sobrarbe, (Huesca) Exp. /2015	SIGLA CS41-
Localización _____ x _____ y _____ z _____ ↘ _____	
Elemento _____	
Determinación _____	
Fecha _____	

**Figura 4.1.** Ficha de campo utilizada en el yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41).

A continuación, se describen estos datos y variables tafonómicas. Las variables G, H y Q a U se han corregido y completado al revisar las piezas durante el trabajo de laboratorio.

**A-Sigla.** Identificación de la pieza en campo. La sigla consta de la abreviatura del yacimiento (CS-41) seguida de un número correlativo.

**B- Cuadrícula.** Número de cuadro en el que se ha extraído el fósil según el sistema de cuadrículas establecido en el yacimiento.

**C, D y E.** Coordenadas espaciales según los ejes X, Y y Z tomadas con respecto a un punto (0,0) previamente fijado. Estos valores se expresan en centímetros.

**F- Dirección y buzamiento.** La dirección es la desviación del espécimen con respecto al norte geográfico, considerando el resto fósil como una línea. Este valor se tomó para los huesos largos, las costillas y los restos con un eje más largo que otro muy acusado, como es el caso, por ejemplo, de las vértebras torácicas anteriores de los mamíferos sirenios, por ser más susceptibles de orientarse de acuerdo con una dirección preferente de flujo. Para el buzamiento se tomó la inclinación del hueso con respecto a un plano horizontal imaginario.

**G- Dimensiones (D1>D2>D3).** Para cada espécimen se tomaron 3 dimensiones perpendiculares entre sí.

**H- Tamaño.** Para codificar el tamaño de los especímenes se ha tenido en cuenta su dimensión mayor. Los especímenes menores de 10 cm se han reflejado en el mapa de distribución espacial en planta como un punto y en el caso de los especímenes mayores de 10 cm se ha dibujado la pieza (**Fig. 4.3**).

**Q- Ubicación anatómica.** En este apartado se codifica la ubicación del espécimen con respecto a la parte del esqueleto a la que pertenece.

**R- Posición anatómica.** En este apartado se codifica la posición del resto con respecto a los ejes corporales (izquierdo, derecho, central...).

**S- Determinación taxonómica.** Grupo taxonómico al que pertenece el espécimen.

**T- Identificación concreta.**

**U- Identificación taxonómica específica.**

#### 4.2.2.2. Trabajo de laboratorio

La ficha tafonómica se ha revisado y completado en el laboratorio. Durante el proceso de preparación de los especímenes se han tomado las variables que abajo se detallan (variables I-P en la **Tabla 4.1**). La ficha tafonómica utilizada en esta Tesis Doctoral es una modificación de la ficha elaborada por Badiola (2004) para los fósiles de vertebrados del Eoceno de Zambrana (Álava, España), previamente modificada de la ficha elaborada por Astibia et al. (1999b) para el yacimiento con fósiles de vertebrados del Cretácico Superior de Laño (Condado de Treviño, España). Variables como el encostramiento utilizadas por estos autores se han eliminado, ya que no se han observado en CS-41 costras en ninguno de los restos recuperados. A continuación, se detallan las variables tomadas en el laboratorio.

**I- Estadio de desarrollo.** Los criterios utilizados para codificar el estado de desarrollo de los individuos se detallan en el apartado 2.2.3.3 del capítulo de Material y Métodos de esta Tesis Doctoral, y en el apartado 4.2.2.4. de este capítulo.

**J- Grado de meteorización.** Informa sobre el periodo de exposición subaérea de los restos antes de su enterramiento, en el cual se han visto sometidos a los agentes atmosféricos que provocan el deterioro de la superficie del hueso. Behrensmeyer (1978) describió seis categorías de meteorización distintas en huesos actuales, pero recomienda la utilización de solo tres en huesos fósiles, que son las que se han utilizado en esta Tesis Doctoral.





**Figura 4.2.** Tipos de rotura identificadas en el yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (C-41). **a**, Elemento entero. **b**, Rotura transversal irregular, indicada con una flecha, producida en fase bioestratinómica. **c**, Rotura transversal limpia producida en fase fosildiagenética. **d**, Costilla en superficie con roturas transversales limpias por las que se introducen las raíces de plantas y separan los fragmentos.

Fotografías: Ester Díaz Berenguer.

**K- Grado de abrasión.** Refleja el desgaste mecánico de los restos debido al impacto que ejercen sobre ellos las partículas transportadas por el agua o el viento (y eventualmente por el hielo y otros medios de transporte), o por el rozamiento entre los propios restos. Como resultado, los restos pueden ser pulidos o pueden presentar algunos bordes desgastados u obliterados (Fernández-López, 2000).

**L- Corrosión.** En este apartado se codifica el deterioro del material óseo generado por agentes biológicos (principalmente plantas y hongos) en la fase bioestratinómica, es decir, previa al enterramiento de los fósiles. Se ha descartado la corrosión fosildiagenética o producida por las raíces de las plantas actuales presentes en la superficie del yacimiento.

**M- Bioerosión.** Se han contabilizado las perforaciones u otro tipo de erosiones producidas en la superficie del hueso por la acción de agentes biológicos (principalmente por vertebrados y/o invertebrados) durante la fase bioestratinómica.

**N- Tipo de rotura.** En esta variable se caracteriza el tipo de fragmentación de los especímenes. Se han modificado las categorías respecto a las utilizadas por Badiola (2004) y Astibia et al. (1999b). La mayoría de los fósiles de vertebrados de CS-41 corresponden a sirenios y los huesos de estos vertebrados acuáticos, debido a su mayor densidad, se

fragmentan de una forma diferente en comparación con los huesos de vertebrados terrestres, lo que los hace proclives a roturas frágiles (Boessenecker et al., 2014), en lugar de colapsos o depresiones de la superficie del hueso. De acuerdo con Boessenecker (2011), los huesos de sirenios suelen presentar una fractura concooidal. Se han diferenciado 4 categorías: elemento entero (**Fig. 4.2, a**); roturas producidas en la fase bioestratinómica, que incluiría las roturas transversales irregulares y concooidales (**Fig. 4.2, b**); las roturas transversales limpias o perpendiculares al eje, que serían producidas por compactación del sedimento durante la diagénesis (**Fig. 4.2, c**); y las roturas indeterminadas. En esta última categoría se han incluido las roturas transversales limpias que se han producido en una fase fosildiagenética tardía por la acción de las plantas actuales (**Fig. 4.2, d**) y los restos fragmentados durante su extracción, dificultando en ambos casos la observación del tipo de fragmentación original.

**O- Número de roturas.** En este apartado se valora el grado de fragmentación de los huesos. Además de las categorías utilizadas por Badiola (2004) y Astibia et al. (1999b) (hueso entero; una fractura; dos fracturas; y tres o más fracturas), se ha añadido el estado “roturas indeterminadas”. En ésta última se incluyen las roturas producidas por las plantas actuales que impiden determinar cuántas fracturas presentaba el hueso en la acumulación, así como los fósiles fracturados en las labores de extracción.

**P- Forma geométrica.** Se han utilizado las mismas categorías empleadas por Badiola (2004) y Astibia et al. (1999b): restos en forma de cubo o esfera; elongados, si presentan un eje significativamente más largo que los otros; huesos planos, y restos de forma cónica.

#### 4.2.2.3. Trabajo de gabinete

Todos los datos tomados tanto en el campo como en el laboratorio se han analizado con el programa Microsoft EXCEL 365 ProPlus, con el que se han realizado los conteos de datos e ilustrado los porcentajes de las distintas variables tafonómicas. Todos los datos tafonómicos de la **Tabla 4.1** se incluyen en el **Anexo 3**.

Para estudiar la orientación de los huesos a partir de los datos de dirección y buzamiento tomados en campo, se ha elaborado un diagrama de rosas que representa la frecuencia de las medidas de dirección. Este diagrama se ha realizado con el programa Stereonet 10 que agrupa los datos en intervalos de 10°. Para contrarrestar el propio buzamiento del nivel que contiene los huesos se ha abatido el plano.

Para estimar el número mínimo de individuos (MNI) presentes en el área excavada representado por los especímenes identificados, se han utilizado distintos elementos según el grupo taxonómico. Para la estimación del MNI del sirenio *Sobrarbesiren* se han utilizado los cráneos y fragmentos craneales. En el caso de los testudinos se han utilizado los fragmentos de caparazón.

#### 4.2.2.4. Consideraciones previas

- Las variables tafonómicas se han codificado únicamente para los restos de macrovertebrados, no se han tenido en cuenta los restos de microvertebrados.
- El nivel fosilífero de CS-41 no se ha excavado en su totalidad, de manera que los datos presentados pueden presentar un cierto sesgo. Por ejemplo, la ausencia de mandíbulas en el yacimiento, de las que sólo se ha recuperado un pequeño fragmento, puede deberse a que no se depositaran en la acumulación o bien a que se encuentren en zonas que aún no se han excavado. A esto hay que sumar el hecho de que parte del nivel fosilífero se ha erosionado (ver Capítulo 3 de este volumen) y puede que este tipo de elementos hayan desaparecido de la acumulación.
- El yacimiento de CS-41 está expuesto en extensión y cubierto de vegetación, por lo que se trata de un suelo activo y los fósiles se ven afectados por la acción de las raíces que fracturan y separan los fragmentos de huesos, así como por invertebrados actuales como las lombrices que al remover el suelo contribuyen a dispersar los fragmentos. Esto dificulta la identificación y codificación de algunas variables tafonómicas, como puede ser el tipo de fracturas y el número de roturas, ya que huesos que se acumularon completos se han fracturado y sus fragmentos se han separado y/o destruido.
- La corrosión y fragmentación de los fósiles producida por la vegetación actual dificulta también la observación de otras variables como la meteorización, abrasión o la corrosión durante la fase bioestratinómica. La potencia del nivel con fósiles de vertebrados es de 79 cm y las raíces de las plantas llegan hasta la base del nivel fosilífero, por lo que muchos huesos están corroídos y/o fragmentados por las mismas. Las plantas afectan especialmente a las zonas de los huesos donde se encuentra el tejido esponjoso como son, por ejemplo, los extremos proximales de las costillas o los centros vertebrales.
- El estado de desarrollo ontogenético sólo se ha codificado para los mamíferos sirenios y los criterios seguidos se especifican en el apartado 2.2.3.3 del Capítulo 2 de esta Tesis Doctoral. Estos criterios se han aplicado tanto para el material craneal como el postcraneal, en la medida de lo posible. Los fósiles asignados a saurópsidos (testudinos y crocodilios) se han codificado como indeterminados ya que la edad de este grupo de fósiles es difícil de estimar (Astibia et al., 1999b).
- Todos los restos han sido codificados por la misma persona, la autora de esta Tesis Doctoral, para mantener un criterio constante en la identificación de variables como la meteorización o la abrasión, y evitar así errores en la interpretación en la medida de lo posible.



## 4.3. Resultados

### 4.3.1. Datos del yacimiento

#### Nivel fosilífero y área excavada

En el yacimiento de CS-41 existe un único nivel fosilífero que abarca una potencia de 79 cm (dato de z mínima -13 cm y dato de z máxima 66 cm) (**Fig. 4.4**). Este nivel se compone de margas limolíticas masivas de color marrón. Debido a que el nivel está expuesto, este nivel ha sido parcialmente erosionado, sobre todo hacia el sur. La dirección y el buzamiento de la capa son N20°/5°.

En las cinco campañas de excavación de CS-41 se han abierto un total de 23 cuadrículas de 1m x 1m, de las cuales 18 se han excavado al completo, es decir, se ha llegado hasta el nivel base, mientras que 5 cuadrículas se han excavado parcialmente (cuadrículas 19 a 23, **Fig. 4.3**). Además, se excavó un montículo localizado en la parte sur del yacimiento (**Fig. 4.3**, Cata Sur), en el que se conservaba una pequeña parte del nivel fosilífero. Así pues, aproximadamente se han excavado 22 m<sup>2</sup>.

### 4.3.2. Datos de la asociación fósil

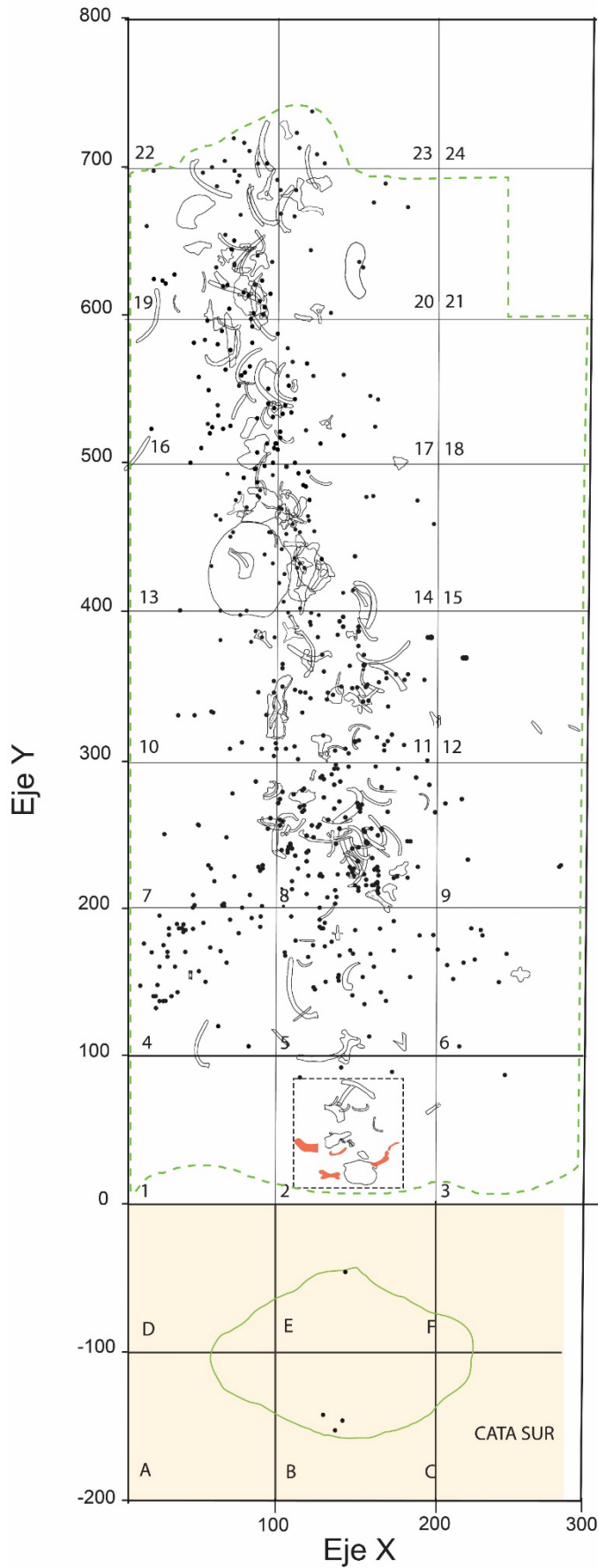
#### Tamaño de la muestra

La muestra tafonómica analizada consta de 703 fósiles de vertebrados procedentes de un mismo nivel. Del total, 675 corresponden a los restos extraídos en las campañas de excavación y 28 (siglas CS41-1.A a CS41-15, **Anexo 3**) corresponden a restos que se recuperaron en la campaña de prospección de mayo del 2009, antes de establecer el área de excavación de referencia (véase la **Fig. 4.3**).

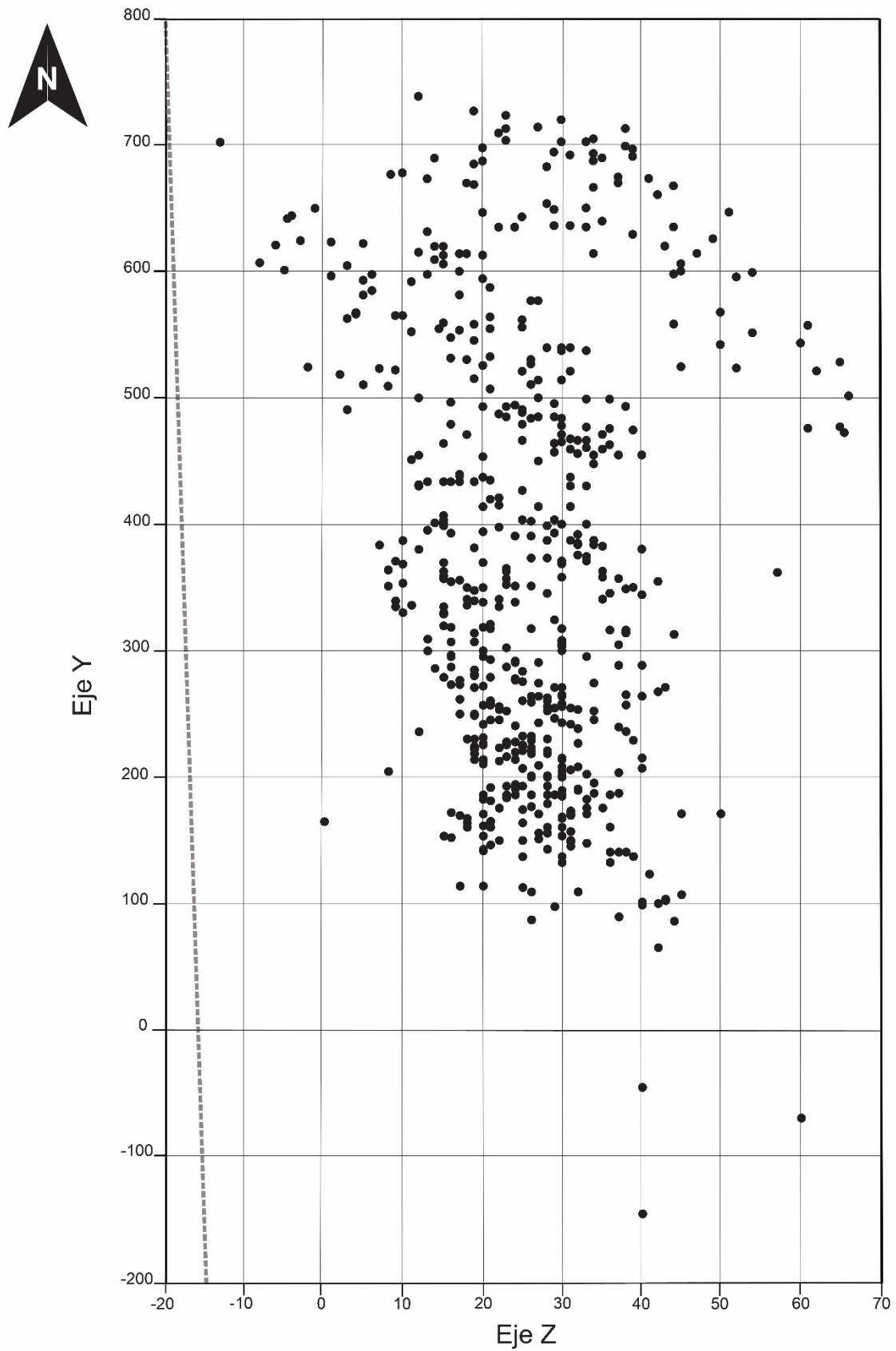
#### Diversidad taxonómica

La asociación fósil del yacimiento de CS-41 se compone de macro y microvertebrados, invertebrados y restos vegetales (véase el apartado 3.3 del Capítulo 3 de este volumen).

El total de especies de vertebrados identificadas a partir de la muestra tafonómica es de 5 (Tabla 4.2): el mamífero sirenio *Sobrarbesiren cardieli* (Díaz-Berenguer et al., 2018a; 2019), dos testudinos, la pleurodira *Eocnochelus eremberti* (Pérez-García et al., 2019), y una criptodira indeterminada, y los crocodilios *Asiatosuchus* y un tomistomino indeterminado (Díaz-Berenguer et al., 2017a). La diversidad taxonómica del yacimiento es baja con respecto al NISP (número de especímenes identificados) total de la muestra estudiada (**Fig. 4.5**, **Tabla 4.2**). Sin embargo, la diversidad taxonómica del CS-41 incrementa considerablemente si



**Figura 4.3.** Diagrama de distribución espacial horizontal de los fósiles de vertebrados de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41). La línea verde discontinua marca el área excavada. Los números que aparecen en cada cuadrícula, abajo en el margen izquierdo, corresponden a la enumeración de las cuadrículas (p. ej., la cuadrícula 2 es la que se encuentra entre las coordenadas de 100-200 de X y 0-100 de Y). Los datos incluidos dentro de un cuadro negro con trazo discontinuo en la cuadrícula 2 son los extraídos durante la fase de prospección de mayo de 2009. Los huesos marcados en rojo son algunos de los restos recogidos en superficie durante el descubrimiento del yacimiento, y se encuentran en el Museo Paleontológico de La Mata (Abizanda, Comarca de Sobrarbe).



**Figura 4.4.** Diagrama de distribución espacial según los ejes Y y Z (en cm) de los fósiles de vertebrados de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41). Obsérvese que la escala es diferente entre ambos ejes. La línea gris discontinua marca el buzamiento de la capa.



añadimos al listado los microfósiles de vertebrados recuperados en los triados de sedimento (véase el apartado 3.3 del Capítulo 3 de este volumen). Entre estos se han identificado un selacimorfo, dos batoideos, al menos dos especies de osteíctios, un lacértido, el crocodilio cf. *Diplocynodon*, un teridomido y un primate, además de un ootaxón. En total, la asociación fósil de CS-41 se compone de al menos de 14 especies de vertebrados.

Con respecto al número mínimo de individuos (MNI, **Tabla 4.2**) se han contabilizado al menos 8 individuos de *Sobrarbesiren cardieli* (53,33% del MNI total de vertebrados identificados) y 4 individuos de *Eocnochelus eremberti*, además de una posible criptodira, obteniendo un MNI de 5 para los testudinos (33,33%). Los especímenes de crocodilios son escasos, pero representan 2 especies distintas, por lo que se ha registrado un MNI de 2 (13,33%).

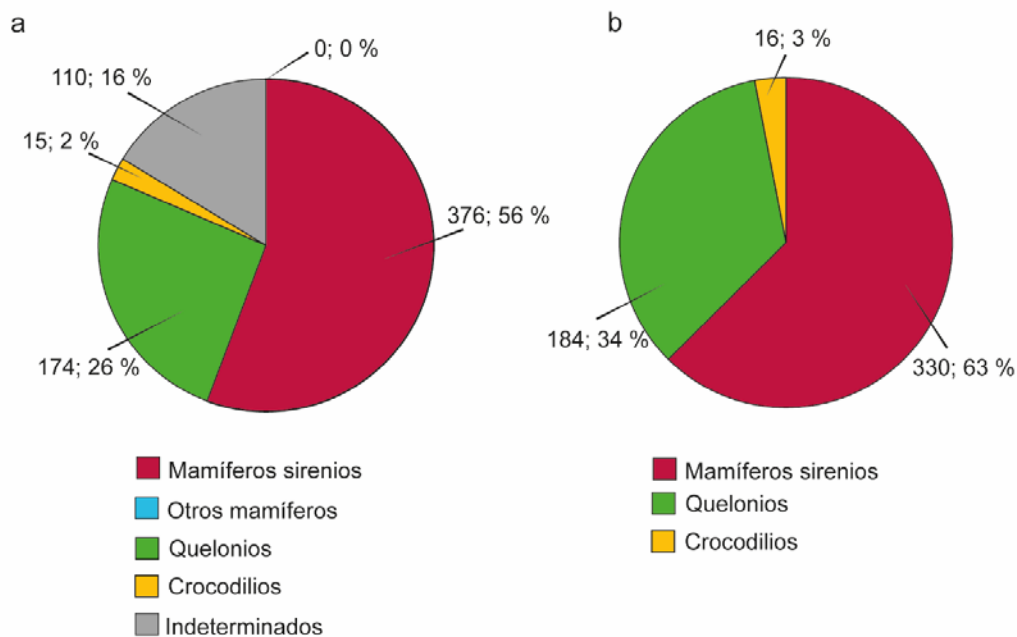
**Tabla 4.2.** Número de fósiles de macrovertebrados del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41).

	Sirenios	Testudinos	Crocodilios	TOTAL
Cráneos y elementos craneales	22	0	0	22
Dientes aislados	8	0	12	20
Vértebras	87	5	0	92
Costillas y elementos esternales	162	0	3	165
Huesos de la cintura pectoral	8	5	0	13
Huesos de la extremidad anterior	31	1	0	32
Huesos de la cintura pélvica	4	0	1	5
Huesos de la extremidad posterior	8	2	0	10
Elementos dérmicos	0	169	0	169
<b>NISP</b>	330	182	16	528
<b>MNI</b>	8	5	2	15
<b>Número de especies</b>	1	2	2	5

### Estado de desarrollo de los individuos

Un 15% del total de la muestra tafonómica corresponde a restos de individuos juveniles, un 38% a individuos subadultos-adultos jóvenes y un 47% a indeterminados (**Fig. 4.6, a**). En este último grupo se incluyen el total de restos de testudinos y crocodilios, para los que no se ha establecido un criterio que determine su estado ontogenético, así como los fósiles de sirenios de edad indeterminada.

Con respecto a los sirenios, la asociación se compone de individuos juveniles, subadultos y adultos jóvenes, estos dos últimos agrupados en una misma categoría. Los especímenes de individuos juveniles suponen un cuarto del total de la muestra (26%), los subadultos y adultos jóvenes aproximadamente la mitad de la muestra (56%) y un 20% son indeterminados (**Fig. 4.6, b**). Entre los fósiles atribuidos a juveniles, se ha propuesto que algunos restos puedan



**Figura 4.5.** Frecuencia relativa de los distintos grupos taxonómicos de vertebrados del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41) en base al total de restos recuperados (a) y al NISP (número de especímenes identificados) (b). El valor 0; 0% corresponde con la categoría “Otros mamíferos”.

pertenecer a individuos perinatales o fetos (ver Capítulo 5 de este volumen). Cabe destacar, además, que no se han identificado restos que indiquen la presencia de individuos adultos de edad avanzada o seniles entre los restos craneales de CS-41, es decir, individuos con un pronunciado desgaste en el M<sup>3</sup>. Ahora bien, si alguno de los elementos postcraneales atribuidos a adultos pertenece a individuos seniles no se ha podido diferenciar. Así pues, se estima que la mitad del NMI de sirenios (4) son juveniles y la otra mitad son subadultos-adultos jóvenes, es decir, la proporción de juveniles y subadultos-adultos es de 1:1.

### Representación de los elementos esqueléticos

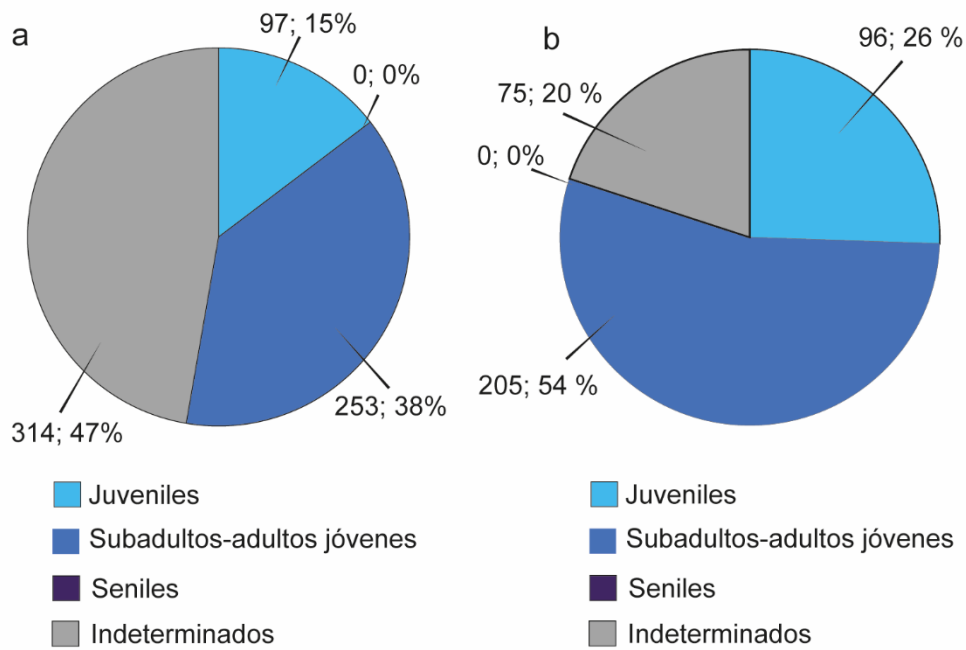
Los elementos más abundantes en la muestra son las vértebras, costillas y elementos esternales, que representan un 37% del total (Fig. 4.7). Este resultado es de esperar si tenemos en cuenta la abundancia relativa de individuos de sirenios en el yacimiento (Tabla 4.2) y que las vértebras y costillas son los huesos más numerosos del esqueleto. El segundo grupo más representado son los elementos dérmicos compuesto únicamente por los caparazones y placas de tortugas (24%). En este caso también, el resultado está relacionado con el número mínimo de individuos de testudinos presente en CS-41 (Tabla 4.2). Además, los elementos dérmicos de este grupo de animales suelen ser muy abundantes en los yacimientos paleontológicos. Aunque en la asociación fósil de CS-41 hay 3 especies de crocodilios (véase el apartado 3.3 del Capítulo 3 de este volumen), no se ha identificado ningún osteodermo. Los restos más escasos son los elementos craneales y dientes aislados, que suman un 6% del total de la muestra, y los elementos del esqueleto apendicular, que

corresponden al 8% de la muestra. Cabe destacar la ausencia casi total de mandíbulas en el área excavada (únicamente se ha recuperado un pequeño fragmento), así como la ausencia de chevrones y tibias de mamíferos sirenios.

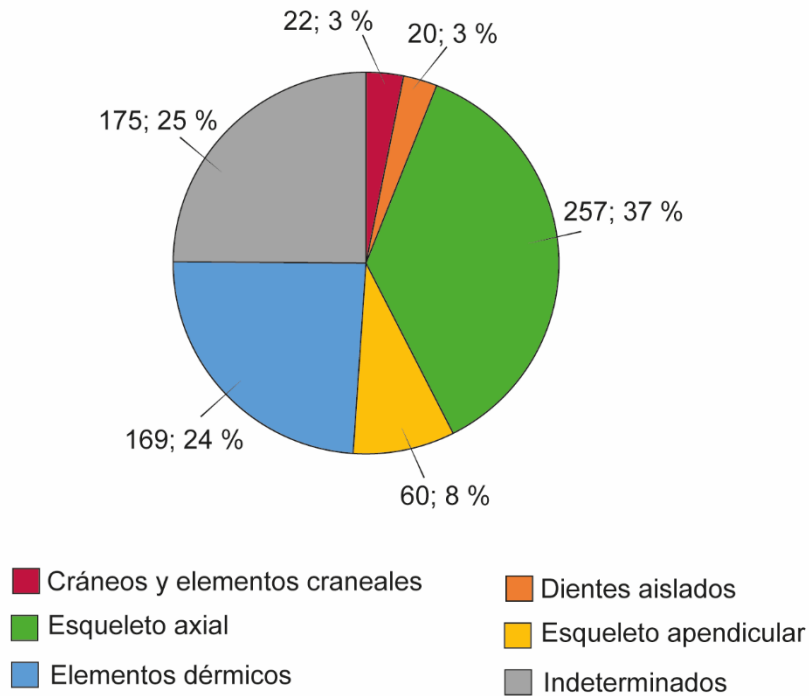
El NMI de individuos de sirenios se ha estimado en 8 en CS-41. Si comparamos el número de especímenes recuperados de vértebras y costillas, por ser éstos los elementos más abundantes de su esqueleto, con el número esperado de acuerdo con el MNI, se observa una muestra muy sesgada. El número total de vértebras que componen la serie vertebral de *Sobrarbesiren* es desconocido, pero se asume que posee al menos 7 cervicales, 19 torácicas, 4 lumbares, al menos 2 sacras y 20 caudales al compararlo con otros sirenios del Eoceno (véase el Capítulo 5 de este volumen), siendo el total estimado 52 vértebras por individuo. Teniendo en cuenta que el MNI es 8 el cómputo total es de 416 vértebras. El NISP para las vértebras es 87 (**Tabla 4.2**), que es un valor mucho más bajo que el esperado (**Fig. 4.8**). Además, el NISP sobrevalora el número de elementos que componen la muestra, ya que contabiliza todos los fragmentos de un elemento y no sólo los elementos completos. Sucede lo mismo en el caso de las costillas. Si un individuo posee aproximadamente 19 pares de costillas, el número esperado para 8 individuos sería un total de 308, mientras que el NISP es de 160, es decir, aproximadamente la mitad (**Fig. 4.8, Tabla 4.2**). Dentro de los elementos del esqueleto apendicular, los más abundantes son las escápulas y los fémures. Si comparamos el NISP de estos especímenes con respecto al número de elementos esperados según el MNI, se han preservado aproximadamente la mitad de los elementos esperados en el caso de las escápulas y únicamente un cuarto en el caso de los fémures (**Fig. 4.8**).

### **Grado de articulación-desarticulación**

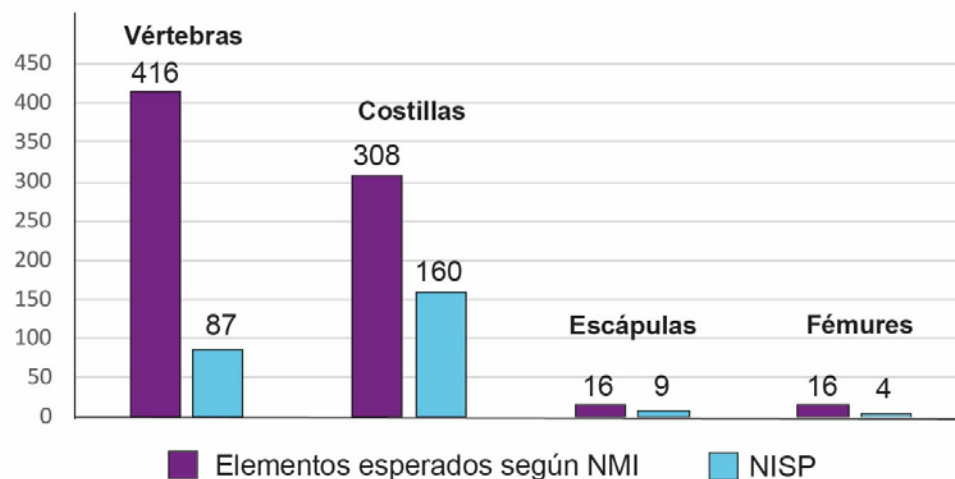
Todos los fósiles recuperados en CS-41 aparecen desarticulados, con excepción de un caparazón de la pleurodira *Eocenocheilus* y varios fragmentos de petos asignados al mismo taxón (Moreno-Azanza et al., aceptado). Tampoco se han identificado elementos asociados que puedan pertenecer a un mismo individuo durante los trabajos de excavación. En algunas cuadrículas existe una alta concentración de costillas y vértebras (**Fig. 4.3**), pero dado que se han identificado al menos 8 individuos de sirenios en el yacimiento, es difícil discernir si estas posibles asociaciones se deben a que pertenecían a un mismo individuo o a la propia hidrodinámica de los huesos. Para analizar esta cuestión se realizó un montaje de la campaña de excavación del año 2010 en el Laboratorio de Paleontología de vertebrados de la Universidad de Zaragoza (**Fig. 4.9**). Se dibujó un sistema de cuadrículas similar al del campo y se dispusieron los fósiles aproximadamente en la misma posición y orientación que aparecieron en la campaña de excavación. En general no se observó una asociación de elementos. En la cuadrícula 8 se observó una acumulación de numerosas costillas y vértebras, no obstante, estos elementos parecen representar a al menos 3 individuos diferentes, ya que aparecen mezcladas costillas de gran talla y muy engrosadas; es decir, con un alto grado de paquiostosis que han sido asignadas a individuos adultos, junto con otras costillas más pequeñas y carentes de engrosamiento y que son asignadas al menos a dos juveniles distintos.



**Figura 4.6.** Frecuencia relativa de las distintas categorías de desarrollo de todos los restos de vertebrados (a) y únicamente de los mamíferos sirenios (b) del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41). Los valores 0; 0% corresponde con la categoría “Seniles”.



**Figura 4.7.** Frecuencia relativa de los diferentes elementos esqueléticos del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41).



**Figura 4.8.** Representación gráfica en la que se muestra el número de elementos esperados de algunos huesos de sirenio de acuerdo con el NMI (en morado) interpretado en el yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41), frente al NISP observado (en azul).

En esta cuadrícula también aparecen abundantes arcos vertebrales de individuos juveniles, pero un único centro vertebral desarticulado.

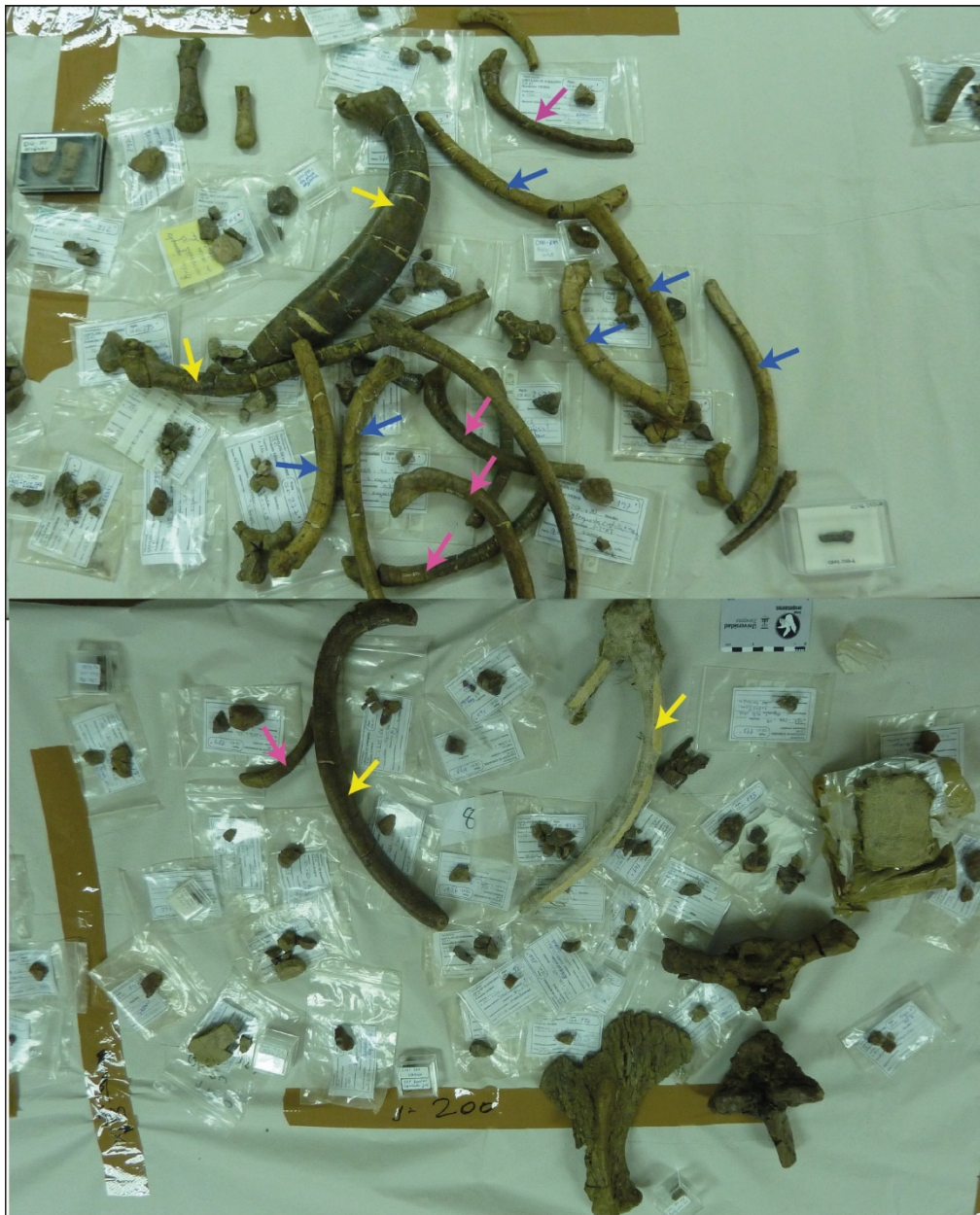
### Distribución espacial

Para estudiar la distribución espacial se han utilizado los datos de dirección y buzamiento de 132 especímenes. El diagrama en rosa obtenido a partir de los datos de dirección de los restos fósiles no indica ninguna orientación preferente. El valor máximo se acumula entre los 0 y los 10 grados y está representado por el 12% de la muestra, mientras que el vector medio es  $345,5^\circ$  (**Fig. 4.10, a**). Con respecto al buzamiento o inclinación de los restos, el valor máximo registrado es de  $29^\circ$ . Sin embargo, valores superiores a  $15^\circ$  sólo ocurren en un 9% de la muestra total. La gran mayoría de los restos aparecen en una posición horizontal o subhorizontal (**Fig. 4.10, b**).

### Densidad espacial y densidad por cuadrícula

De los 703 fósiles de macrovertebrados extraídos en el yacimiento de CS-41, en un área aproximada de  $22 \text{ m}^2$ , se estima una media de 32 especímenes por  $\text{m}^2$ . Si únicamente consideramos los fósiles identificados (NISP), estos valores se reducen a  $24 \text{ fósiles}/\text{m}^2$ .

El tamaño del área de acumulación expuesta en CS-41 hasta el momento es de aproximadamente  $22 \text{ m}^2$ . La distribución de los especímenes en la horizontal no es homogénea con respecto a la superficie total excavada (**Fig. 4.3**). La mayor acumulación de fósiles se encuentra en las cuadrículas centrales, y paralelamente al eje X, principalmente entre las coordenadas X 100-200 cm (**Fig. 4.3**). Entre éstas, las cuadrículas que mayor densidad de restos presentan son la 8 y la 11, con 115 y 94 restos, respectivamente. La acumulación es mucho menor en el resto de las cuadrículas (**Fig. 4.11**), con menos de  $5 \text{ restos}/\text{m}^2$  en la



**Figura 4.9.** Representación de la cuadrícula 8 del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41) en el Laboratorio de Paleontología de vertebrados de la Universidad de Zaragoza. Los huesos están colocados con su posición y orientación aproximada según los datos de campo. Las flechas de colores indican diferentes individuos de acuerdo con el tamaño de los especímenes: amarillo (individuos adultos), morado y azul (individuos juveniles). Fotografía: Ester Díaz-Berenguer.

mayoría de ellas. El bajo número de fósiles en las cuadrículas 22 y 23 se debe a que se han excavado parcialmente.

De acuerdo con Behrensmeyer (1991), una asociación fósil dispersa ocupa de  $10^3$  m<sup>2</sup> a varios km<sup>2</sup>, mientras que un bonebed, o asociación agrupada, ocupa de 10 a  $10^3$  m<sup>2</sup> (salvo excepciones). El yacimiento de CS-41, con un tamaño de 22 m<sup>2</sup> y una densidad de 32 especímenes por m<sup>2</sup>, presenta una distribución agrupada, es decir, se trata de un bonebed.

### 4.3.3. Características de los fósiles

#### Grado de fragmentación

Para este apartado se ha utilizado una muestra tafonómica de 648 fósiles. Los fósiles con fracturas indeterminadas son los más abundantes en la muestra (**Fig. 4.12, a**). Este tipo de roturas se han atribuido principalmente a las fracturas transversales limpias producidas por la acción de las raíces de las plantas actuales o durante el proceso de excavación. Este tipo de roturas enmascaran si los restos fueron acumulados enteros o si sufrieron algún tipo de rotura en las fases bioestratinómica y/o fosildiagenética. Sucede lo mismo con la variable “número de roturas”; el grupo más abundante es la categoría “indeterminada” debido a estas mismas causas (**Fig. 4.12, b**).

Por lo que respecta al resto de las categorías de tipo de rotura, las de la fase bioestratinómica son escasas. Sólo han sido identificadas en 35 especímenes (5%). No se han observado roturas concoidales en los huesos de sirenio, pero sí roturas irregulares (**Fig. 4.2, b**). Las roturas transversales limpias suponen un 3% de la muestra y son roturas de la fase fosildiagenética; es decir, las producidas con posterioridad al enterramiento de los fósiles (p. ej., durante la compactación litostática, **Fig. 4.2, c**). Puede que este valor se encuentre subestimado, ya que por la acción de las plantas actuales, en muchos restos no se ha podido observar el tipo de rotura original.

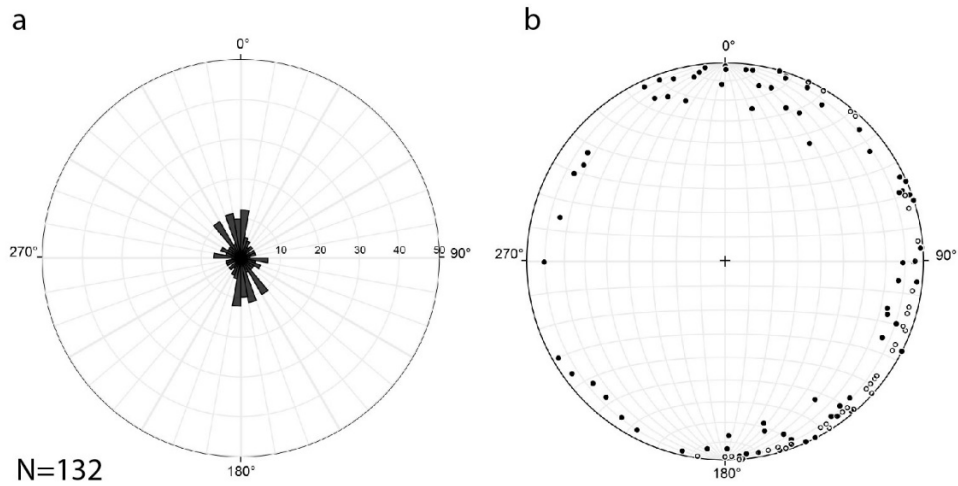
Por otra parte, cabe destacar que los elementos enteros (25%) son los más abundantes (exceptuando la categoría de indeterminado) y que los que muestran 3 o más fracturas son escasos (11%) (**Fig. 4.12, b**). Además, el valor de elementos enteros probablemente está subestimado, principalmente en el caso de los restos de sirenios debido a las fracturas producidas por las plantas actuales.

#### Meteorización, abrasión, corrosión y bioerosión

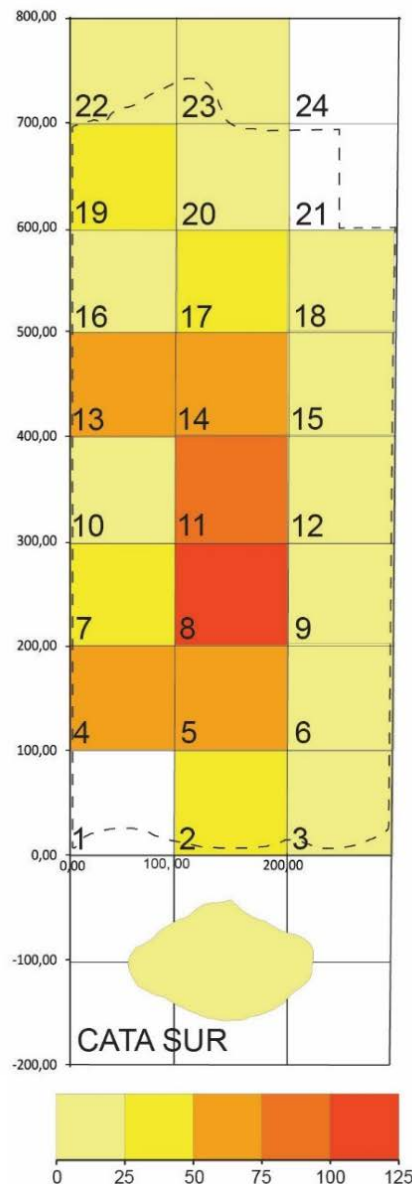
Las variables de meteorización, abrasión, corrosión y bioerosión se han codificado en 614 especímenes. La mayoría de los fósiles recuperados en CS-41 presentan la superficie intacta. El porcentaje de especímenes que presentan evidencias de meteorización por exposición aérea, abrasión, corrosión o bioerosión, es menor al 3 % de la muestra en cada una de estas variables (**Fig. 4.13**).

En algunos fósiles se observa corrosión superficial en forma de canales dendríticos, pero estos restos se encontraban muy cerca de la superficie y se han atribuido a las raíces de plantas actuales (**Fig. 4.14, a**). Behrensmeyer (1991) sugiere que este tipo de marcas pueden producirse tanto antes del enterramiento como después de la mineralización del hueso. En el esmalte de algunos dientes se observa una red de surcos blancos que podría estar relacionado con la corrosión producida durante la fosildiagénesis por ácidos húmicos formados a partir de la descomposición de la materia orgánica (Badiola et al., 2009b).

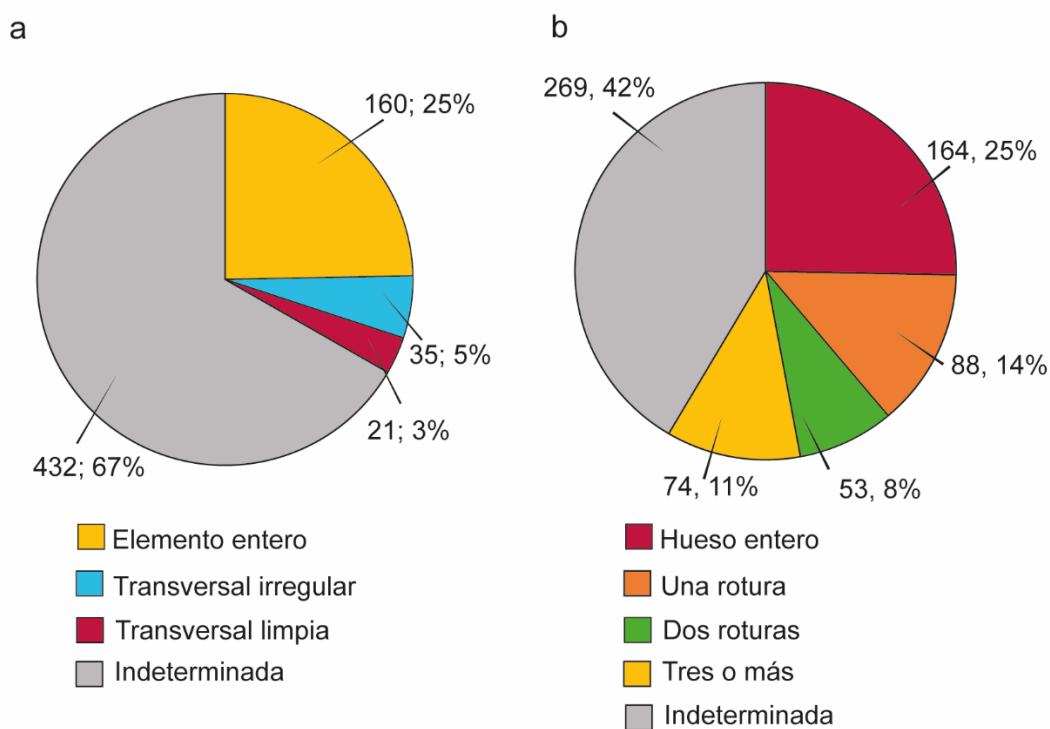




**Figura 4.10.** Representación de la distribución espacial de los fósiles de vertebrados del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41) según la dirección (a) y el buzamiento (b) de los restos.



**Figura 4.11.** Densidad de fósiles por cuadrícula en el yacimiento de CS-41



**Figura 4.12.** Representación gráfica de las frecuencias relativas del tipo de rotura (a) y número de roturas (b) contabilizadas en los fósiles del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41).

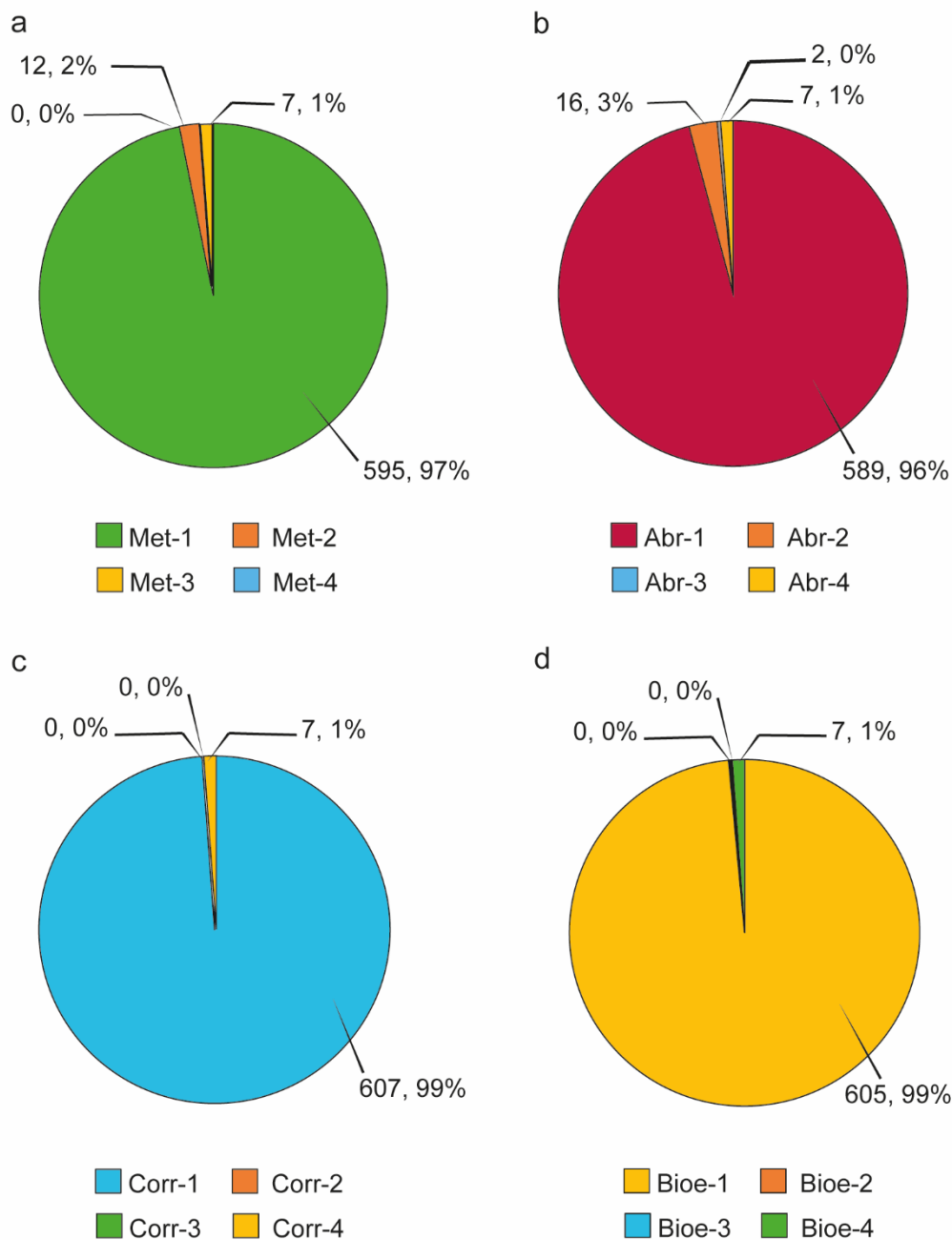
Por lo que respecta a la bioerosión producida en la fase biostratinómica, únicamente en dos especímenes asignados a individuos juveniles de sirenios, se han observado posibles mordiscos de vertebrados (**Fig. 4.14, b**). Con respecto a la bioerosión producida por invertebrados, no se han observado claras evidencias en ninguno de los especímenes.

En el caso de la abrasión, restos óseos con redondeamiento de aristas y vértices sólo se han observado en esquirlas de pequeño tamaño y en algunos de los dientes atribuidos al crocodilio *Asiatosuchus* (**Fig. 4.14, c y d**).

### Forma

Para analizar las variables de forma y tamaño, se han eliminado los especímenes con la combinación de valores de tipo de rotura/número de rotura 4/4, es decir, indeterminadas por los motivos que se detallan en el apartado de consideraciones previas. Así pues, el total de la muestra tafonómica utilizada para ambas variables es de 378 restos.

Con respecto a la morfología, el grupo dominante son los fósiles elongados que representan el 49% de la muestra (**Fig. 4.15, a**). Las formas plana y cubo o esfera también están bien representadas y suponen un cuarto de la muestra cada uno. El grupo menos abundante está formado por los especímenes de forma cónica. La dominancia de los elementos alargados se debe principalmente a la abundancia de costillas, así como vértebras con una espina neural

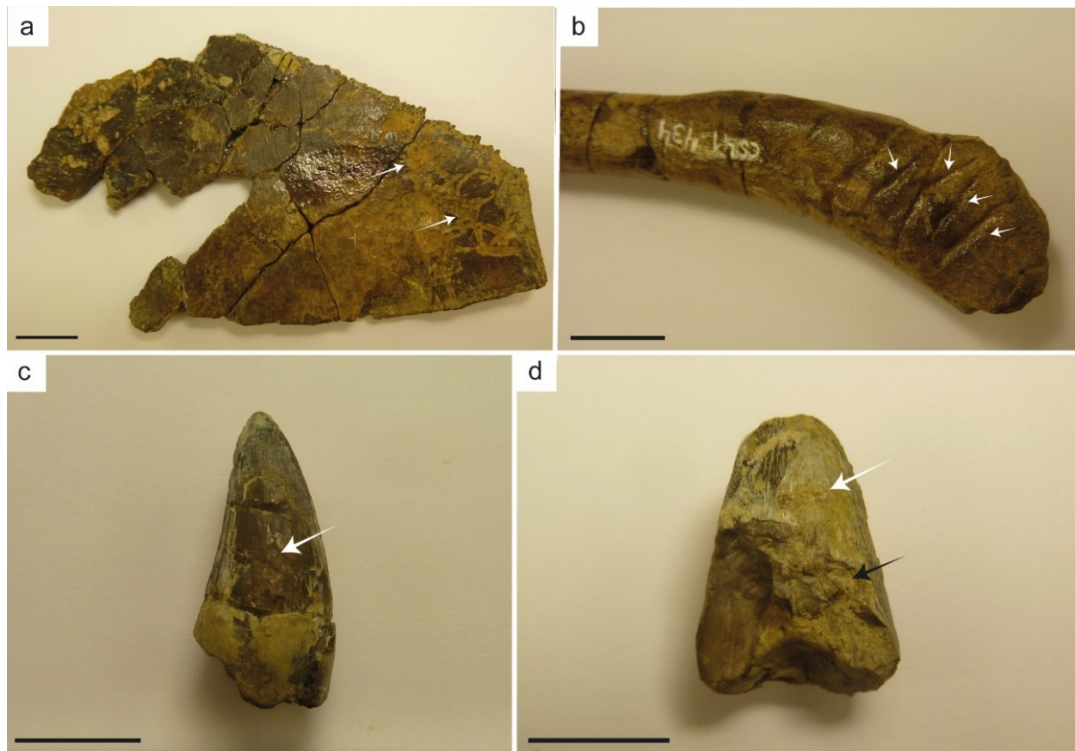


**Figura 4.13.** Representaciones gráficas de las frecuencias relativas de las variables meteorización (a), abrasión (b), corrosión (c) y bioerosión (d) del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41).

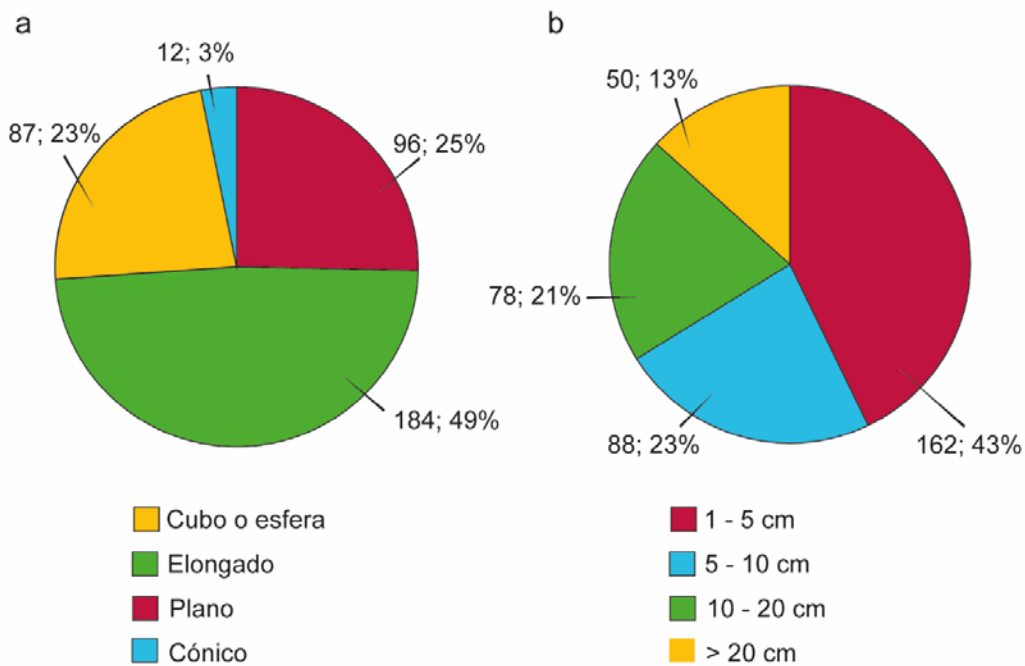
alargada que han sido consideradas también como elementos elongados al poseer un eje significativamente más largo que los otros. Los elementos cónicos representan los escasos dientes de crocodilios.

### Tamaño de los restos óseos

Los huesos de tamaño menor a 5 cm predominan en la muestra (43%) debido, principalmente, a los fósiles de individuos juveniles y las placas de testudinos, pero también a los especímenes con un tipo de rotura indeterminada, por lo que este valor podría variar al



**Figura 4.14.** **a**, CS-41-8, placa de testudino con marcas dendríticas superficiales interpretadas como acción de las raíces de las plantas actuales. **b**, CS-41-434, costilla juvenil de *Sobrarbesiren* con posibles marcas de mordiscos. **c**, CS-41-392, diente de *Asiatosuchus* sp. con la superficie pulida. **d**, CS-41-32, diente de *Asiatosuchus* sp. con evidencias de abrasión (flecha blanca) y una posible rotura bioestratinómica (flecha negra). Escala: 1 cm. Fotografías: Ester Díaz Berenguer.



**Figura 4.15.** Representación gráfica de la frecuencia relativa según la forma geométrica (a) y el tamaño (b) de los restos fósiles de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41).

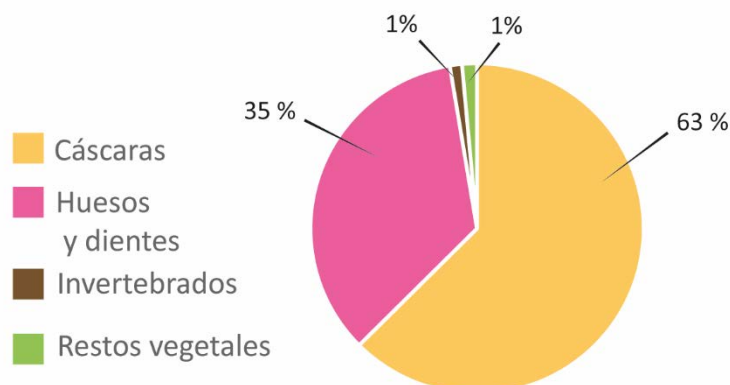
eliminarlos de la muestra (**Fig. 4.15, b**). El tamaño menos representado son los fósiles mayores de 20 cm, que únicamente suponen un 13 % del total.

#### 4.3.4. Consideraciones sobre los microfósiles

Aunque los microfósiles de vertebrados recuperados durante el triado de los sedimentos no se incluyen en este estudio tafonómico, con el fin de estudiar la abundancia relativa de los microrestos, se ha realizado un conteo de todos los microfósiles presentes en una muestra de 21 kg de sedimento. Los valores obtenidos se detallan en la **Tabla 4.3**. Se han recuperado un total 10.841 microfósiles que suponen 516,2 restos por kg de sedimento. Los microfósiles recuperados consisten en huesos, dientes, y cáscaras de huevo de vertebrados y restos de invertebrados y plantas. De acuerdo con los datos obtenidos, un 63% de los restos son cáscaras de huevo, un 35% otros fósiles de vertebrados y el 2% restante son invertebrados y restos vegetales (**Fig. 4.16**). CS-41 es un yacimiento anormalmente rico en cáscaras de huevo (ver explicación en el apartado 4.4.1.2 de este capítulo). Si se excluyen las cáscaras de huevo de la muestra, los microfósiles de vertebrados más abundantes son los restos de osteíctios, que están representados principalmente por otolitos, seguidos por los restos de condriictios y los crocodilios. Los micromamíferos y los escamosos no aparecen en este conteo (en la muestra de 21 kg de sedimento analizado), pero son, sin duda, los grupos menos abundantes. Sólo se han recuperado tres elementos dentales de micromamíferos y uno de escamosos en todo el sedimento triado (unos 600 kg de muestra).

**Tabla 4.3.** Número de microfósiles recuperados en una muestra de 21 kg de sedimento del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41). Modificada de Moreno-Azanza et al. (aceptado).

ELEMENTOS	Nº DE RESTOS	RESTOS POR KG DE SEDIMENTO
Cáscaras de huevo	6.777	322,7
Huesos y esquirolas indeterminados	3.758	178,9
Dientes de crocodilios	8	0,4
Dientes de condriictios	4	0,2
Dentículos dérmicos	4	0,2
Dientes de osteíctios	1	0,05
Fragmentos de dientes indeterminados	4	0,2
Otolitos	52	2,5
Moluscos gasterópodos	61	2,9
Moluscos bivalvos	10	0,5
Moluscos indeterminados	56	2,7
Restos de carofitas	15	0,7
Restos de plantas indeterminados	90	4,3
Foraminíferos	1	0,05
<b>Total de restos</b>	<b>10.841</b>	<b>516,2</b>



**Figura 4.16.** Representación gráfica de la abundancia relativa de los distintos tipos de microfósiles del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41). Modificado de Moreno-Azanza et al. (aceptado).

### Observaciones bioestratinómicas

Dada la gran abundancia de cáscaras de huevo, se analizaron para buscar alteraciones bioestratinómicas, como evidencias de meteorización, abrasión o bioerosión, que permitieran explicar el origen de la acumulación. Únicamente se observa una mezcla de restos que presentan abrasión con otros que no, aunque la mayoría de los fragmentos conservan una morfología cuadrangular.

## 4.4. Discusión

CS-41 es un yacimiento compuesto principalmente por una asociación fósil de organismos que habitaban en medios costeros (véase apartado 3.3. en el Capítulo 3 de este volumen). Sin embargo, los datos geológicos apuntan a que el yacimiento se formó al rellenarse un canal abandonado de la llanura deltaica, es decir, en un medio transicional. Behrensmeyer y Hook (1992) incluyen los medios sedimentarios deltaicos con influencia fluvial, como es el caso del Delta de Sobrarbe (Ubeid, 2008), dentro de los ambientes fluviales. A continuación, se analizan los resultados bioestratinómicos de los macrofósiles de vertebrados y de las cáscaras fósiles de huevo, junto con aspectos sedimentológicos y paleoambientales, con el fin de comprender el mosaico de características que puede presentar una asociación fósil costera acumulada en un ambiente proximal e interpretar el origen y la formación del yacimiento de CS-41.

### 4.4.1. Aspectos bioestratinómicos

#### Tipo de asociación fósil

La asociación fósil de CS-41 es mixta, ya que se trata de un bonebed compuesto por macro y microfósiles (Eberth et al., 2007), de macro y microvertebrados (condictios y osteíctios, escamosos, crocodilios, testudinos, mamíferos sirenios, micromamíferos y abundantes cáscaras de huevo), invertebrados (gasterópodos, bivalvos y escasos fragmentos de equinodermos y crustáceos) y restos de plantas (escasas carofitas y fragmentos de madera).

Entre los macrofósiles de vertebrados, se han identificado cinco especies distintas. La diversidad taxonómica es, por lo tanto, baja (valores de 2 a 5 taxones según Eberth et al., 2007). Sin embargo, si incluimos los microfósiles el total de vertebrados identificados en CS-41 es de 14 especies, lo que indicaría una diversidad taxonómica alta (10 o más taxones de acuerdo con Eberth et al., 2007). Así pues, CS-41 es un yacimiento multitáxico, compuesto tanto de microfósiles como de macrofósiles.

Con respecto a los macrorrestos, más del 50% de los especímenes identificados pertenecen al sirenio *Sobrarbesiren cardieli* (NISP: 63%, **Fig. 4.5, b**) así como más de la mitad del total de individuos presentes en el yacimiento (NMI: 53, 3%). Esto indica que CS-41 es un yacimiento monodominante de *Sobrarbesiren* (NISP>50%; NMI >50, según Eberth et al., 2007). Las asociaciones fósiles de vertebrados monodominantes se forman y se desarrollan con mayor frecuencia en entornos con bajo potencial de transporte y reelaboración y a favor del factor biológico como la gregariedad u otro tipo de agrupación social de individuos de la misma especie (Eberth et al., 2007).

Los macrofósiles recuperados en CS-41, en general, están completos y bien conservados, si no se contabilizan las roturas indeterminadas (**Tabla 4.1**, variables N y O), relacionadas con fracturaciones y bioturbaciones en una fase fosildiagenética tardía a consecuencia de la acción de las raíces de plantas actuales. Por lo tanto, el porcentaje de elementos enteros seguramente es mayor (25%, **Fig. 4.12**). Aunque existen restos fracturados, no son abundantes los que tienen más de tres fracturas (**Fig. 4.12**) y son pocos (5%) los restos fracturados durante la fase bioestratinómica. Estos corresponden a restos con roturas transversales irregulares, de los cuáles únicamente 15 pertenecen a sirenios de los 376 especímenes asignados a este grupo. La mayoría de los restos presentan una superficie intacta; es decir, son escasos los restos que presentan meteorización, abrasión, corrosión y bioerosión bioestratinómica (3% de la muestra en cada una de estas variables (**Fig. 4.13**). Estas características, sumadas al hecho de que estén representadas todas las partes esqueléticas de *Sobrarbesiren*, incluyendo huesos de talla grande y pequeña, o restos que son poco y muy resistentes al transporte por una corriente fluvial, sugiere un corto periodo de exposición aérea o subacuática y la ausencia de un desplazamiento acusado de los restos antes de su enterramiento (Behrensmeyer, 1975; Boessenecker et al., 2014; Shipman, 1981, ver discusión más abajo). No obstante, los fósiles de *Sobrarbesiren* no están articulados. La esqueletización y desarticulación de sus huesos habría tenido lugar en una fase previa a la acumulación final. Por otra parte, las características bioestratinómicas de los macrofósiles son las mismas, excepto por el hecho de que algunos de los restos de *Eocenocheilus* están articulados y el 3% de restos arriba mencionados, lo que



indicaría historias bioestratinómicas parecidas al menos para los restos de *Sobrarbesiren* y *Eocnochelus* (Behrensmeyer, 1975). Todos estos datos indican que la acumulación de macrorrestos de vertebrados de CS-41 es parautóctona, es decir los restos producidos sufrieron un pequeño desplazamiento antes de su enterramiento. Como se ha comentado anteriormente, los deltas reciben aportes desde áreas costeras, así como aportes continentales transportados por el río. Entre estos últimos aportes podrían incluirse los escasos dientes de *Asiatosuchus* recuperados, ya que presentan una ligera abrasión y meteorización, y roturas bioestratinómicas (**Fig. 4.14, c y d**), y los fragmentos de placas ornamentadas asignadas a criptodiras, que son escasas y están desarticuladas. Estos restos probablemente sufrieron un transporte acusado desde su área de producción y por lo tanto se han interpretado como elementos alóctonos. Desde un punto de vista paleoecológico, corresponden a especies adémicas (véase apartado 3.3. del Capítulo 3).

### Tipo de acumulación y dispersión de los restos

En este apartado se han analizado, sobre todo, la representación esquelética, grado de articulación/desarticulación de los restos y el estadio ontogenético de los individuos del taxón monodominante de la muestra. Con estos resultados y los obtenidos en los apartados anteriores se han estudiado las cuatro variables que menciona Lyman (1994: p. 165, table 6.1) para describir el tipo de acumulación de macrorrestos del yacimiento de CS-41: **1)** el tipo de mortalidad de los individuos (individual o múltiple), **2)** si los principales agentes responsables de la acumulación son biológicos (muerte natural del individuo, si existe depredación o acción de carroñeros, etc.) o físicos (hidráulico o sedimentológico), **3)** si la acumulación de los restos está relacionada con una acción activa (restos con acusado transporte desde su área de producción) o pasiva (no transportados o sin transporte acusado desde su área de producción) y **4)** la duración de la misma (corta vs. larga o “*time-averaging*”).

Todos los fósiles recuperados en CS-41 están desarticulados, con la excepción de un caparazón completo y varios parciales asignados a *Eocnochelus eremberti*, y no se han observado asociaciones de huesos. Ahora bien, en la muestra tafonómica están representadas todas las partes esqueléticas de *Sobrarbesiren*: elementos craneales, huesos de la cintura escapular y pélvica, de los miembros anteriores y posteriores, y costillas y vértebras, siendo éstos últimos los más abundantes (37% del total). Sin embargo, proporcionalmente el elemento mejor representado son los cráneos, o al menos el hueso frontal, estando el resto de los huesos del esqueleto infrarrepresentados.

Voorhies (1969) definió tres grupos esqueléticos de acuerdo con su facilidad de transporte mediante un flujo de agua, basados en observaciones en esqueletos actuales desarticulados. Que una asociación esté compuesta únicamente por uno de los grupos de Voorhies (I, II o III) indica una selección por transporte de los restos. Voorhies determina que las costillas y vértebras, junto con el sacro y el esternón, son los elementos que primero se transportan en un flujo de agua (Grupo I). No obstante, este autor realiza sus observaciones para huesos de

ovejas y coyotes que tienen un volumen y una densidad menor que los huesos de sirenios, y probablemente unas propiedades hidrodinámicas diferentes, ya que la paquiosteoesclerosis se concentra principalmente en las costillas y vértebras (Domning y Buffrenil, 1991). En cualquier caso, en la muestra de CS-41 estarían representados todos los grupos (Grupos I, II y III) de Voorhies, lo que descartaría una selección hidráulica acusada de los mismos, evidenciaría la proximidad del área de producción de los restos (Behrensmeyer, 1975).

Behrensmeyer (1975) propone que el potencial de dispersión de los elementos depende principalmente de la talla, la forma y la densidad de los huesos húmedos, ya que éstos se comportan como partículas sedimentarias, de manera que estas variables influyen en los huesos incluidos en cada uno de los grupos determinados por Voorhies (1969). Behrensmeyer (1975) estudia el comportamiento de diferentes animales, incluyendo organismos de mayor talla que los estudiados por Voorhies, como un hipopótamo, una cebra y un cerdo. En el caso de los hipopótamos y los cerdos, que presentan unas proporciones quizá más similares a las de un sirenio, los elementos que forman parte del Grupo I, es decir, aquellos inmediatamente transportados por flotación o saltación en un flujo de agua, se reducen prácticamente a metápodos, falanges y sesamoideos, y también costillas en el caso de los cerdos. El resto de los huesos pasarían a formar parte del Grupo III, es decir, aquellos elementos que se resisten al transporte. Probablemente, un comportamiento similar podría asumirse para los huesos de *Sobrarbesiren* dada su talla, aunque el alto grado de osteoclerosis observado en sus huesos (véase Capítulo 7 en este volumen) limitaría su capacidad de absorción de agua y probablemente influiría en su comportamiento en un flujo de agua con respecto a los huesos de otros animales.

Como se ha comentado anteriormente, los elementos craneales de *Sobrarbesiren* son los mejor representados. Una situación similar se ha observado en las acumulaciones monodominantes de mamíferos marinos actuales del Delta de Colorado (Liebig et al., 2007). Además, los cráneos suelen aparecer en posición ventral en CS-41 (2/3 de los cráneos recuperados) al igual que los restos de *Pseudorca* (la falsa orca u orca negra) del Delta de Colorado, indicando que esta posición es posiblemente la más estable (Liebig et al., 2007). Por otro lado, que los elementos del esqueleto postcraneal de *Sobrarbesiren* están infrarrepresentados puede deberse a varias causas: **1)** puede que aún no conozcamos toda la acumulación porque no se ha excavado toda el área potencialmente fosilífera del yacimiento de CS-41; **2)** parte del nivel fosilífero se ha erosionado y estos restos pueden haber desaparecido; **3)** en el canal estudiado sólo se han acumulado una parte del conjunto de restos que se produjeron.

El grado de desarticulación de los fósiles depende del tiempo transcurrido desde la esqueletización del individuo hasta su enterramiento (Lyman, 1994). El tiempo necesario para que un animal se descomponga por completo y sus huesos se desarticulen es variable, dependiendo del ambiente en el que se deposite el cadáver, pero este proceso requiere de varios años (Liebig et al., 2007 y referencias). Los fósiles de CS-41 aparecen desarticulados, lo que indica que su esqueletización se produjo antes del enterramiento de los restos en el

canal. Sin embargo, la mayoría de los fósiles presentan una superficie intacta, lo que indicaría que los restos quedaron protegidos de las alteraciones bioestratinómicas durante un periodo de tiempo indeterminado durante el cual se descompusieron y desarticularon, antes de acumularse en el yacimiento de CS-41.

CS-41 representa una acumulación monodominante y múltiple de individuos de *Sobrarbesiren* (NMI: 8). Las acumulaciones monodominantes suelen interpretarse como muertes en masa relacionadas con un evento catastrófico (Eberth et al., 2007). En este tipo de acumulaciones, el patrón de mortalidad representa una población y el perfil de edades incluye a todos los individuos que componen una manada, habitualmente con una disminución del número de individuos según aumenta la edad, evidenciando la muerte repentina de un grupo (Behrensmeyer, 1991). Los fósiles asignados a *Sobrarbesiren* corresponden principalmente a individuos subadultos-adultos jóvenes (56% del NISP) y juveniles (26% del NISP), pudiendo pertenecer algunos restos a individuos perinatales. La ausencia de individuos de edad avanzada o seniles, podría concordar con el patrón de edades para una mortalidad en masa propuesto por Behrensmeyer (1991). En comparación, los yacimientos atricionales suelen presentar una distribución de individuos de tipo “U”, con un alto porcentaje de individuos juveniles –especialmente inmaduros– y seniles, y muy bajo de individuos adultos (Shipman, 1975; 1981). En CS-41 también se han identificado múltiples individuos del quelonio *Eocnochelus eremberti*, sin embargo, a falta de un criterio para establecer su estado ontogenético, no se puede determinar el patrón de edades existente.

En cuanto a los agentes responsables de la acumulación de los restos, CS-41 podría tener un origen mixto. Por un lado, podría clasificarse como una concentración biogénica intrínseca, es decir, debida al comportamiento de los organismos preservados según la definición de Rogers y Kidwell (2007), si consideramos que la acumulación se debe a una muerte en masa de los individuos. Por otro lado, los restos fueron desarticulados previamente a su enterramiento, y de acuerdo con las interpretaciones sedimentológicas, fueron acumulados en un canal distributivo abandonado de la llanura deltaica por un flujo de agua. El factor desencadenante de la acumulación es biogénico, pero en última instancia sería un proceso hidrodinámico el que acumula los restos, es decir, se trata de una acumulación física de acuerdo con Lyman (1994, p: 165).

Por lo que respecta al tipo de acumulación activa o pasiva, según los criterios establecidos por Lyman (1994: p. 162), la acumulación CS-41 es pasiva. Una vez se produjo la esqueletización y desarticulación de los restos, éstos fueron transportados por un proceso hidrológico hasta su lugar de enterramiento, pero este transporte no fue acusado dada la ausencia evidencias bioestratinómicas de un largo transporte de los fósiles, selección hidráulica o una dirección preferente de los huesos con eje largo (**Figs. 4.3 y 4.10, a**). Ahora bien, cabe destacar que dos de los cráneos de individuos subadultos-adultos jóvenes aparecieron superpuestos, uno sobre otro, en el yacimiento y cerca del elemento más grande recuperado, un caparazón completo del testudino *Eocnochelus*. Se observan además

acumulaciones de costillas que, como se argumenta anteriormente, no parece que sean de elementos asociados, sino una agrupación debida a sus características hidrodinámicas, o bien a que funcionen como trampa unas de otras.

El tiempo transcurrido entre la producción y el enterramiento de los restos es corto. Los restos fueron enterrados rápidamente dada la ausencia de evidencias de largos periodos de exposición aérea o subacuática.

Todos estos resultados indican que el lugar donde se produjeron los elementos tafonómicos, y el área de enterramiento de los restos, no estuvieron muy alejados. Liebig et al. (2007) observa que los restos de mamíferos marinos expuestos en el intermareal del Delta de Colorado, un ambiente de depósito parecido al de CS-41, se desintegran en un corto periodo de tiempo, de un año a otro, lo que apoyaría la interpretación de un corto periodo de tiempo desde la muerte del animal hasta el enterramiento de los restos.

En resumen, la acumulación de macrorestos de vertebrados del yacimiento de CS-41 se compone de múltiples individuos del sirenio *Sobrarbesiren* y el quelonio *Eocnochelus eremberti*. El factor que genera la acumulación es físico (hidráulico), aunque en base al patrón de edades descrito para *Sobrarbesiren*, el factor desencadenante pudo ser biogénico. La acción de acumulación es pasiva ya que no hay evidencias de un acusado transporte de los restos ni de selección fluvial, y el proceso sería corto. De acuerdo con Lyman (1994, tablas 6.2 y 6.3), estas características corresponderían con una acumulación debida a una mortalidad en masa. Yacimientos monodominantes y monotáxicos suelen interpretarse como muertes masivas acumuladas en un corto espacio temporal (Eberth et al., 2007), escenario que sería congruente con los datos obtenidos sobre CS-41. Además, uno de los criterios indicativos de yacimientos generados debido a una muerte en masa de individuos, es una asociación fósil con características biostratinómicas comunes (Liebig et al., 2007), como es el caso de CS-41. No obstante, distintos autores proponen que en este tipo de acumulaciones se pueden producir variaciones en la conservación de los elementos, dependiendo del tipo de hueso (Liebig et al., 2007 y referencias).

#### 4.4.1.1. Cáscaras de huevo

Entre los restos de microfósiles de CS-41, las cáscaras de testudinos son el elemento más abundante, con 322,7 cáscaras por kg de sedimento (**Tabla 4.3**). Este valor triplica el número de cáscaras por kg de sedimento muestreado en otras localidades formadas por atrición o transporte activo y acumulación de cáscaras (**Tabla 4.4**, y referencias). Una acumulación como esta sería esperable en zonas cercanas a áreas de nidificación. La técnica más común para diferenciar áreas de nidificación de otras formas de acumulación es la relación de fragmentos de cáscaras posicionados con la concavidad hacia arriba o hacia abajo (p. ej., Hayward et al., 2000; Imai et al., 2015; Wang et al., 2014). Sin embargo, el pequeño tamaño de las cáscaras recuperadas en CS-41 impide recolectarlas durante la excavación del

yacimiento y sólo puede identificarse durante el triado de los sedimentos. Por un lado, la ausencia de huevos completos y cáscaras de gran tamaño, así como la litología de CS-41, limos de una llanura deltaica (véase el Capítulo 3), son ecológicamente inadecuados como área de nidificación de tortugas, pero podrían corresponder con una acumulación por transporte. Por otro lado, los datos tafonómicos parecen indicar un corto lapso de tiempo entre el desmantelamiento de los nidos y la resedimentación de los restos (más detalles en Moreno-Azanza et al., aceptado).

**Tabla 4.4.** Tabla comparativa del número de fragmentos de cáscara por kilogramo de sedimento en varios yacimientos con cáscaras de huevo.

Yacimiento	Paleoambiente	Cáscaras/Kg	Referencias
Buenache de la Sierra (España)	Fluvial, llanura aluvial	2,4	Buscalioni et al. (2008)
Pochancalo 1 (España)	Fluvial, abanico de derrame	3,5	Gasca et al. (2012).
Colladico Blanco 2 (España)	Lacustre, atricional	13,6	Gasca et al. (2012)
Cuesta Corrales 2 (España)	Lacustre, relacionado con nidos	107	Moreno Azanza (2014)
Castejón de Sobrarbe-41 (España)	Deltaico, intermareal	212	Moreno-Azanza et al. (aceptado)

Todas las especies de pleurodiras actuales son taxones de agua dulce que nidifican en diferentes ambientes lénticos y lóticos de sistemas continentales y deltaicos modernos (ver Pérez-García, 2017 y referencias). Sin embargo, la pleurodira del Eoceno *Eocenocheilus eremberti* habitaría cerca de zonas costeras (Pérez-García et al., 2019; Pérez-García y Smith, 2017). La zona litoral del complejo deltaico de Sobrarbe está dominada por depósitos lodosos, como evidencia la gran cantidad de lutitas y limos en la sección levantada en CS-41 (véase Capítulo 3, **Fig. 3.4**). Las tortugas actuales prefieren los sedimentos arenosos para depositar sus huevos (Kuchling, 1999) y todas las tortugas marinas excavan en suelos arenosos de la zona supramareal (Bonach et al., 2011; Hendrickson y Balasingam, 1966; Stancyk y Ross, 1978) utilizando únicamente sustratos de arcilla y lodo cuando la arena es escasa. Incluso en estos casos, nidificar en sustratos lodosos da lugar a una alta mortalidad, debido a las diferencias en el intercambio de humedad y temperatura en estos nidos (Marco et al., 2017; Mortimer, 1990). Si no existen barras arenosas disponibles en su hábitat, especies como la criptodira fluvial *Batagur baska* viajan varias decenas de kilómetros río arriba para encontrar sustratos adecuados para nidificar (Kuchling, 1999; Pritchard, 1979). En los alrededores del yacimiento de CS-41 había disponibilidad de sustratos arenosos, tales como barras arenosas entre los canales distributarios de la llanura deltaica (**Fig. 4.17**). Una posible explicación a la gran abundancia de cáscaras de huevo podría ser que estas barras fueran utilizadas como área de nidificación recurrente, donde múltiples hembras de tortugas depositaran sus huevos. Los nidos de tortugas enterrados no producen superficies de acumulación cuando los huevos eclosionan (Jackson et al., 2015). Por lo tanto, estas nidadas deben haber sido exhumadas por un evento erosivo, posiblemente relacionado con una tormenta que exhumó y destruyó

los huevos y los acumuló en un canal tributario de las proximidades, quizá a unos cientos de metros de área fuente.

#### 4.4.2. Aspectos sedimentológicos y paleoambientales

El yacimiento de CS-41 consiste en un único nivel fosilífero que abarca una potencia de 79 cm y está compuesto por margas limolíticas masivas de color marrón, interpretadas como facies de llanura deltaica (véase más detalles en el Capítulo 3). La secuencia general de la sección de CS-41, de 50 m de potencia, refleja la transición de un ambiente de alta energía en el frente deltaico a un ambiente de baja energía en la llanura deltaica, donde se sitúa CS-41, en un único pulso regresivo. Los fósiles de vertebrados se acumulan en un área de aproximadamente un metro de ancho por seis metros de largo, aunque la acumulación describe un sigmoide y su anchura varía longitudinalmente (**Fig. 4.3**). La base del nivel fosilífero es irregular y pseudocanaliforme, mientras que su parte superior está erosionada.

Los bonebeds formados en ambientes deltaicos son escasos en el registro fósil comparados con otros medios como los fluviales, lacustres o marinos y costeros (Behrensmeyer, 2007, tabla 2.2). De acuerdo con los estudios geológicos del Delta de Sobrarbe, éste era un delta dominado por los ríos y afectado por continuas tormentas (Dreyer et al., 1999; Ubeid, 2008). CS-41 se habría formado al rellenarse un canal distributivo abandonado de la llanura deltaica durante un único evento (Díaz-Berenguer et al., 2018a). Este ambiente recibiría sedimentos desde las áreas supramareal, intermareal y submareal, así como sedimentos fluviales.

Behrensmeyer (1988) propone dos modelos tafonómicos de rellenos de canal para asociaciones de vertebrados atricionales: rellenos de canal formados tanto por sedimento de grano grueso como fino. Los rellenos de canal de grano fino, como es el caso de CS-41, corresponden a canales abandonados e indican un abandono repentino y una reducción drástica de la energía necesaria para transportar sedimentos gruesos o una barrera para el suministro de sedimentos. La asociación de huesos de un relleno de grano fino presenta características tafonómicas variables, pero sobre todo predominan los elementos autóctonos o parautóctonos (éstos últimos corresponden a restos que han sufrido un pequeño desplazamiento del área de producción hasta su enterramiento), los restos presentan una buena preservación (p. ej., esqueletos completos sin abrasión, ni fracturación), la presencia de restos asociados es variable, no es necesario que haya selección de los restos por tamaño, y el rango de tamaños de los organismos varía, pudiendo incluir microfauna (Behrensmeyer, 1988, tabla I). Este modelo podría cuadrar con las evidencias tafonómicas observadas en CS-41, salvo porque Behrensmeyer (1988) lo establece para acumulaciones atricionales, es decir, con una duración larga ( $10^2$ - $10^4$  años según esta autora), mientras que la duración de la acumulación de CS-41 se ha interpretado como corta.

Como se ha comentado anteriormente, los estudios sobre yacimientos de vertebrados fósiles en ambientes deltaicos (p. ej., Behrensmeyer, 1975; Wolff, 1973), son escasos comparados

con otros medios sedimentarios. Behrensmeyer (1975) estudia distintas áreas fosilíferas depositadas en subambientes fluviales y deltaicos del Plio-Pleistoceno en el Lago Rudolf (Kenia). Las asociaciones están compuestas por mamíferos, reptiles, peces y escasos restos de pájaros. Aunque no se trata de yacimientos monodominantes, existen semejanzas extrapolables al yacimiento de CS-41. Los restos de las asociaciones deltaicas están menos alterados que las fluviales (canales y llanuras de inundación) y representan acumulaciones autóctonas, ya que existe un alto potencial de rápido enterramiento en este tipo de ambientes. Además, en estas asociaciones se observa que los elementos ligeros y con mayor facilidad para destruirse (en el caso del estudio de Behrensmeyer, 1975, son las vértebras y las falanges) aparecen en mayor proporción que en ambientes fluviales, y que los diferentes huesos del esqueleto se preservan en las acumulaciones tafonómicas con un cambio mínimo de las proporciones originales, lo que implica la ausencia de proceso de selección de los restos con respecto a su tamaño, densidad y destructibilidad. Los elementos asociados aparecen con más frecuencia en los deltas que en los medios fluviales, aunque la mayor parte de los restos están desarticulados. Por otro lado, se da una mayor abundancia de los restos de reptiles que en las asociaciones fluviales. En CS-41 los reptiles representan un 34 % del NISP (**Fig. 4.5**) y el 42% de los taxones (Capítulo 3), frente al 36 % de peces y el 22 % de mamíferos, lo que cuadraría con la asociación faunística propia de este tipo de medios. Sin embargo, en CS-41 existe una mezcla de organismos démicos de medios costeros (*Sobrarbesiren*, *Eocenocheilus*, el tomismino, y probablemente algunos de los taxones de condriictos), que se han interpretado además como restos parautóctonos, junto con organismos adémicos (el lacértido, *Asiatosuchus*, y cf. *Diplocynodon*, la ciptodira y los micromamíferos) considerados alóctonos. Aunque los restos alóctonos son mucho más escasos que los parautóctonos, las comparaciones deben ser tomadas con precaución.

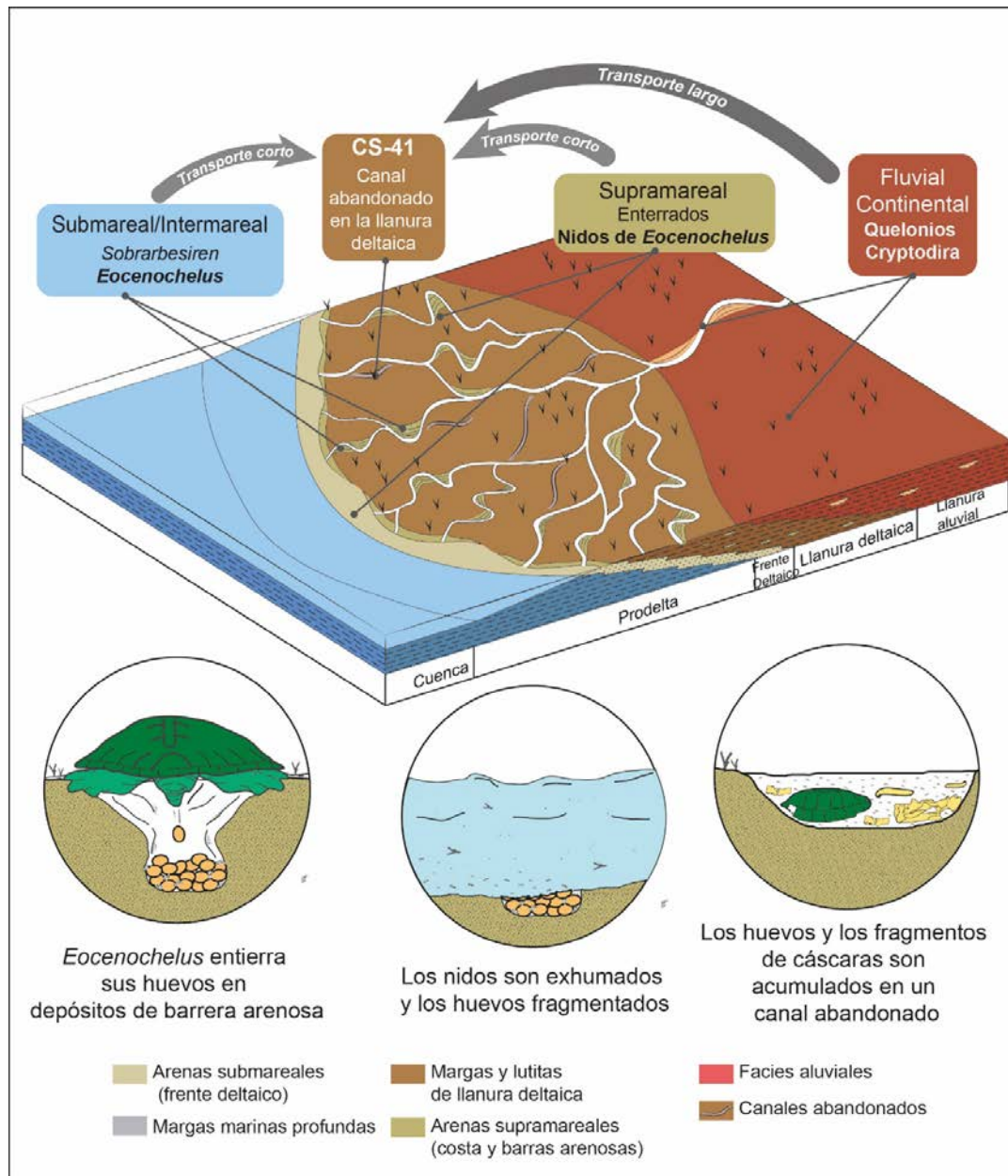
#### 4.4.3. Formación del yacimiento de CS-41

Los sirenios actuales generalmente son animales solitarios que carecen de estructuras sociales complejas y las agrupaciones suelen reducirse a una hembra con su cría (Marsh et al., 2011). Sin embargo, tanto en *Dugong* como en *Trichechus manatus* se producen agrupaciones de hasta cientos de individuos relacionadas con la búsqueda de alimento o aguas cálidas durante las estaciones frías (Marsh et al., 2011 y referencias).

Las causas naturales de mortalidad en sirenios actuales se deben principalmente a eventos climáticos, depredación, enfermedades infecciosas y parásitos (Marsh et al., 2011). Eventos de muertes masivas de sirenios actuales se han documentado tanto para manatíes como para dugongos. Muertes en masa de *Trichechus manatus latirostris* (o manatí de las Antillas) se han relacionado con momentos de proliferación de mareas rojas de dinoflagelados que generan toxinas que se acumulan en las praderas marinas y son posteriormente consumidas por los sirenios (p. ej., Fire et al., 2015; Landsberg et al., 2009). Otra de las causas de mortalidad en masa en sirenios es el estrés por frío que afecta principalmente a individuos subadultos



(Marsh et al., 2011 y referencias). Los eventos de tormenta se han relacionado también con muertes masivas de *Dugong dugon*, bien por varamientos tras la retirada de la marea y acumulaciones de dugongos varios kilómetros tierra adentro, o bien porque generan la destrucción de las praderas marinas dando lugar a muertes por inanición (Marsh, 1989 y referencias).



**Figura 4.17.** Reconstrucción del ambiente deposicional del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41) en la llanura deltaica, mostrando los aportes de fósiles desde los distintos ambientes del Complejo Deltaico de Sobrarbe, y la explicación de la génesis de la acumulación de cáscaras de huevo. Modificado de Moreno-Azanza et al. (enviado)

Una posible hipótesis que explique una muerte masiva de sirenios en el yacimiento de CS-41 puede estar relacionada con la destrucción de las praderas marinas. El Delta de Sobrarbe es

un delta afectado por la acción de las tormentas (Ubeid, 2008). Las praderas marinas pueden verse afectadas por eventos de intensas tormentas y generar episodios de mortalidad y desplazamiento de poblaciones de sirenios actuales (Marsh et al., 2011 y referencias). Pervesler et al. (1996) proponen una hipótesis similar para explicar una acumulación de esqueletos articulados de *Metaxytherium krauletzji* en el Mioceno inferior de Austria. Estos autores argumentan que la mortalidad múltiple de este sirenio habría sido ocasionada por las tormentas que dañarían las praderas marinas. Por otro lado, el segundo grupo de vertebrados más abundante en el yacimiento de CS-41 está formado por la pleurodira *Eocenocheilus eremberti*, de la que se ha recuperado un caparazón parcialmente articulado y varios fragmentos semicompletos (Pérez-García et al., 2019; Moreno-Azanza et al., aceptado) de al menos 4 individuos distintos. La hipótesis propuesta de tormentas que afecten al equilibrio del ecosistema podría explicar también la mortandad de estos animales al verse afectados también sus recursos alimenticios. Muertes masivas compuestas por sirenios actuales y tortugas marinas, entre otros animales, han sido documentadas por Marsh (1989) o Takahasi et al. (2008), aunque en el caso de este último trabajo, las causas no sean claras. Además, eventos de tormenta han sido también propuestos para explicar la abundancia de cáscaras de huevos de tortuga en el yacimiento de CS-41 que pudieron producir el desmantelamiento de nidadas de tortugas, probablemente de *Eocenocheilus*, en las inmediaciones del yacimiento (Moreno-Azanza et al., aceptado) (**Fig. 4.17**). Aunque el evento que generó la hambruna y muerte de los individuos del sirenio *Sobrarbesiren* tendría que suceder con anterioridad al desmantelamiento de estas nidadas, sucesivos eventos de tormenta que afectaran a la llanura deltaica podrían explicar la acumulación de vertebrados observada en CS-41.

Otra cuestión que apoya la mortalidad múltiple de la acumulación de CS-41 es el patrón de edades del sirenio *Sobrarbesiren* observado en CS-41, que está compuesto por 4 individuos juveniles y 4 subadultos-adultos jóvenes. Marsh (1989) registra el varamiento de un grupo de dugongos en la costa australiana relacionado con un ciclón. Este grupo estaba compuesto principalmente de hembras (incluyendo embarazadas y lactantes) y juveniles. Aunque de acuerdo con el autor, no está claro el porqué de esta agrupación de sirenios, el patrón de edades podría ser similar al observado en el yacimiento de CS-41. Pervesler et al. (1996) también describen una población compuesta por individuos adultos y juveniles de *Metaxytherium krauletzji* relacionado con un evento catastrófico.

En vista de lo expuesto arriba, una muerte en masa de individuos de *Sobrarbesiren* y *Eocenocheilus* pudo dar origen a la acumulación de microfósiles de vertebrados de CS-41. Los restos quedaron varados en la llanura deltaica y fueron rápidamente enterrados por un aporte de sedimento, probablemente relacionado con una inundación o subida de las mareas en momentos de tormenta. Durante este periodo de tiempo, los restos se esqueletizaron y la mayoría de ellos quedaron protegidos de los procesos de bioerosión de depredadores e invertebrados, así como de la meteorización, y la abrasión generada por la interacción con el sedimento. Unos años después, los restos son descubiertos en un segundo evento, y un proceso hidráulico los acumula en un corto periodo de tiempo, en un área deprimida de la

llanura deltaica, un canal distributivo abandonado. Este proceso hidráulico acumula también otros restos dispersos en la llanura o en otros canales, procedentes tanto de aportes fluviales (*Asiatosuchus* y *Cryptodira* indet., y quizá los escasos restos de micromamíferos y lacértidos), barras arenosas (cáscaras de huevo de testudinos), así como fauna démica del área de depósito (p. ej. restos de condricios y tomistominos indeterminados).





# SYSTEMATIC PALAEOLOGY

# 5

## *Contents*

5.1. Introduction .....	127
5.2. Systematic palaeontology .....	127
5.2.1. Description and comparisons.....	131
5.2.1.1. Cranial elements .....	131
5.2.1.2. Postcranial elements.....	163
5.2.1.3. Intraspecific variations of <i>Sobrarbesiren cardeli</i> . Osteological ontogenetic development and sexual dimorphism.....	228
5.2.2. Discussion .....	233



## 5.1. Introduction

In the Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41) site, the oldest sirenian from western Europe was described, which corresponds to a new taxon (Díaz-Berenguer et al., 2018a). It is represented by a very complete skeleton including the skull, ribs, vertebrae and fore and hind limbs elements (a total of 173 elements studied) from at least eight sirenian individuals of different ontogenetic stages (**Fig. 5.1**). This new taxon is the first quadrupedal sirenian found in Eurasia (Bay of Biscay) with interesting phylogenetical and palaeoecological implications (see Chapters 6 and 7). Part of the results here presented are based on the two previous works published by the author of this doctoral thesis (Díaz-Berenguer et al., 2018a, 2019).

## 5.2. Systematic paleontology

Class Mammalia Linnaeus, 1758

Superorder Afrotheria Stanhope et al., 1998

Mirorder Tethytheria McKenna, 1975

Order Sirenia Illiger, 1811

Family uncertain

*Sobrarbesiren cardieli* Díaz-Berenguer et al., 2018a

**Etymology.** In reference to the Sobrarbe region (Huesca, northeastern Spain), and in honour of Jesús Cardiel Lalueza, who discovered the fossil site.

**Holotype.** MPZ 2017/1, a complete skull of an adult individual (erroneously considered a subadult in Díaz-Berenguer et al. 2018a; see Chapter 2 for ontogenetic criteria applied) which preserves alveoli of incisors, canine and P<sup>1</sup>-P<sup>4</sup>, a complete left P<sup>5</sup>, and M<sup>1</sup>-M<sup>3</sup> on both sides (**Figs 5.2, 5.3, 5.6, 5.7 and 5.11; Tables 5.1 and 5.2**). The specimen is housed in the Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (MPZ) (Zaragoza, Spain). *Sobrarbesiren cardieli* is the type species of the genus by monotypy and by original designation.

**Paratypes.** Cranial and postcranial elements of at least eighth individuals, corresponding to different ontogenetic stages (**Figs. 5.4, 5.8, 5.14, 5.16, 5.17-5.24, 5.28, 5.30-31, 5.33, 5.34-35 and 5.38-46, Tables 5.1-5.5, 5.8-11 and 5.13-16**): MPZ 2017/2, an almost complete subadult-adult skull that preserves the molar series on both sides and alveoli of incisors and canines, and lacks the exoccipital and basioccipital bones; MPZ 2017/3, premaxillary nasal process; MPZ 2017/4, I<sup>1</sup>?; MPZ 2017/5, I<sup>3</sup>?; MPZ 2017/6, atlas; MPZ 2017/7, axis; MPZ 2017/8 and MPZ 2017/9, bodies of cervical vertebrae; MPZ 2017/10 and MPZ 2017/11, anterior thoracic vertebrae; MPZ 2017/12, MPZ 2017/13, MPZ 2017/14 and MPZ 2017/15, thoracic vertebrae; MPZ 2017/16, anterior lumbar vertebra; MPZ 2017/17,



posterior lumbar vertebra; MPZ 2017/18, sacral vertebra; MPZ 2017/19 and MPZ 2017/20, anterior caudal vertebrae; MPZ 2017/21, posterior caudal vertebra; MPZ 2017/22, first left rib; MPZ 2017/23 - MPZ 2017/33, right ribs; MPZ 2017/34 - MPZ 2017/39, left ribs; MPZ 2017/40 – MPZ 2017/43, left scapulae; MPZ 2017/44, left humerus; MPZ 2017/45, a very distorted right humerus; MPZ 2017/46, right ulna that lacks the epiphyses; MPZ 2017/47, left innominate bone; MPZ 2017/48, incomplete right innominate bone; MPZ 2017/49 and MPZ 2017/50 juvenile right ischia; MPZ 2017/51 and MPZ 2017/52, patellae; MPZ 2017/53, left femur that lacks the proximal epiphysis; MPZ 2017/54, juvenile left femur; MPZ 2017/55, femoral head; MPZ 2017/56, left fibula.

**Referred specimens (Figs 5.5, 5.8, 5.10, 5.12-14, 5.17, 5.19, 5.23, 5.26-27, 5.29, 5.32, 5.34 and 5.36-37, Tables 5.1-2, 5.4-9, 5.11-12).** CS-41-427, subadult or adult skull that lacks the supraoccipital, exoccipital, basicranium and dentition; CS-41-119.E, CS-41-582 and CS-41-614, juvenil isolated left frontals; CS-41-601, juvenil isolated right frontal; CS-41-126, fragment of the posterior midpart of a juvenil left frontal; CS-41-160, anterior part of a juvenil left frontal; CS-41-21, juvenil supraoccipital; CS-41-381 and CS-41-540, left occipital condyles; CS-41-222, incomplete right squamosal; CS-41-580, juvenil right squamosal that lacks the dorsal cranial portion; CS-41-28.B, fragments of a juvenil left squamosal; CS-41-320.B, left incomplete jugal; CS-41-380, right tegmen tympani; CS-41-363, mandible left ascending ramus; CS-41-488, element of the hyoid apparatus; CS-41-348, right P<sup>2</sup>?; CS-41-210.A, left P<sup>3-4</sup>?; CS-41-119.G, undetermined premolar; CS-41-542, deciduous premolar; CS-41-575; C3?, CS-41-364, C4-5?; CS-41-593, C6, CS-41-22 and CS-41-411, mid thoracic vertebrae; CS-41-408, CS-41-425, CS-41-457, CS-41-487 and CS-41-584, juvenil neural arches of mid thoracic vertebrae; CS-41-12.b, CS-41-18, CS-41-61.2, CS-41-212.b, CS-41-213.b, CS-41-399, CS-41-400 and CS-41-470, fragments of juvenil neural arches of mid thoracic vertebrae; CS-41-5(2)b, CS-41-271 and CS-41-490, fragments of juvenile neural arches of posterior thoracic vertebrae; CS-41-4, CS-41-237, CS-41-398, CS-41-401, CS-41-429.b, CS-41-523, CS-41-621, juvenil centra of thoracic vertebrae; CS-41-524, posterior caudal vertebra; CS-41-5-1 (C), left anterior rib; CS-41-322, right mid rib; CS-41-630, head of a right mid rib; CS-41-6.b, CS-41-335 and CS-41-596, left ribs; CS-41-62, CS-41-209, CS-41-350, and CS-41-533, juvenile right anterior ribs; CS-41-416, CS-41-212, juvenile anterior? left ribs; CS-41-5(1)A, CS-41-26.2, CS-41-225, CS-41-263, CS-41-265, CS-41-218, juvenil mid right rib; CS-41-23 and CS-41-214, juvenil left? mid ribs; CS-41-5(1)D, juvenile mid rib; CS-41-451, juvenil left mid-posterior rib; CS-41-458, CS-41-213, CS-41.215, juvenil right mid-posterior ribs; CS-41-5(3), CS-41-6.C, CS-41-375, juvenil left mid-posterior ribs; CS-41-211, CS-41-217, CS-41-264, CS-41-340, CS-41-294, CS-41-474, CS-41-538, juvenil right posterior ribs; CS-41-310, CS-41-224, CS-41-434, CS-41-555, juvenil left posterior ribs; CS-41-388.2, CS-41-440.B, CS-41-210, juvenil posterior rib; CS-41-339, juvenil left rib; CS-41-461, juvenil right rib; CS-41-229 and CS-41-591, sternal elements; CS-41-370, left acromion process; CS-41-11, juvenil right scapula; CS-41-629, juvenile right humerus; CS-41-60, distal fragment of a left radius; CS-41-351, right Mc I that lack the distal epiphysis; CS-41-604, left



**Figure 5.1.** Reconstructed composite skeleton of *Sobrarbesiren cardieli*. Shaded elements represent the studied fossils. Modified from Díaz-Berenguer et al. (2018a).

Mc III that lacks the distal epiphysis; CS-41-125, CS-41-325 and CS-41-603, right Mc V that lack the distal epiphysis; CS-41-472 and CS-41-208, left Mc V; CS-41-241 and CS-41-286, distal midshaft of indeterminate metacarpals; CS-41-152b and CS-41-619, metacarpal distal epiphysis; CS-41-235, right phalanx; CS-41-417, left phalanx that lack the proximal epiphysis; CS-41-101, proximal half of a phalanx with the proximal epiphyses fused; MPZ 2018/520, femur right distal epiphysis; MPZ 2018/521, proximal fragment of a right fibula.

**Locality and horizon.** Only known from the Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41) fossil site (Castejón de Sobrarbe, Huesca, northeastern Spain), Ainsa Basin (southern Pyrenees), Sobrarbe Formation; middle Eocene (middle Lutetian).

**Diagnosis** (see the Annex 4 for the character description; Ch. Character state following the descriptions and numbering sequence of Domning (1994) as updated by Vélez-Juarbe and Domning (2014) and Springer et al. (2015); e.g., Ch. 102 (0) refers to state 0 of character 102): sirenian, based on the following synapomorphies: retracted and enlarged external nares (**Ch. 8 (1)**); premaxilla contacts the frontals (**Ch. 9 (1)**); and a  $P^{1-5}$ ,  $M^{1-3}$  postcanine dental formula (**Ch. 155 (1)**); and characterized by the following combination of characters (autapomorphies highlighted with\*): upper dental formula 2.1.5.3 ( $I^2$  absent; **Fig. 5.3**); pterygoid fossa present, extending above the level of the roof of the internal nares (**Ch. 102 (1)**); alisphenoid canal present (**Ch. 101 (0)**); rectangular and elongated basioccipital\* (**Fig. 5.3, a and b**); hook-shaped acromion process of the scapula\* (**Fig. 5.27**), which extends just to the dorsal border of the glenoid fossa\* (**Fig. 5.27**); posterior iliac spine of the innominate bone present\* (**Fig. 5.37**); lateral iliac spine that appears abruptly on the lateral surface of the ilium with a flattened ventrolateral surface\* (**Fig. 5.37**).

**Differential diagnosis.** *Sobrarbesiren* differs from “prorastomids” (Domning, 2001b; Savage et al., 1994) in having a deflected rostrum, a foramen ovale that is opened to form a notch

(**Ch. 103 (1)**), a short sphenopalatine region, with a pterygoid process that is enlarged, thickened and downwardly projecting (**Ch. 105 (1)**), and in lacking the prominent sagittal crest seen in *Pezosiren* (Domning, 2001b) (**Ch. 51 (1)**). It is distinguished from the Protosirenidae (Bajpai et al., 2009; Domning et al., 2017; Domning and Gingerich, 1994) in having an enlarged rostrum (**Ch. 3 (2)**), a post-tympanic process of the squamosal that distinctly projects anteroventrally from the ventral squamosal border that intersects the paraoccipital process (**Ch. 73 (0)**), a cranial portion of the squamosal that reaches the parietal roof and the posterior part of the temporal crest (**Ch. 76 (1)**), a pterygoid fossa extending above the level of the roof of the internal nares (**Ch. 102 (1)**) (this character is probably absent in *Ashokia antiqua* (Bajpai et al., 2009; Domning et al., 2017)), and it differs from all protosirenids except *Ashokia antiqua* in having an outline of the zygomatic process of the squamosal that is gradually tapered and pointed anteriorly (**Ch. 81 (0)**). *Sobrarbesiren* shares with *Ashokia antiqua* and *Libysiren sickenbergi* long nasals that are slightly separated by frontals posteriorly (Bajpai et al., 2009; Domning et al., 2017). *Sobrarbesiren* is distinguished from the Dugongidae in having an alisphenoid canal (**Ch. 101 (0)**), a permanent fifth premolar present (**Ch. 146 (0)**), a small infraorbital foramen (**Ch. 13 (0)**) only shared with *Eotheroides aegyptiacum*, and in having well-developed (i.e. non-vestigial) innominate bones, presenting a large obturator foramen and a deep acetabulum, and complete hind limbs still present. *Sobrarbesiren* is further differentiated from *Sirenavus hungaricus* (Kordos, 2002; Kretzoi, 1941) in having a zygomatic-orbital bridge of the maxilla elevated more than 1 cm above the alveolar margin (**Ch. 11 (1)**); a post-tympanic process of the squamosal present, and M<sup>3</sup> larger than the other upper molars. *Sobrarbesiren* differs from the genus *Eotheroides* in that the latter has a longer median process of the frontals, resulting in a bigger notch between the nasals (Abel, 1913; Zalmout and Gingerich, 2012). On the other hand, both taxa share swollen and dense (pachyosteosclerotic) anterior ribs that are banana-shaped. *Sobrarbesiren* is distinguished from *Eosiren* in having a premaxillary symphysis that extends less than one-third of the skull length, large nasal bones, and swollen anterior ribs. *Sobrarbesiren* differs from *Prototherium* in not showing dolichocephaly, in having a lesser degree of rostral deflection (see table 1 in Balaguer and Alba, 2016) and in having an enlarged rostrum (**Ch. 3 (2)**) (except *Prototherium intermedium*). It is distinguished from “*Halitherium*” *taulannense* in having I<sup>3</sup> present, a zygomatic-orbital bridge of the maxilla elevated more than 1 cm above the alveolar margin (**Ch. 11 (1)**) and an external auditory meatus that is narrow and slit-like (**Ch. 82 (0)**).

**Body size.** *Sobrarbesiren* is a medium-sized quadrupedal sirenian with an estimated total length of 2.7 m (following Sarko et al., 2010) (**Fig. 5.1**).

## 5.2.1. Description and comparisons

### 5.2.1.1. Cranial elements

The skull descriptions are based on the holotype (MPZ 2017/1), the paratype (MPZ 2017/2), the partially complete skull CS-41-427, and another skull remains listed in the referred specimen section.

The holotype (MPZ 2017/1) has a condylobasal length of 338 mm from the posterior end of the supraoccipital to the anterior tip of the premaxilla, and a cranial breadth at frontoparietal suture of 65 mm (**Table 5.1**). The skull width between the supraorbital processes is 120 mm, approximately 2:1 with the braincase breadth, and the maximum estimated skull breadth is 137 mm. The rostral deflection from the horizontal plane (defined by the palate  $M^1$ - $M^3$ ) is slight ( $\sim 32^\circ$ ), and the rostrum is enlarged (**Ch.3 (2)**).

**Premaxilla.** Both premaxillae are preserved in the type skulls MPZ 2017/1 (holotype) and MPZ 2017/2 (paratype), and in the CS-41-427 specimen (**Fig. 5.2: pmx, Figs. 5.9 and 5.12, Table 5.1**). Besides, an isolated right nasal process of the premaxilla MPZ 2017/3 has been recovered (**Fig. 5.4, a-b, Table 5.1**). MPZ 2017/1 preserves the most complete premaxilla, which is 178 (left)-184 (right) mm in length measured from the anterior edge of the symphysis to the posterior end of the nasal process. It is 64 mm in height at the level of  $I^3$  and contains two incisors alveoli for the  $I^1$  and the  $I^3$ . The inferior border of the  $I^1$  alveolus is broken in all the skulls, but this alveolus seems to be small. It is located at the anterior tip of the premaxilla and is shorter than half of the premaxillary symphysis length (**Ch.140 (0)**). There is not alveolus for  $I^2$  (**Ch.143 (0)**). The alveolus of  $I^3$  lies at the posterior end of the premaxilla, just anterior to the premaxilla-maxilla suture. Its maximum diameter is 10 mm, but it is deformed by taphonomic latero-medial compression. In the paratype skull (MPZ 2017/2; **Fig. 5.9**), the alveolus of  $I^1$  is 6 x 6 mm but it is broken. The diameter of the  $I^3$  and  $C^1$  alveoli are 6 mm and 5 mm, respectively. The deflection of the masticating surface of the rostrum is approximately  $32^\circ$  from the occlusal plane, measured in the holotype skull (MPZ 2017/1).

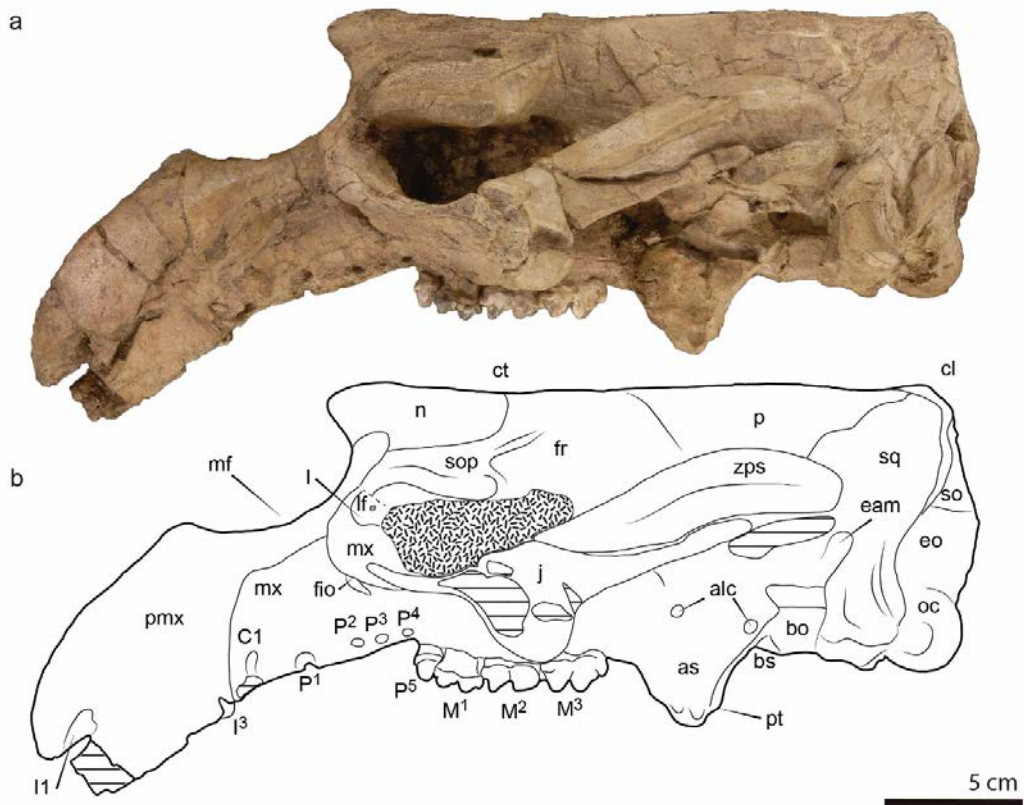
The ventral part of the premaxilla is not preserved in the other skulls. The rostrum anterior edge is broad and flattened in anterior view and it gets narrower along the gently flattened dorsal border of the premaxillary symphyses to finish in a convex summit just anterior to the mesorostral fossa (**Fig. 5.2: mf**). The premaxillary symphysis is 105 mm in length in the most complete skull (MPZ 2017/1) and it is enlarged relative to the cranium (**Ch. 3 (2)**) and laterally compressed (**Ch. 10 (1)**). The ratio of symphyseal length to total length of the skull is about 3,5:1 and the rostral symphysis is longer than half the total length of the premaxilla. All the skulls show several aligned pits bordering the premaxillary symphysis in dorsal view, near the top of the symphysis. The anteroventral most end of the suture with the maxilla is on the vertical level of the symphyseal summit. The nasal process of premaxilla is long, thin

and tapering at the posterior end (**Ch. 6 (0)**). It is 79-82 mm long in MPZ2017/1, 82 mm in MPZ 2017/2 and 90 mm in CS-41-427, measured from the anterior edge of the mesorostral fossa to the posterior edge of the nasal process, and extends posteriorly less than one-third of the anteroposterior length of the supraorbital process. It is long (distance from rear of symphysis to posterior end of premaxilla  $>1/2$  length of symphysis; **Ch. 7 (0)** of Vélez-Juarbe and Wood, 2019). The nasal process of the maxilla is curved in lateral view, and its posterior edge expands slightly lateromedially. It is 24 mm wide in MPZ 2017/1, 19 mm in MPZ 2017/2 and 25 mm in CS-41-427. The nasal process contacts ventrally the maxilla, posteromedially the nasals and posterolaterally the frontals. There is no contact with the lacrimal. The external nares are enlarged and retracted as in all sirenians (**Ch. 8 (1)**). The mesorostral fossa is long and narrow but distorted by compression in all the skulls. Its anterior edge is rounded, and it is bounded anteriorly and laterally by the premaxillae and posteriorly by the nasals (at level of the anterior orbital margin), with no contribution from the frontals.

The ventral/palatal surface of the premaxilla is deformed by compression in the MPZ 2017/1 skull, it is not preserved in CS-41-427, but it is well preserved in the MPZ 2017/2 skull (**Fig. 5.9, c**). The incisive foramen is diamond-shaped and is bounded by the premaxillae laterally, anteriorly, and dorsally and the maxillae posteriorly. It is approximately 20 mm width and 21 mm long and opens downward. The rostral masticating surface is trapezoidal, and its maximum breadth is 48 mm at the level of the  $I^3$ .

The isolated right nasal process of the premaxilla MPZ 2017/3 is 85 mm long (**Fig. 5.4, a-b, Table 5.1**). The nasal branch is oval in cross-section and 9 mm in diameter. The posterior end is diamond-shaped and dorsoventrally flattened, and has a maximum mediolateral width of 19 mm. It shows a similar size to the nasal process of the subadult skulls; thus, it is considered to pertain to a subadult specimen.

**Nasal.** Both nasals are preserved in the skulls MPZ 2017/1 (holotype), MPZ 2017/2 (paratype) and CS-41-427, but they are incomplete in the latter (**Fig. 5.6, 5.9, b and 5.12, Table 5.1**). Nasals are large and anteroposteriorly elongated. They meet along their dorsomedial borders in a length of 65 mm in the skull MPZ 2017/1 and 57mm in skull MPZ 2017/2 (**Ch. 31 (0)**) and are set into a socket in the anteromedial margin of the frontals. Nasals extend further the anterior border of the orbit and are exposed dorsally on the skull roof for a total length of 70 mm in MPZ 2017/1 and 61 in MPZ 2017/2. Its dorsal surface is arched upward to reach a level higher than both frontals and parietals in MPZ 2017/1 but are at the same level in MPZ 2017/2 and CS-41-427. Thus, the elevation observed in MPZ 2017/1 can be due to the lateromedial compression of this skull. The ratio of the maximum breadth of both nasals to their anteroposterior length is  $\approx 1$ . The anterior border of the



**Figure 5.2.** Holotype skull (MPZ 2017/1) of *Sobrarbesiren cardieli* in lateral view (a), and interpretative sketch (b) (taken from Díaz-Berenguer et al., 2018a). Sutures are marked with plain lines; shaded areas represent broken or badly preserved bones and dotted areas represent rock matrix. See Chapter 2 for abbreviations.

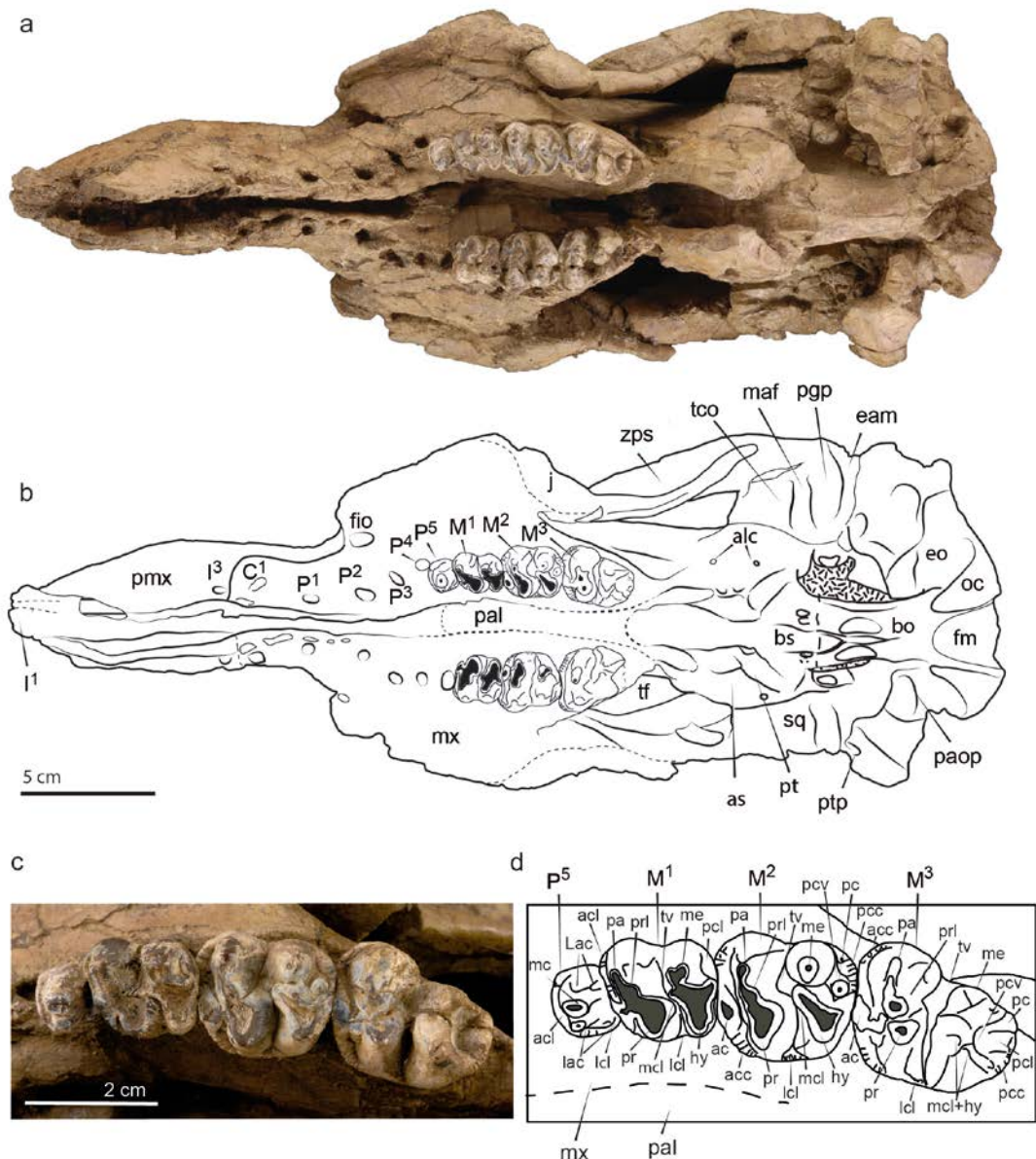
nasals is separated by a nasal incisure. They together form a v-shaped extension beyond the mesorostral's fossa posterior edge (**Ch.37 (0)**). This structure is preserved in MPZ2017/1 and in the left nasal of CS-41-427. The lateral side of the nasal shows an anterolateral constriction where they contact with the premaxillary nasals processes. The posterior end of the nasals is rounded, and both nasals are shallowly separated by the frontals. Nasals contact anterolaterally with the premaxillae and posterolaterally with the frontals. The suture with frontals is evidenced by strong interdigitations in MPZ 2017/2 and CS-41-427.

**Vomer.** The vomer (**Fig. 5.4, c-d: v**) is only well-preserved in the paratype skull MPZ 2017/2. It is exposed in the mesorostral fossa, but its most posterior part is absent. The vomer is elongated and lies above the dorsal surface of the maxilla. Dorsally two thin laminae contacts anteriorly forming a narrow V, which extends to the anterior border of the mesorostral fossa. They delimit a U-shaped valley. Posteriorly, the bone narrows and the laminae get closer.

**Lacrimal.** The lacrimals are partially preserved in the type skulls and in CS-41-427 (**Fig. 5.2: 1**). The lacrimal is a relatively large bone (at least 16 mm in width in the left side of the holotype skull MPZ 2017/1). Its anterior edge is rounded. The posterior side is badly preserved. Lacrimal faces posterolaterally and is surrounded by the maxillae ventrally and anterodorsally, forming the anterolateral border of the orbit, and the supraorbital process of the frontal dorsally (**Ch.93 (0)**). The lacrimal foramen (**Fig. 5.2: 1f**) is small and opens laterally (**Ch.91 (0)**). Tubercles or protuberances are absent.

**Frontal.** Both frontals are preserved in the type skulls MPZ 2017/1 and MPZ 2017/2 and in the skull CS-41-427 (**Fig. 5.6, 5.9, b and 5.12, b: fr, Table 5.1**). Besides, four isolated and complete frontals are recovered (**Fig. 5.5**). CS-41-119.E, CS-41-582 and CS-41-614 are left frontals, and CS-41-601 is a right frontal. In addition, CS-41-126 is a fragment of the posterior midpart of a left frontal and CS-41-160 is the anterior part of a left frontal. All these isolated specimens are assigned to juvenil individuals because of their small size. The frontals form the anterior midpart of the skull roof and contact anteromedially with the premaxilla, and medially with the nasal (**Fig. 5.6**). They are flat between the temporal crests (**Ch. 42 (0); Fig. 5.6: tc**) and does not bear knoblike bosses (**Ch. 45 (0)**). Their lateral walls are constrained posteriorly to the anterior edge of the frontoparietal suture. The supraorbital processes (**Fig. 5.6: sop**) of the frontals are stout, dense and dorsoventrally flattened, 10-15 mm thick, and show a prominent dorsolateral corner (**Ch. 36 (0)**). Their lateral borders are not divided (**Ch. 44 (0)**). They reach the posterior end of nasals. The almost right posterior border of the supraorbital process shows a blunt bulge, which is present in the type skulls and in the skull CS-41-427. In addition, the holotype and paratype skulls (MPZ 2017/1 and MPZ 2017/2) show several cord-like protuberances in the dorsal edge of the posterolateral corner of the frontal, just before the beginning of the fronto-parietal suture. These cords are directed anteromedially-posterolaterally and increase their length distally. They are more marked in the holotype skull than in the paratype. The anterolateral border of the supraorbital process shows a rugose texture. The dorsolateral surface of the frontals is distinctly demarcated by the temporal crests, which are oriented anterolaterally-posteromedially. The temporal crests are low and blunt and delimit the flat dorsal surface of the frontals (**Ch. 42 (0)**). The beginning of the fronto-parietal suture is marked by a dorsolateral prominence. Posteriorly, the fronto-parietal suture is V-shaped. The ratio of the maximum breadth across the supraorbital processes to the maximum length of the frontals, reaching the deepest point where the frontal meets the parietal posteriorly, is 1,7. The lateral edges of the frontals are sharp and overhanging. The lamina orbitalis of the frontal is covered by sediment in the holotype skull MPZ 2017/1, and it is not visible in the paratype skull MPZ 2017/2 because of the dorsoventral lithostatic compression of the skull during the fossildiagenesis that has collapsed the orbits. However, it is well preserved in the left frontal of the CS-41-427 skull and is partially preserved in the isolated juvenile frontal CS-41-582 (**Fig. 5.5, b and e**). This lamina forms a very thin wall (6 mm in width in CS-41-427 and 3 mm in CS-41-582) (**Ch.**





**Figure 5.3.** a-b, Holotype skull of *Sobrarbesiren cardieli* (MPZ. 2017/1) in ventral view (a), and interpretative sketch (b). c-d, The P<sup>5</sup>-M<sup>3</sup> series of this skull in occlusal view (c) and interpretative sketch (d) (taken from Díaz-Berenguer et al., 2018a). Sutures are marked with plain lines; dashed lines represent reconstructed sutures; and dotted areas represent matrix. See Chapter 2 for abbreviations.

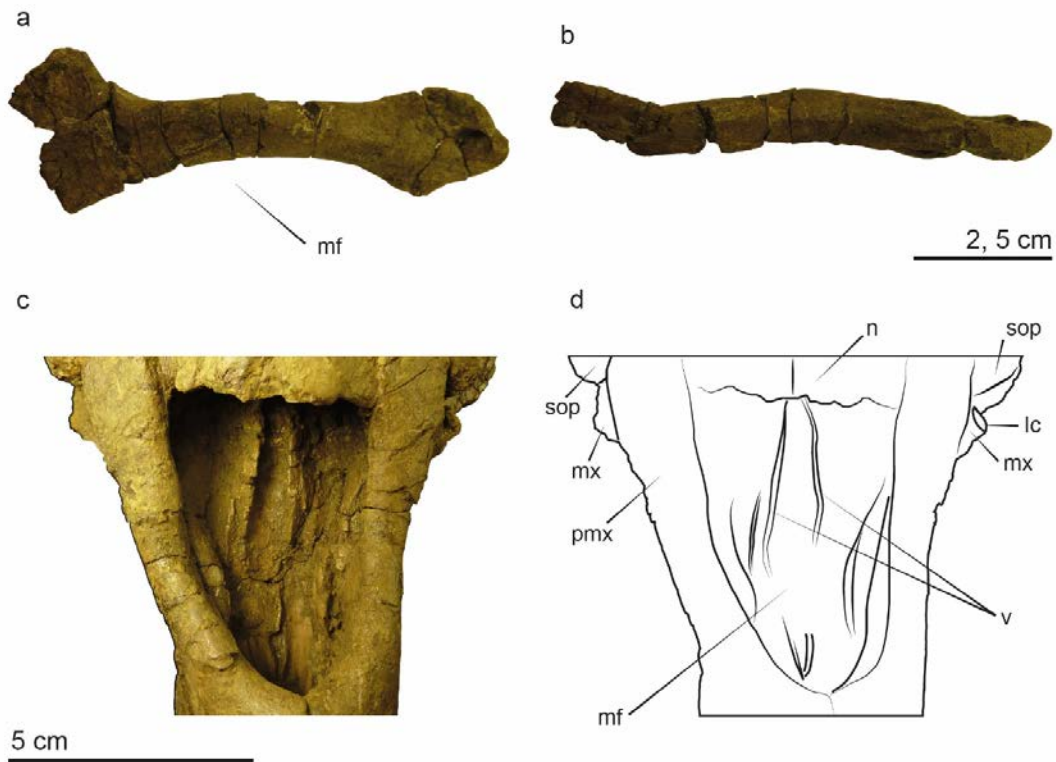
**38 (0).** The orbitotemporal crest is absent. The frontals contact posteriorly with the parietals and ventrally with the alisphenoid (**Fig. 5.2: as**).

**Juvenile frontals.** The general morphology of the juvenile isolated frontals (**Fig. 5.5**) is very similar to that of the subadult skulls. These isolated frontals allow to describe parts that cannot be observed in the articulated frontals of the subadult and adult skulls. The most anterior edge of the frontals shows a slightly concave surface inclined medially for the contact with the premaxilla (**Fig. 5.5, d**). Following this surface, the medial side of the frontal, where it contacts with the nasal bone, is a very thin lamina, which overhangs the

nasal cavity. Posteriorly, the medial side shows a thick, sickle shaped and rugose vertical surface where both frontals contact. The ventral surface is covered by several deep and elongated concavities. The maximum thick of these frontals is at their posterior midpart 17-22 mm in the complete left frontals. This part is inclined posterolaterally and its dorsal surface is irregular and covered with longitudinal grooves, where the parietals must overlies this bone. The posterior side of the frontals is a sub oval soft and very concave surface.

**Parietal.** Parietals are well preserved in the two type skulls (MPZ 2017/1 and MPZ 2017/2), and the dorsal part of the parietals is preserved in the CS-41-427 skull (**Figs. 5.6, 5.9, b and 5.12, b: p, Table 5.1**). Parietals form the posterior midpart of the skull roof. They cover a length of 88 mm of the holotype skull roof (MPZ 2017/1), 57 mm in the paratype skull (MPZ 2017/2) and > 74 mm in the CS-41-427 skull, less than the nasal-frontal portion of the skull (135 mm in MPZ 2017/1, 115 mm in MPZ 2017/2 and 120 mm in CS-41-427). The parietal portion is slightly longer than the frontal portion (length of interfrontal suture: 58 mm in MPZ 2017/1, 57mm in MPZ 2017/2 and 59 mm in CS-41-427). Parietals are elongated and convex bones. The frontoparietal suture is V-shaped in dorsal view (**Fig. 5.6, a, b**). The frontal processes exceed half of the interfrontal length in the holotype, and they are approximately half of the interfrontal length in the paratype and in the CS-41-427 skull (estimated). The interparietal suture and the parieto-occipital sutures are completely closed and cannot be distinguished in none of the specimens studied. Parietals show smooth temporal crests that begin in the anterior and lateral contact of the frontoparietal suture; thus, they are marked in the frontal and in the parietal. The temporal crests show variability between the different specimens. In the holotype, they are thin and join just in front of the frontoparietal suture for a total of 52 mm in anteroposterior length. They are also joined just behind the frontoparietal suture in the CS-41-427 skull for a total of 40 mm, but in this specimen the crests are wider resulting in a more flattened vault in its more dorsal part. In the paratype, the temporal crests are wider than in the holotype and separated 3 mm between them (**Fig. 5.9, a-b**). A true sagittal crest is absent in all the specimens (**Ch. 51 (1)**), because the fused temporal crests are not raised. Posteriorly, the temporal crests separate before reaching the nuchal crest and limit a shallow triangular depression. Three emissary foramina forming a triangle are situated in this depression in the holotype skull (**Fig. 5.6, b: ef**), but they are absent in the paratype skull. The parietal bone has a dorsoventral thick of 29 mm in the CS-41-427 skull.

**Endocranial structures.** The endocranial structures can be observed in the paratype skull MPZ 2017/2, in the skull CS-41-427 and in the isolated juvenile skull cap CS-41-21 (**Fig. 5.8**). The bony falx cerebri (**Fig. 5.8: fce**) is absent in all the specimens studied. Instead of it, there is a shallow groove along the parietal (**Fig. 5.8 a and e**), which transforms in a deep groove between the frontals. A blunt internal occipital protuberance (**Fig. 5.8: iop**) is present in all the specimens. It is located in the more posterior dorsal part of the skull roof (dorsal part of the supraoccipital) and do not meet with the external occipital protuberance



**Figure 5.4.** **a-b**, MPZ 2017/3, isolated right nasal process of the premaxilla of *Sobrarbesiren cardieli* in dorsal (**a**) and medial (**b**) views. **c-d**, MPZ 2017/2, detail of the mesorostral fossa and the vomer bone of the paratype skull in dorsal view (**c**) and interpretative sketch (**d**). See Chapter 2 for abbreviations. Additional abbreviations: **v**, vomer.

(**Fig. 5.8: eop**), which is located in the posterior part of the supraoccipital (**Fig. 5.8: so**) in CS-41-21 and in the paratype skull MPZ 2017/2. A low and V-shaped tentorium osseum (**Fig. 5.8: to**) and shallow and directed posterolaterally transverse sulci (**Fig. 5.8: tsul**) are present in MPZ 2017/2 and in CS-41-21, but less marked in the latter. These structures are less marked or almost absent in the skull CS-41-427. In addition, the ventral surface of the supraoccipital CS-41-21 is cover by small pits.

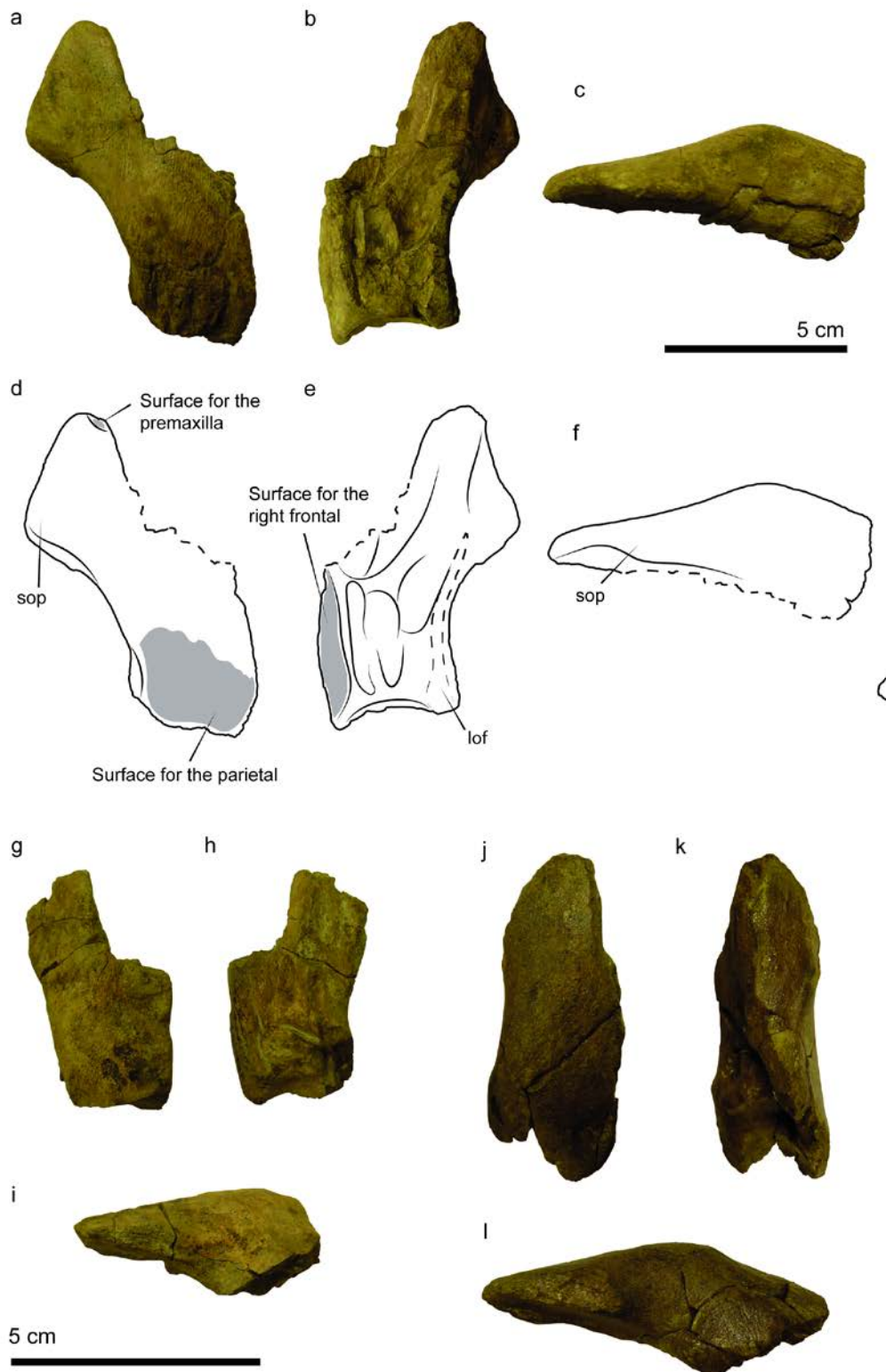
**Supraoccipital.** The supraoccipital is preserved complete but distorted in the holotype skull MPZ 2017/1 (**Fig. 5.7: so**, **Table 5.1**). In the paratype skull MPZ 2017/2 is only preserved the supraoccipital dorsal midpart. Besides, in the juvenile skull cap CS-41-21 the supraoccipital is complete (**Fig. 5.8, c-f**, **Table 5.1**). The supraoccipital contributes to the most posterior part of the skull roof. The supraoccipital of the holotype skull is 55 mm high along the midline, and 98 mm wide, but this last dimension is distorted by the lateromedial compression of the skull. The general morphology and the relation between the dorsal and ventral width of this bone are not clear in the holotype skull. The nuchal planum is bipartite by a weak and short median ridge in the holotype and paratype skulls. This ridge separates the oval concavities for *rectus capitis dorsalis* muscle insertions (**Fig. 5.7: rcd**) situated near the dorsal border of the bone. Lateral to these concavities there are two other paired concavities,

bigger and deeper, surrounded dorsally by the nuchal crest (**Fig. 5.7: nc**). According to Doming (1977), they are interpreted as the point of insertion of the *semispinalis capitis* muscle (**Fig. 5.7: ssc**). The external occipital protuberance (**Fig. 5.8: eop**) is a blunt triangular boss situated in the dorsal edge of the supraoccipital. The anterolateral portion of the supraoccipital is partly fused with the dorsal processes of the squamosals (**Fig. 5.7: sq**). The supraoccipital shows a pronounced nuchal crest positioned at the same level as the skull roof, semicircular in shape, curved laterally and which lacks rugosities. The supraoccipital forms an angle of 105° with the parietal in the holotype skull MPZ 2017/1 and 100° in the paratype skull MPZ 2017/2, but both are distorted by compression.

**Juvenile parietal-supraoccipital skullcap.** The general morphology of the CS-41-21 specimen is similar to that of the holotype and paratype skulls (MPZ 2017/1 and MPZ2017/2), but it is better preserved (**Fig. 5.8, c-f, Table 5.1**). The supraoccipital-parietal suture is almost obliterated but still discernible. The supraoccipital is wider in its dorsal half than at the ventral extremities of lateral borders (**Ch. 64 (0)**). Its outline is hexagonal, and it has a relatively flat posterior surface. The external occipital protuberance is a small blunt in the dorsal part of the supraoccipital and, just below it, there is a short median ridge limited to less of the middorsal part of the bone. The concavities for the insertion of the *semispinalis capitis* muscle (the lateral and bigger) and the *rectus capitis dorsalis* muscles (the medial and smaller) are also present. The posterior surface of the supraoccipital forms an angle of 138° with the dorsal plane of the skull roof. In ventral view, the ventral border of the supraoccipital is V-shaped and divided in two suboval surfaces for the fusion with the exoccipital by a narrow furrow.

**Exoccipitals.** Exoccipitals are only preserved in the holotype skull MPZ 2017/1 (**Fig. 5.7: eo, Table 5.1**). The lateromedial compression of the skull has obscured its original morphology. Two isolated left occipital condyles, CS-41-381 and CS-41-540, are also preserved. The surface of suture with the basioccipital (**Fig. 5.3, a-b: bo**) can be observed in these bones. The exoccipitals are connected along a midline suture dorsal to the foramen magnum, 11 mm in length (**Ch.66 (0)**). The ratio of maximum exoccipital height to maximum exoccipital breadth is 0,58, and the breadth across exoccipitals is 87 mm. The foramen magnum (**Fig. 5.7: fm**) is oval with its dorsal border pointed, probably distorted by the lateromedial compression, with a height that exceeds its width. The dorsolateral edges of the exoccipital are rounded and smooth (**Ch. 70 (1)**). The supraoccipital-exoccipital suture is not well preserved in the holotype skull. Nevertheless, the ventral border of the complete juvenile supraoccipital CS-41-21 evidences that this suture was V-shaped (**Fig. 5.8, c-d**). The presence of supracondylar fossae above the condyles is not clear, but in case of being present, they should have been shallow and directly located above the dorsal part of the condyle (**Ch. 67 (0,1)** of Vélez-Juarbe and Wood (2019)). The occipital condyles are kidney-shaped, with a wide dorsal edge which diminishes ventrally. They are curved almost vertically and are





**Figure 5.5.** Frontal bones assigned to juvenil individuals of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-f**, CS-41-582, left frontal in dorsal (**a**), ventral (**b**) and lateral (**c**) views, and interpretative sketches (**d-f**, respectively). **g-i**, CS-41-119.E, left frontal in dorsal (**g**), ventral (**h**) and lateral (**i**) views. **j-l**, CS-41-614, left frontal in dorsal (**j**), ventral (**k**) and lateral (**l**) views. Dashed lines represent broken areas. Abbreviations: **sop**, supraorbital process of frontal; **lof**, lamina orbitalis of frontal.

separated 25 mm at their bases. The paraoccipital processes (**Fig. 5.3, a-b: paop**) are almost at the same ventral level than the condyles and are separated 11 mm from them. These processes have blunt and curved ends to accommodate the tympanic along with the squamosal. The presence of the hypoglossal foramina is not clearly discernible (**Ch.72 (?)**). The exoccipitals contact the supraoccipital dorsally, the basioccipital ventrally and the squamosal laterally.

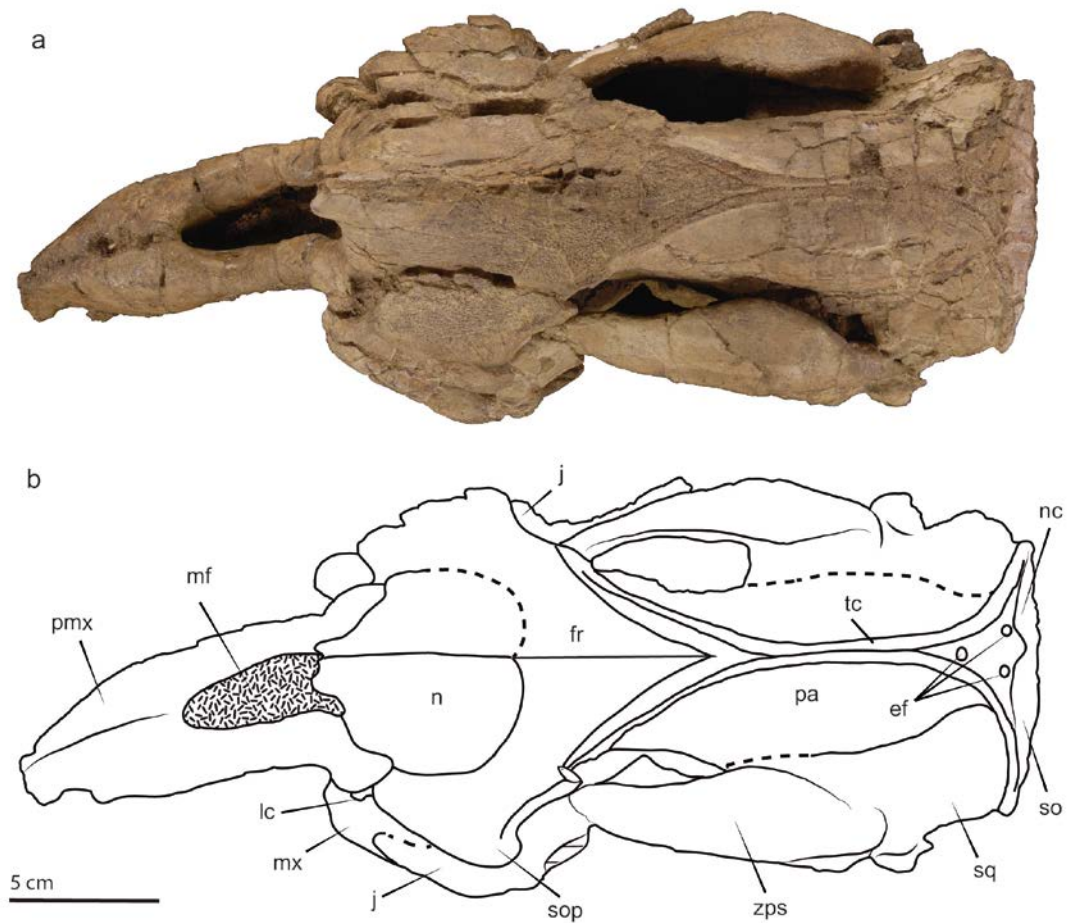
**Basioccipital.** The basioccipital is only preserved in the holotype skull MPZ 2017/1. The basioccipital is elongated and almost rectangular in ventral view (**Fig. 5.3, a-b: bo**). It is 38 mm long (from the line of fusion with the basisphenoid to the base of the foramen magnum) and 17,5 mm across its body. Its anterior edge is slightly more elevated than the posterior one. The basioccipital-basisphenoid suture is completely closed. In ventral view, there are two symmetric, shallow, elongated and smooth depressions for the insertion of the *longus capitis* muscle. They are separated by a median keel which bifurcates in two rami just before the basioccipital-basisphenoid suture and continues 12 mm into the basisphenoid.

**Basisphenoid.** The basisphenoid is preserved in the holotype skull MPZ 2017/1 and partially preserved in the paratype skull MPZ 2017/2 (**Fig. 5.3, a-b and 5.9, c: bs**). The basisphenoid is a flattened and short bone in ventral view (46 mm in length in the paratype skull). It is inclined anterodorsally towards its contact with the presphenoid (**Fig. 5.12: pr**). Its posterior part, just anterior to the basisphenoid-basioccipital suture, shows two low keels that delimit a shallow depressed area in the holotype skull, but these structures are not preserved in the paratype skull. Lateral to these rami, there are two concavities in both left and right sides, which occupy the most lateral posterior corners of the basisphenoid above the pterygoid fossa. The sutures with the pterygoid (**Fig. 5.3, a-b: pt**) and the surrounding sphenoid bones are not clear in the type skulls. In the paratype skull the posterior contact surface with the basioccipital is exposed. It is more or less pentagonal and rugose.

**Presphenoid.** The presphenoid is partially exposed between the broken palatines and the basisphenoid in the paratype skull MPZ 2017/2 (**Fig. 5.9, c**), and it is partially preserved in the CS-41-427 skull (**Fig. 5.12, c: pr**). The presphenoid forms a median elongated crest. This crest gets higher towards the nasal cavity and gets its maximum height (14 mm) in its anterior part, although it is incomplete. The sutures between the presphenoid and the surrounding bones are not visible, but it clearly contacts posteriorly with the basisphenoid.

**Orbitosphenoid.** Not preserved.

**Alisphenoid.** The alisphenoids are well-preserved in the holotype skull MPZ 2017/1 (**Fig. 5.3, a-b: as**). In the paratype skull MPZ 2017/2 only its dorsal part is still present, and a fragment of the alisphenoid is articulated to a left squamosal both associated to the skull CS-41-427. The alisphenoids form the lateral side of the pterygoid processes, which are broken and inclined inward. Their bases are separated an estimated distance of 45 mm



**Figure 5.6.** Holotype skull of *Sobrarbesiren cardieli* (MPZ 2017/1) in dorsal view (a) and interpretative sketch (b) (taken from Díaz-Berenguer et al., 2018a). Sutures are marked with plain lines; dashed lines represent reconstructed sutures; and dotted areas represent matrix. See Chapter 2 for abbreviations.

Additional abbreviations: **ef**, emissary foramen.

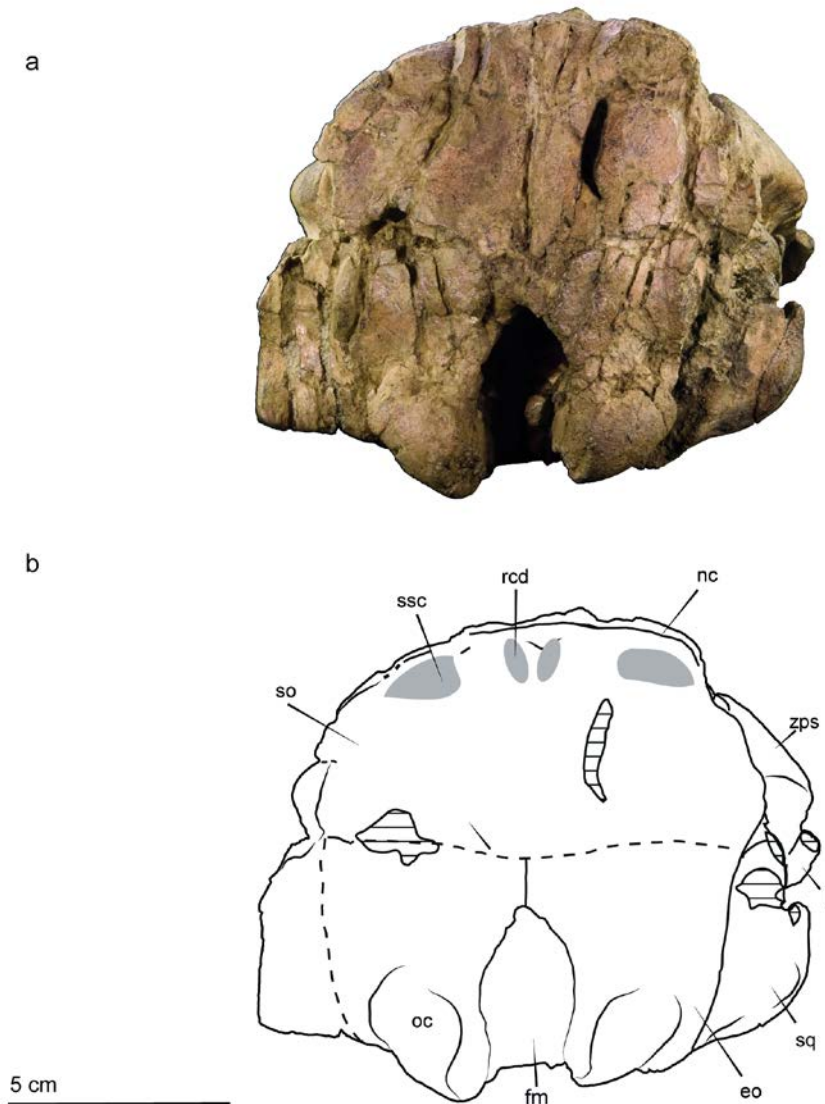
between their lateral sides. The alisphenoids contact the basisphenoid dorsomedially and the pterygoids medially. The dorsolateral contact with the squamosal (**Fig. 5.3, a-b: sq**) is straight and located at the level of the medial wall of the temporal fossa (**Fig. 5.3, a-b: tf**). This contact is clearly visible in the left squamosal of the skull CS-41-427 (**Fig. 5.12**). The contacts of the alisphenoids with the parietals and frontals are not visible in the type skulls and in the CS-41-427 skull. An alisphenoid canal (**Fig. 5.2: alc**) is present (**Ch.101 (0)**). It is exposed in the lateral surface of the alisphenoids in the holotype skull, because they are broken and out of place, and in the ventral view of the paratype skull, because the wings of the alisphenoid are not preserved. This canal is large (at least 16 mm) in MPZ 2017/2 (paratype; **Fig. 5.9, c**). Its posterior opening is located in the lateral side of the alisphenoid, but its anterior opening is not clear in this skull. The foramen oval is converted in an open notch (**Ch. 103 (1)**).



**Pterygoid.** The pterygoids are preserved in the holotype skull MPZ 2017/1, but they are broken at its root and inclined inward, and its dorsal part is preserved in the paratype skull MPZ 2017/2 (**Fig. 5.3, a-b:pt, and 5.9, c**). The medial walls of the pterygoids are separated an estimated distance of 36 mm at its base. These medial walls project further posteriorly than the lateral wall and converge dorsally at the posterior corner of the basisphenoid. The lateral side of the pterygoid present a longitudinal and shallow groove just anterior to the posterior edge. The pterygoid constitutes the medial lamina and the posterior facet of the pterygoid process, which is enlarged, thickened and dorsoventrally projected (**Ch. 105 (1)**). The pterygoid fossa is shallow but clearly present, because the posterior edge of the pterygoid has two well differentiated medial and lateral borders. The fossa extends above the roof of internal nares (**Ch. 102 (1)**). In the medial corner of the posteroventral extremity of the pterygoid process, there is a small posteromedial projection of the bone, which is here interpreted as the hamular trochlea, where the *tensor veli palatini* muscle or the *pterygopharyngeus* muscle is attached (Domning, 1977; Domning and Gingerich, 1994). The pterygoids contact with the palatines anteriorly, the basisphenoid dorsally and the alisphenoid laterally, although the sutures of the two latter are not clearly discernible.

**Palatine.** The palatines (**Fig. 5.3, a-b: pal**) and their contacts are well preserved in the paratype skull MPZ 2017/2, except for their posterior edge (**Fig. 5.9, c**). The palatines are thin and flat bones that contact anterior and laterally with the maxillae. Their anterior width is 23 mm. Both palatines join by a median suture from their anterior border, which extends at least until the posterior border of the P<sup>5</sup>, thus, beyond the posterior edge of the zygomatic-orbital bridge (**Ch. 99 (0)**). The posterior border of the palatines is broken, and its morphology and limits are not clear, but it lies at least behind the anterior border of M<sup>3</sup> (**Ch. 97 (0,1)**). Despite of the posterior border of the palatines is incomplete, the remnant bone is <1 cm thick at the level of the penultimate cheek tooth (**Ch. 16 (0)**). There is no sign of the two foramina that mark the maxillopalatine suture like in other sirenians. The expected posterior contact with the pterygoid is broken in the paratype skull but it is preserved in the holotype skull. In this skull (MPZ 2017/1) the palatines form the anterior part of the pterygoid processes.

**Maxilla.** Maxillae are well preserved in the holotype skull MPZ 2017/1 laterally, but their ventral surface is better preserved in the paratype skull MPZ 2017/2, though the maxillae are fractured and compressed in this skull (**Fig. 5.2, b: mx, and Fig. 5.9**). Maxillae form a lyre shaped palate. The medial contact between them is marked by a ridge that covers almost the total length of the bone in ventral view. The deflection of the maxilla begins at the level of the P<sup>4</sup> alveolus in MPZ 2017/1. The dorsoventral compression of MPZ 2017/2 disguise the rostral deflection of this specimen. The maxilla encloses a small infraorbital foramen (**Fig. 5.2: fio**) in the holotype skull (height: 16 mm; width: 8.3 mm) (**Ch.13 (0)**), which is directed anteroventrally and unobstructed (**Ch. 20 (0)**). Its outline is oval, but it is affected by the lateromedial compression of the skull. The infraorbital canal is short (13 mm in length) and extends from the anterior end of P<sup>2</sup> to the anterior end of P<sup>4</sup>.



**Figure 5.7.** Holotype skull of *Sobrarbesiren cardieli* (MPZ 2017/1) in posterior view (a) and interpretative sketch (b) (modified from Díaz-Berenguer et al., 2018a). Sutures are marked with plain lines; dashed lines represent reconstructed sutures and shaded areas represent broken or badly preserved bones. See Chapter 2 for abbreviations.

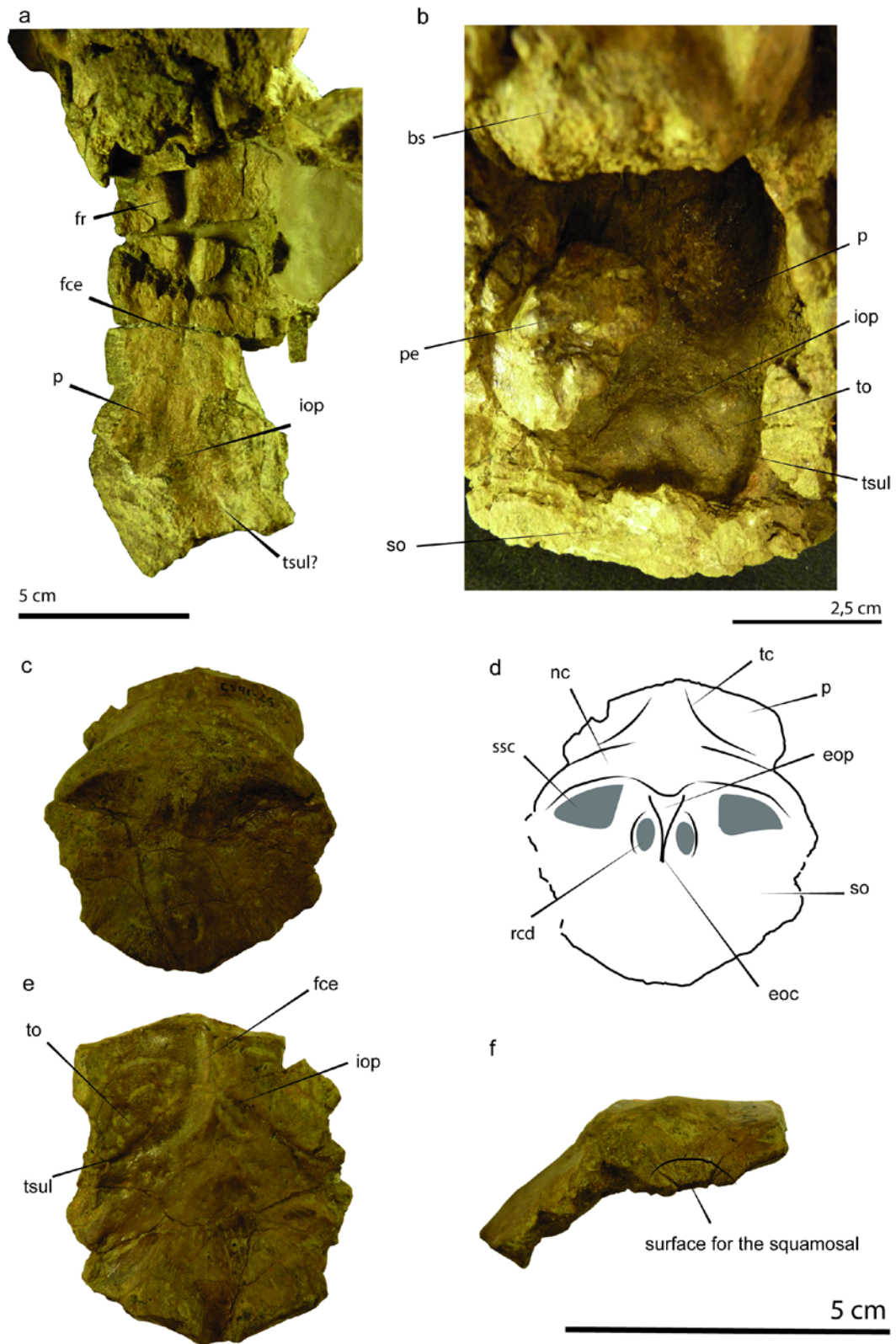
These foramina are placed 56 mm in the holotype skull and 51 mm in the paratype skull, each other across the rostrum. The zygomatic-orbital bridges of the maxilla, which surround the infraorbital foramen, are long anteroposteriorly (60-65 mm in length) (**Ch. 14 (0)**). Its anterior edge is thin and sharp, and the posterior one is thicker and rounded (**Ch. 22 (0)**). The depth of the zygomatic orbital bridge above the alveolar shelf of  $M^1$  is 20 mm, thus, it is elevated above the palate (**Ch. 11 (1)**). Ventrally, the maxillae form a narrow palatal gutter (**Ch. 23 (0)**) following the palate midline, with tall but thin edges bordering the tooth root in MPZ 2017/1. The maxillary dental arcade is concave medially and the palate is narrowest at the level of  $P^1$ , from where it broadens and gets its maximum breadth across the anterior

edge of  $M^1$  in MPZ 2017/2 (44 mm). The contact of the maxillae and the palatines is approximately at middle width of  $P^5$  (**Fig. 5.9, c**).

The maxillary dental alveoli are evident. A single canine alveolus is situated just behind the premaxillary-maxillary suture (**Ch.144 (1)**). There is not diastema between the  $C^1$  alveolus and the  $I^3$  alveolus in MPZ 2017/1 (**Fig. 5.3, a-b**). There is a small gap of 10 mm in MPZ 2017/2, but in this skull the ventral side of the maxilla is not preserved so, probably, this distance represents the spacing between the roots of the teeth and not a diastema between their crowns (**Fig. 5.9, c**). Posterior to the canine alveolus, there are five alveoli for single rooted  $P^{1-5}$  at the right side (**Ch. 145 (0); Ch.157 (1)**). In the left dental arcade of MPZ 2017/1, the permanent  $P5$  is preserved (**Ch.146 (0)**). In this skull, the diastema between the canine and the  $P^1$  alveoli is 14 mm, 14 mm between the  $P^1$  and  $P^2$  alveoli at the left side, and 22 mm at the right side. Molar teeth ( $M^1$ - $M^3$ ) are preserved in both sides in MPZ 2017/1 and MPZ 2017/2 (**Figs. 5.3, c-d and 5.9, c**). The space posterior to the maxillae dental battery is 12 mm in MPZ 2017/1. The maxilla contacts the premaxilla anterodorsally, the palatines ventromedially, the jugal dorsolaterally and the lacrimal posteriorly.

**Squamosal.** The squamosal bones are preserved in MPZ 2017/1 (holotype) but broken and displaced (**Fig. 5.2: sq and Table 5.1**). MPZ 2017/2 (paratype) preserves the zygomatic process of the squamosal and part of its cranial portion (**Fig. 5.9**). The skull CS-41.427 preserves the left zygomatic process, but isolated from the skull (**Fig. 5.12**). CS-41-222 is an isolated right squamosal of a mature individual because of its size (**Fig. 5.10, a-e**). This specimen preserves the zygomatic process and the cranial portion of the squamosal. It is undeformed and preserves the original morphology of the cranial portion of the squamosal in posterior view, which is distorted in the type skulls. In addition, a right juvenile squamosal that lacks the dorsal cranial portion (CS-41-580) and a dorsal portion and the distal part of a left juvenile squamosal (CS-41-28.B) are preserved. These specimens are assigned to juvenile individuals because their small size (**Fig. 5.10, f-k, Table 5.1**).

The zygomatic arches are lateromedially compressed and shifted against the cranial roof in the holotype skull MPZ 2017/1, so the original zygomatic breadth is unknown. In the paratype skull MPZ 2017/2, the squamosals are also out of place but their position is more similar to the original. The zygomatic breadth of this skull is 150 mm. The dorsal end or cranial portion of the squamosal contacts with the parietal and reaches the nuchal crest but not the temporal crests (**Ch.76 (1)**). The suture line with the parietal is interdigitated. The mastoid foramen is not preserved in none of the skulls. The zygomatic process (**Fig. 5.2: zps**) is robust, triangular in shape in lateral view and triangular in cross-section. It is tapered anteriorly (**Ch. 81 (0)**). The left zygomatic process of MPZ 2017/1 is 109 mm long anteroposteriorly and 35 mm wide dorsoventrally, with its maximum height at the middle part of the bone. The medial side of the zygomatic process is concave and inclined inward dorsally (**Ch. 84 (0)**). Its dorsal border is thinner than the ventral. The latter shows an inflexion in the middle of the bone that marks the contact with the jugal (**Fig. 5.10, g**



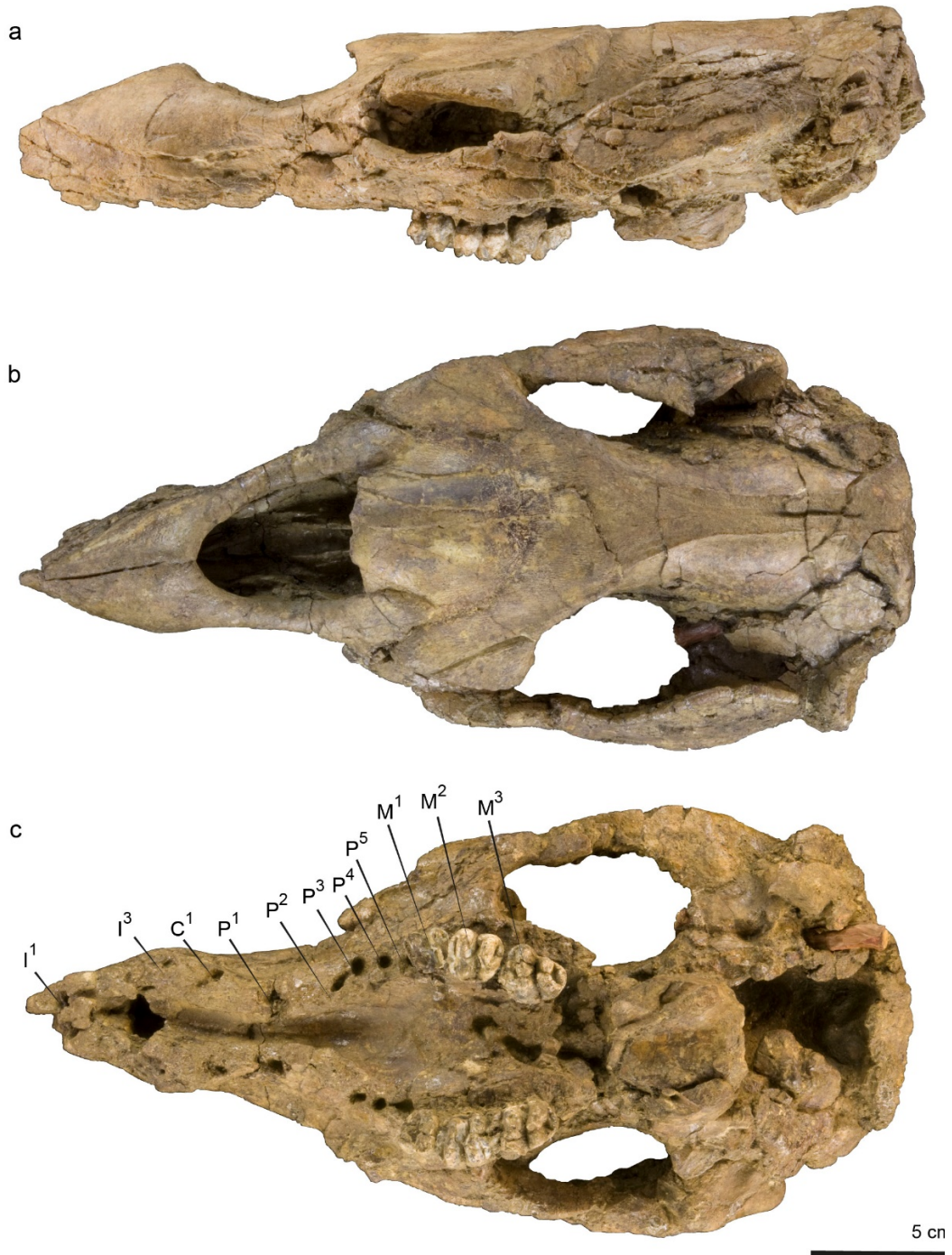
**Figure 5.8.** Endocranial structures of *Sobrarbesiren cardieli*. Skull roof of CS-41-427 sull (a) and MPZ 2017/2 (b) in ventral views. c-f, CS-41-21, parietal-supraoccipital skullcap of a juvenile individual in posterior view (c) and interpretative sketch (d), and in ventral (e) and lateral (f) views. See Chapter 2 for abbreviations.

**and j**). This contact surface is narrow and slightly concave. The root of the zygomatic process of the squamosal is 42 mm long anteroposteriorly in MPZ 2017/1, 42 mm in the CS-41-222 specimen and 21 mm in the juvenile squamosal CS-41-580. The rear edge of the zygomatic process is broken and out its place in the type skulls MPZ 2017/1 and MPZ 2017/2, but the processus retroversus (posterior end of the zygomatic process) can be observed in the right side of the MPZ 2017/2 skull. It is moderately inflected (**Ch. 77 (1)**). The external auditory meatus (**Fig. 5.2: eam**) is narrow, 6 mm in anteroposterior length, 18 mm in dorsoventral height and 6 mm (right) - 7 mm (left) width between the postglenoid process (**Fig. 5.3: pgg**) and the post-tympanic process (**Fig. 5.3: ptp**) in MPZ 2017/1. Thus, it is higher dorsoventrally than anteroposteriorly (**Ch.82 (0)**). The post-tympanic process is enlarged and projects anteroventrally, bearing a facet for insertion of the *sternomastoid* muscle (**Ch.73 (0)**). The sigmoidal ridge (**Fig. 5.10, c: sr**) is present and prominent in posterior view (**Ch. 74 (2); Ch 74 (1)** for Vélez-Juarbe and Wood (2019)). It projects laterally (~ 15 mm) on the posterolateral edge of the squamosal in the CS-41-222 specimen (**Fig. 5.10, a-e**). Its dorsal part is lost but the ventral one extends to the ventral tip of the post-tympanic process. The temporal condyle (or tuberculum) (**Fig. 5.3: tco**) is prominent. The mandibular fossa (**Fig. 5.3: maf**) is a shallow and narrow depression 10 mm in anteroposterior breadth in MPZ 2017/2, and the postglenoid process is low and elongated. All of them are transversally directed. The squamosal-alisphenoid suture is not clear in the type skulls MPZ 2017/1 and MPZ 2017/2, but it is well-marked in the ventral view of the partial left squamosal of the CS-41-427 skull (**Fig. 5.12**). It is located at the level of the medial border of the temporal fossa (**Fig. 5.3: tf**) and it is interdigitated. The surface of contact of the squamosal with the alisphenoid is also preserved in the CS-41-580 specimen (**Fig. 5.10, h and k**). Posteroventrally, the posttympanic process of the squamosal contacts with the paraoccipital process of the exoccipital.

**Juvenile squamosal.** The general morphology of the CS-41-580 and CS-41-28.B isolated juvenile squamosals is like that of the adult and subadult skulls, although structures as the sigmoidal ridge, the temporal condyle and the postglenoid process are less prominent, and the mandibular fossa is almost undefined. The external auditory meatus measures 9 mm in anteroposterior length, 12 mm in dorsoventral height, and 4 mm width between the postglenoid and the post-tympanic process in the CS-41-580 specimen.

**Jugal.** Jugals are broken and distorted in all the skulls (**Fig. 5.2: j**). MPZ 2017/1 (holotype) preserves an almost complete left jugal, and MPZ 2017/2 (paratype) has partially preserved jugals, which lack the ventral and postorbital processes (**Fig. 5.2, a-b and 5.9, a, Table 5.1**). Besides, an isolated and incomplete left jugal (CS-41-320.B) has been recovered (**Fig. 5.10: l-o**). The jugal forms the ventrolateral margin of the orbit. The total length of the left jugal of the holotype skull MPZ 2017/1, the most complete one, is estimated in 149 mm, with an approximate maximum dorsoventral height of 44 mm. The preorbital process (**Fig. 5.10: jpre**) is a thin and short plate (**Ch. 88 (0)**) that overlaps the maxilla but have not contact with the premaxilla neither with the lacrimal (**Fig. 5.2: l; Ch.87 (0)**). The jugal does not





**Figure 5.9.** Paratype skull of *Sobrarbesiren cardieli* (MPZ 2017/2) in lateral (a), dorsal (b) and ventral (c) views (taken from Díaz-Berenguer et al., 2018a).

extend to the anterior margin of the orbit, that is formed by the lacrimal and maxilla. The ventral process of the jugal is broken and shifted and its shape is not clear. Its ventral border is rounded, the lateral surface is smooth, and it is lateromedially flattened. The position of this process with respect to the postorbital process is not clear in the type skulls. The

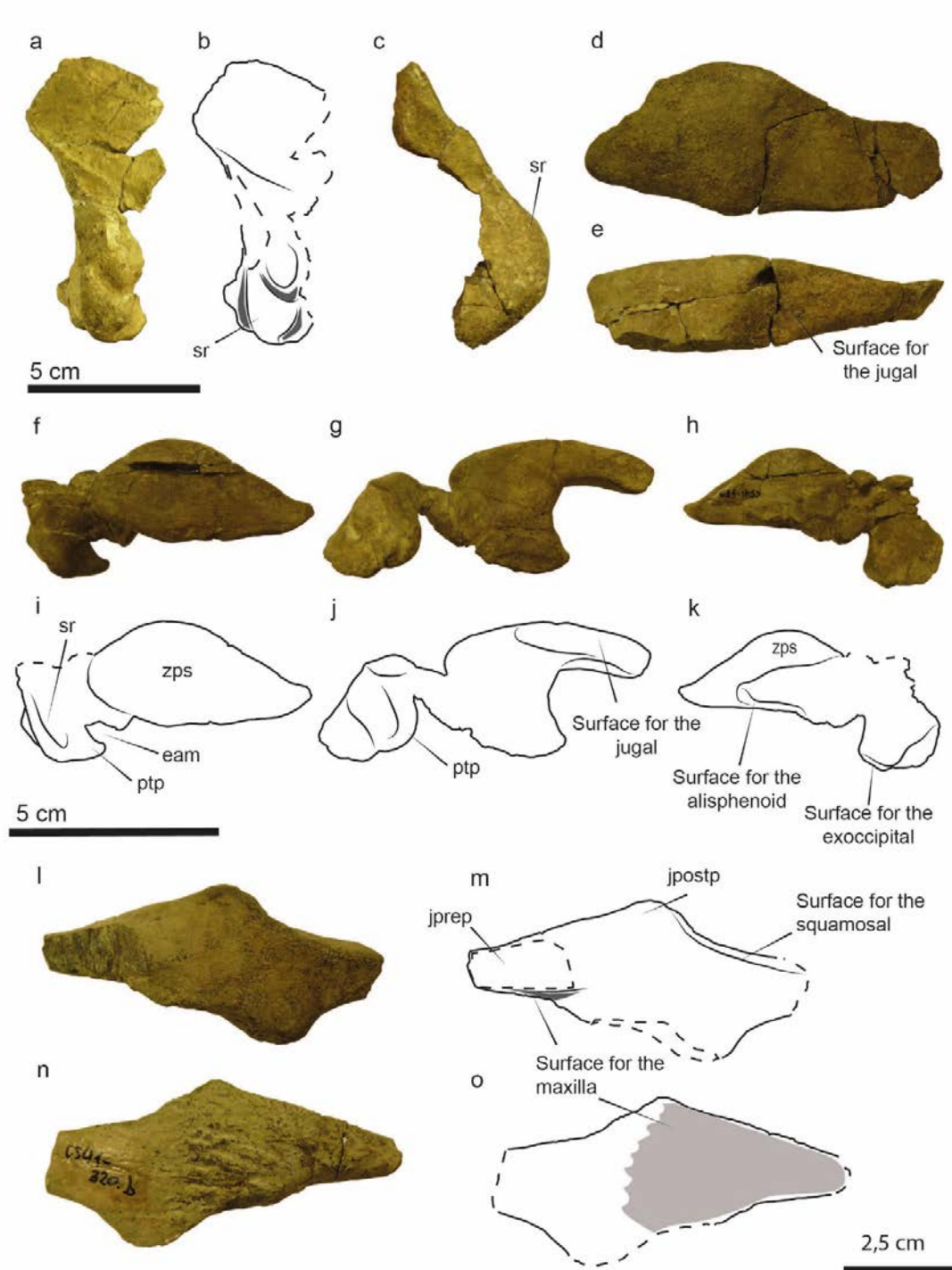
postorbital process (**Fig. 5.10: jpostp**) is a rounded summit that lies against the zygomatic processes of the squamosal. The zygomatic process of the jugal is long and narrow, and thins towards its rounded end. This process is lateromedially flattened, and longer than the anteroposterior diameter of the orbit (**Ch. 89 (0)**). It reaches the anterior edge of the temporal condyle.

The isolated jugal CS-41-320. B has a total length of 70 mm and 32 mm in height. It lacks the ventral and postorbital process but preserves part of the preorbital process and part of the zygomatic process (**Fig. 5.10, 1-o**). The jugal is very flattened lateromedially, with a maximum width of 11 mm. The ventral part of the preorbital process has a shallow step parallel to the process, where the maxilla contacts with the jugal. Thus, the jugal overlaps the maxilla as interpreted in MPZ 2017/1 (holotype). The ventral rim of orbit does not distinctively overhang lateral surface of jugal (**Ch. 90 (0)**). Despite of the ventral process is not preserved, in agree with the position of the fracture surface in this specimen, the ventral extremity of the jugal would be positioned posterior to the orbit, or under the posterior edge of orbit, but forward of the postorbital process of the jugal (**Ch. 85 (0, 1)**).

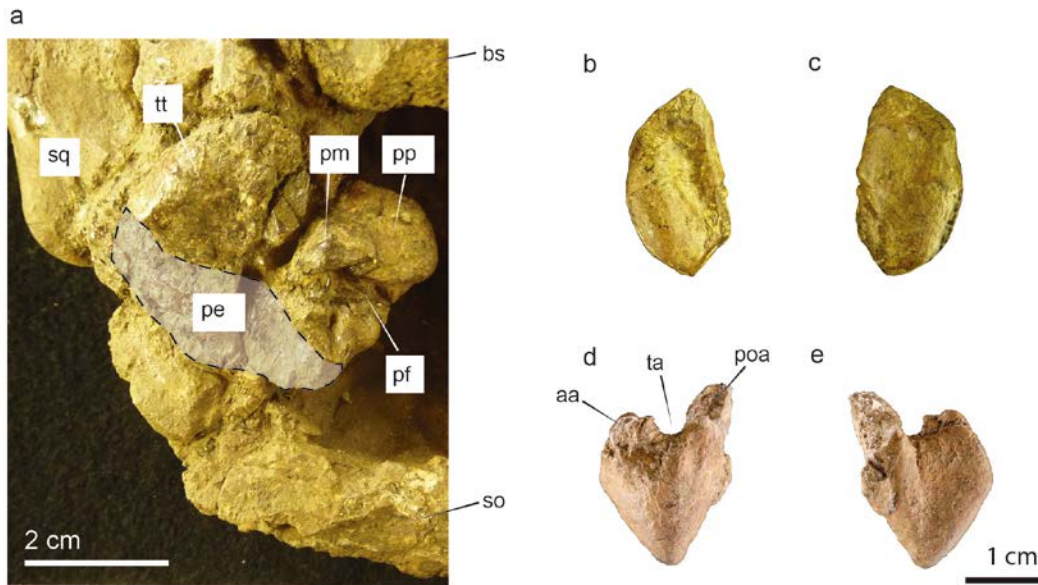
**Periotic.** The right periotic is partially preserved in the paratype skull MPZ 2017/2 (**Fig. 5.11: pe**). It lacks the pars mastoidea and only the medial part of the tegmen tympani (**Fig. 5.11: tt**) is preserved, which is separated from the pars petrosa (**Fig. 5.11: pp**) by a fracture. Only the ventral view can be described, because the bone is not isolated from the skull. Besides, a right isolated tegmen tympani (CS-41-380) is recovered (**Fig. 5.11, b-c**). The periotic is situated in a socket formed by the squamosal and the exoccipital. Its anteroposterior length is 40 mm and its estimated width is 43 mm. The tegmen tympani and the pars petrosa are formed by swollen and dense bone. The tegmen tympani is badly preserved. The pars petrosa is in some way dorsoventrally flattened and its posteriomedial side is rounded. At its ventral surface a blunt promontorium (**Fig. 5.11: pm**) and the perilymphatic foramen (**Fig. 5.11: pf**) are preserved. The endolymphatic foramen is not visible. The isolated tegmen tympani (C41-380) is elongated and is gradually tapered toward its pointed anteromedial end (**Fig. 5.11, b-c**). It is not fused to the alisphenoid (**Ch. 115 (1)**). The anterior and ventral surfaces are rounded. The dorsal surface is also rounded but marked by a longitudinal groove. The posterior surface is covered by anteroposterior striations.

**Tympanic.** Three tympanic rings are recovered. The right and left tympanic bones of the holotype skull MPZ 2017/1 and another isolated and incomplete tympanic ring associated to the CS-41-427 skull. The tympanic bones are swollen and asymmetric. The most complete tympanic bone recovered is the right one preserved in the holotype skull (**Fig. 5.11, d-e**). Its anteroposterior length is 18 mm and its dorsoventral height is 24 mm. The anterior side shows a small anteriorly projected protuberance, probably related with the attachment point of the muscle *tensor veli palatini*. The posterior side is inflected. Anterior and posterior sides are curved towards a pointed apex, which is directed anteroventrally when is situated in its original position in the skull. The anterior arm (**Fig. 5.11: aa**) is directed





**Figure 5.10.** Isolated squamosals and jugal of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-c**, CS-41-222, right isolated squamosal; cranial portion in lateral view (**a**), interpretive sketch (**b**), and in posterior view (**c**); and zygomatic process in lateral (**d**) and ventral (**e**) views. **f-k**, CS-41-580, right isolated juvenile squamosal in lateral (**f**), ventral (**g**) and medial (**h**) views, and interpretive sketches (**i-k**). **l-o**, CS-41-320.B, left partial jugal in lateral (**l**) and medial (**n**) views, and interpretive sketches (**m-o**). See Chapter 2 for abbreviations. Additional abbreviations: **jpre**, preorbital process of jugal; **jpostp**, postorbital process of jugal.



**Figure 5.11.** Bones of the ear region of *Sobrarbesiren cardieli*. **a**, right periotic of the paratype skull MPZ 2017/2 in ventral view. **b-c**, CS-41-380, right pars temporalis (=tegmen tympani) in ventral (**c**) and dorsal (**d**) views. **d-e**, left tympanic of the holotype skull MPZ 2017/1 in lateral (**e**) and medial (**f**) views. Abbreviations: **aa**, anterior arm; **pe**, periotic; **pf**, perilymphatic foramen; **pm**, promontory; **poa**, posterior arm; **pp**, pars petrosa; **sq**, squamosal; **ta**, tympanic arch; **tt**, tegmen tympani.

dorsomedially and is longer and more robust than the posterior one (**Fig. 5.11: poa**), which is directed dorsolaterally. The medial side is concave and shows a shallow elongated dorsomedial furrow. The lateral one is convex. The ventral border of the tympanic arch is at the level of the arms and its internal diameter (**Fig. 5.11: ta**) is very narrow (5 mm).

**Malleus, incus and stapes.** Not preserved.

**Mandible.** Mandibles are only represented by a partial left ascending ramus (CS-41-363), which preserves the condyle (**Fig. 5.13, a-b: con**) and part of the coronoid process (**Fig. 5.13, a-b: cp**). Its ventral and posterior borders are broken. This mandibular fragment has 47 mm in length and 50 mm in height. The articular surface of the condyle is suboval in dorsal view, convex and inclined medially. Its lateral side is rounded and the medial one is pointed and slightly narrower. It is 11 mm in anteroposterior length and 18 mm in lateromedial width. The mandibular notch is preserved, and it is narrow. The coronoid process clearly arises above the level of the dorsal edge of the condyle despite being broken. The preserved lamina of the coronoid process is thin, 4 mm in width. In medial view, there is an elongated groove below the condyle, oriented dorsoposteriorly-anteroventrally, which according to Domning (1977) it is interpreted as the insertion area for the *pterygoideus externus* muscle.



**Figure 5.12.** CS-41-427 skull of *Sobrarbesiren cardieli* in lateral (a), dorsal (b) and ventral (c) views.  
Abbreviations: **pr**, presphenoid.

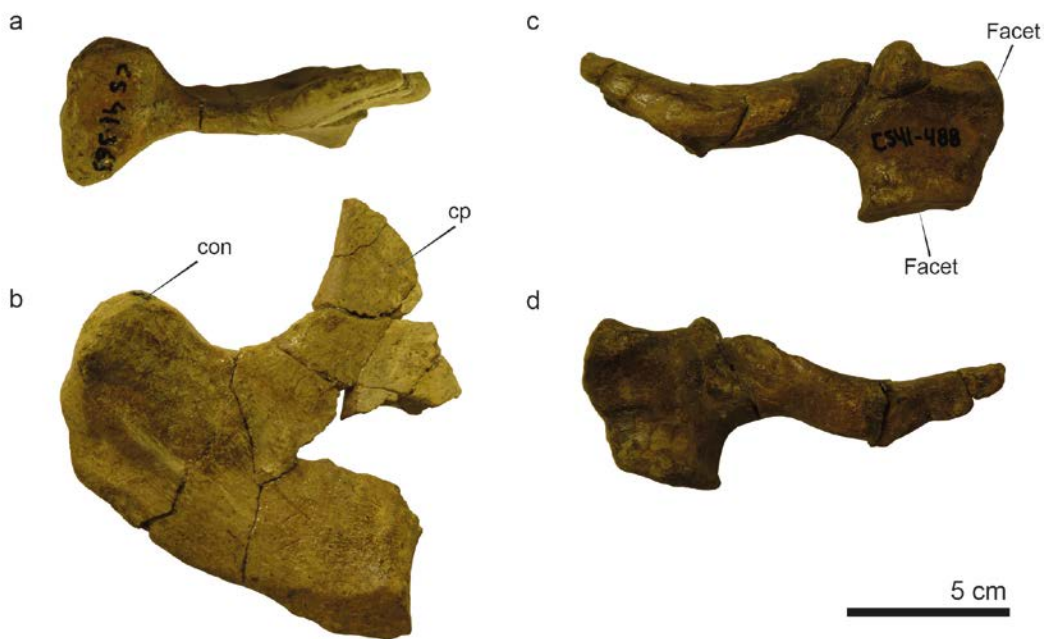
CHAPTER 5

**Table 5.1.** Measurements (in millimeters) of skulls and skull fragments of *Sobrarbesiren cardieli*. Measurements in parentheses indicate preserved lengths. (-) Not measurable. (e) Estimated measurements. See chapter 2 for abbreviations of skull measurements.

Dimensions	MPZ 2017/1	MPZ 2017/2	CS- 41- 427	MPZ 2017/3	CS-41- 119. E	CS-41- 582	CS- 41- 601	CS-41- 614	CS-41- 21	CS- 41- 222	CS- 41- 580	CS- 41- 540	CS- 41- 381
AB	338	303	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lpx	178	(145)	(159)	85	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ab	42e	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
AH	105	(63)	(65)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BI	169	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BIn	213	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CC'	(121)	150	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
cc'	87	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
de	103	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F	117	109	124	-	50	78	70	53	-	-	-	-	-
FF'	120	115	140	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ff'	68	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hoc	27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	24
Woc	24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18	20
GG'	65	60	57	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
gg'	28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HI	67	56	73	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
hi	43	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
JJ'	24	42	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
KL	71	(52)	(50)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LFr	58	57	59	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MM'	31	48	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
no	62	52	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
OP	112	88	-	-	-	-	-	-	-	103	51	-	-
OT	126	-	-	-	-	-	-	-	-	-	75	-	-
P	97	68	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lin	65	57	(56)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ln	69	61	65	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Wn	36	34	40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LFr+P+Lin	197	174	(216)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pmax	88	57	(74)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Wpmax	55	59	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Wpmin	48	56	(40)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pq	69	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
QR	46	44	45e	-	-	-	-	-	-	-	23	-	-
rr'	60	83	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ST	82	64	-	-	-	-	-	-	-	-	53	-	-
ss'	122	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
T	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
tt'	19	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
UV	95	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-



Dimensions	MPZ 2017/1	MPZ 2017/2	CS- 41- 427	MPZ 2017/3	CS-41- 119. E	CS-41- 582	CS- 41- 601	CS-41- 614	CS-41- 21	CS- 41- 222	CS- 41- 580	CS- 41- 540	CS- 41- 381
WX	35	40	43	-	-	-	-	-	-	43	23	-	-
yy'	35	29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
YZ	139*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hso	55	-	-	-	-	-	-	-	32	-	-	-	-
Wso	98	-	-	-	-	-	-	-	44	-	-	-	-
W/H So	1,78	-	-	-	-	-	-	-	1,375	-	-	-	-
RD	32°	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
AnSO-P	105	100	-	-	-	-	-	-	138	-	-	-	-



**Figure 5.13.** **a-b**, CS-41-363, left ascending ramus of a mandible fragment of *Sobrarbesiren cardieli* in dorsal (**a**) and medial (**b**) views. **c-d**, CS-41-488, bone of the hyoid apparatus of *Sobrarbesiren cardieli* in dorsal? (**c**) and ventral (**d**) views. Abbreviations: **con**, mandibular condyle; **cp**, coronoid process.

**Hyoid apparatus.** CS-41-488 is the only bone tentatively identified as pertaining to the hyoid apparatus (**Fig. 5.13, c-d**). It has a total length of 52 mm and a maximum width of 22 mm. It is composed by a dorsoventrally flattened plate and a thin ramus. The plate shows two suboval and rugose facets, probably for cartilage attachment. The anterior? side of the plate shows a blunt protuberance just anterior to the beginning of the ramus. This ramus describes a sinusoid and tapers to its end, which is inclined and flattened.

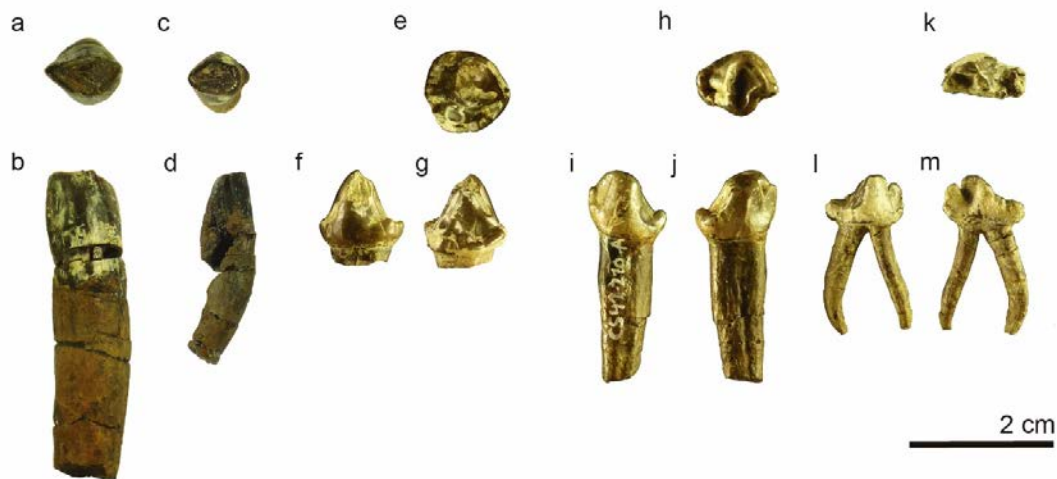
## Dentition

The type skulls MPZ 2017/1 (holotype) and MPZ 2017/2 (paratype) preserve the M<sup>1</sup>-M<sup>3</sup> molar series on both sides and alveoli of incisors, canine and the the P<sup>1</sup>-P<sup>5</sup> premolar series, being preserved the left P<sup>5</sup> in the holotype skull. In addition, two isolated incisors are tentatively identified as an I<sup>1</sup>? (MPZ 2017/4) and a I<sup>3</sup>? (MPZ 2017/5). Several isolated premolars have been recovered. Preliminarily, they are considered upper premolars in base to the scarcity of mandibles in the CS-41 fossil site. CS-41-348 is identified as a right upper premolar (P<sup>2</sup>?) and CS-41-210.A as a left P<sup>3-4</sup>?. CS-41-119. G is an undetermined very worn upper premolar and CS-41-542 is a deciduous premolar.

The upper dental formula is 2.1.5.3 (**Ch. 145 (0)**, **Ch. 146 (0)**, **Ch. 150 (0)**; **Ch. 155 (1)** of Domning, 1994; **Ch. 151 (0)** of Vélez-Juarbe and Wood, 2019). There is a broken alveolus for the tusk at the tip of each premaxilla (**Ch. 139 (0)**; **Figs. 5.2 and 5.3, a-b**), which are shorter than half of the premaxillary symphysis length (**Ch. 140 (0)**). There is no sign of I<sup>2</sup>. The left alveolus situated at the posterior end of the premaxilla, just before the premaxilla-maxilla suture, is thus assigned to I<sup>3</sup> (**Ch. 143 (0)**; **Figs. 5.2 and 5.3, a-b**). The I<sup>1</sup> and I<sup>3</sup> alveoli are separated 60 mm in the holotype skull MPZ 2017/1 and 37mm in the paratype skull MPZ 2017/2, but in this specimen the most ventral part of the premaxilla is lost, and the original aperture of the alveolus was probably situated in an anterior position (**Fig. 5.9, c**). Alveoli of canines and premolars in both skulls indicate that these teeth were single-rooted (**Ch. 144 (1)** and (**Ch. 157 (1)**; **Fig. 5.3, a-b**). Following the C<sup>1</sup> alveolus, there are five single rooted alveoli marking the loci for the P<sup>1</sup>-P<sup>5</sup> premolars.

In the holotype skull the left P<sup>5</sup> is preserved (**Ch.155 (1)**; **Fig. 5.3, c-d**). The P<sup>5</sup> is a single-rooted tiny tooth. Its crown is 10 mm long and 10,6 mm height (**Table 5.2**). The P<sup>5</sup> has a main central cusp directed anterolingually surrounded by much lower lingual and labial accessory cusps. The pair of lingual cusps are larger than the pair of labial cusps. There is an anterior cingulum which has a small valley in the anteriolabial corner, and some small cusps aligned in the lingual side.

M<sup>1</sup>-M<sup>3</sup> are well preserved on both sides of the maxillae of the type skulls (**Figs. 5.3 and 5.9**). The length of each molar is greater than its width, with this condition being more pronounced in M<sup>2</sup>-M<sup>3</sup> (**Table 5.2**). The M<sup>3</sup> is the largest of all molars, being 40% larger than M<sup>1</sup> and 18% larger than M<sup>2</sup>, and wider anteriorly than M<sup>2</sup> but narrower distally (**Ch. 147 (0)** of Vélez-Juarbe and Wood, 2019). The three molars are bilophodont teeth, with trigon higher than talon, and thus with protoloph (protocone, protoconule and paracone (**Fig. 5.3, d: pr, prl and pa**) higher than the paraloph (hypocone, metaconule and metacone (**Fig. 5.3, d: hy, mcl and mc**)). Both lophs are quite wear in M<sup>1</sup>-M<sup>2</sup>, the lingual half more than the labial, but well developed protoconule and metaconule are present in the three molars. The protoloph is wider labiolingually than the metaloph, especially in the M<sup>3</sup>. The lophs are separated by a deep transverse valley (or interloph) (**Fig. 5.3, d: tv**), open labially but closed lingually by a cingulum; in the M<sup>1</sup>-M<sup>2</sup> it is closed in its halfway through due to the presence of the highly worn metaconule. Anterior facets of both lophs are right. The labial and lingual cusps seem not to be transversally aligned along the labial-lingual axis but slightly oblique. There are



**Figure 5.14.** Isolated dental elements of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-b**, I<sup>1?</sup> (MPZ 2017/4) in occlusal (**a**) and labial (**b**) views. **c-d**, I<sup>3?</sup> (MPZ 2017/5) in occlusal (**c**) and lateral (**d**) views. **e-g**, P<sup>2</sup> (CS-41-348) in occlusal (**e**), labial (**f**) and lingual (**g**) views. **h-j**, P<sup>3-4?</sup> (CS-41-210.A) in occlusal (**h**), labial (**i**) and lingual (**j**) views. **k-m**, deciduous premolar (CS-41-542) in occlusal (**k**), labial (**l**) and lingual (**m**) views.

anterior and posterior cingulae (**Fig. 5.3, d: acl and pcl**) present, which are more prominent distally in the dental arcade. The anterior cingulum extends from the anterolabial corner to the anterolingual and have several anterior accessory cusps (**Fig. 5.3, d: acc**) separated by a worn anterior cingular cusp in M<sup>2</sup>-M<sup>3</sup> (**Fig. 5.3, d: ac**), which are located anterior to the paracone and protocone. M<sup>2</sup> and M<sup>3</sup> also show a lingual cingulum (**Fig. 5.3, d: lcl**), which presents several small cuspsules in the intersection with the interloph valley. In M<sup>2</sup>-M<sup>3</sup> the posterior cingular valley (**Fig. 5.3, d: pcv**) is present, though it is incipient in M<sup>2</sup>. The posterior cingulum is shorter than the anterior cingulum and also presents small cuspsules (**Fig. 5.3, d: pcc**). This cingulum is divided in three cuspsules in M<sup>3</sup>.

One isolated incisor MPZ 2017/4 has been identified as an I<sup>1?</sup> because of its size and morphology. The tusk is lens-shaped (**Ch. 141 (1)**) with enamel on all sides of the crown (**Ch. 142 (0)**), which is differentiated from the root (**Ch. 137 (0)**; **Fig. 5.14, a-b**). Its crown is 15 mm in height (**Table 5.2**). It has almost the same width at the tip of the crown and at its base. The crown is partially worn and the dentine is exposed. The root is not complete and has a quadrangular cross-section. It is 9,5 mm in diameter.

MPZ 2017/5 has been identified as the I<sup>3?</sup> (**Fig. 5.14, c-d**). The cross section of its crown is suboval. The height of the crown (6,5 mm) is considerably smaller than that of I<sup>1?</sup> (15 mm) (**Table 5.2**). The root is partially preserved and curved.

CS-41-348 is considered a P<sup>2</sup> because it shows only one contact with adjacent tooth, in this case, probably the P<sup>3</sup> (**Fig. 5.14, e-g, Table 5.2**). The root is absent. This premolar has a main central cusp partially worn exposing the dentine. Posterolingually, there is an accessory



and very low cusp. The cingulum covers the anterior, lingual and posterior perimeter of the tooth and it exhibits numerous cusps.

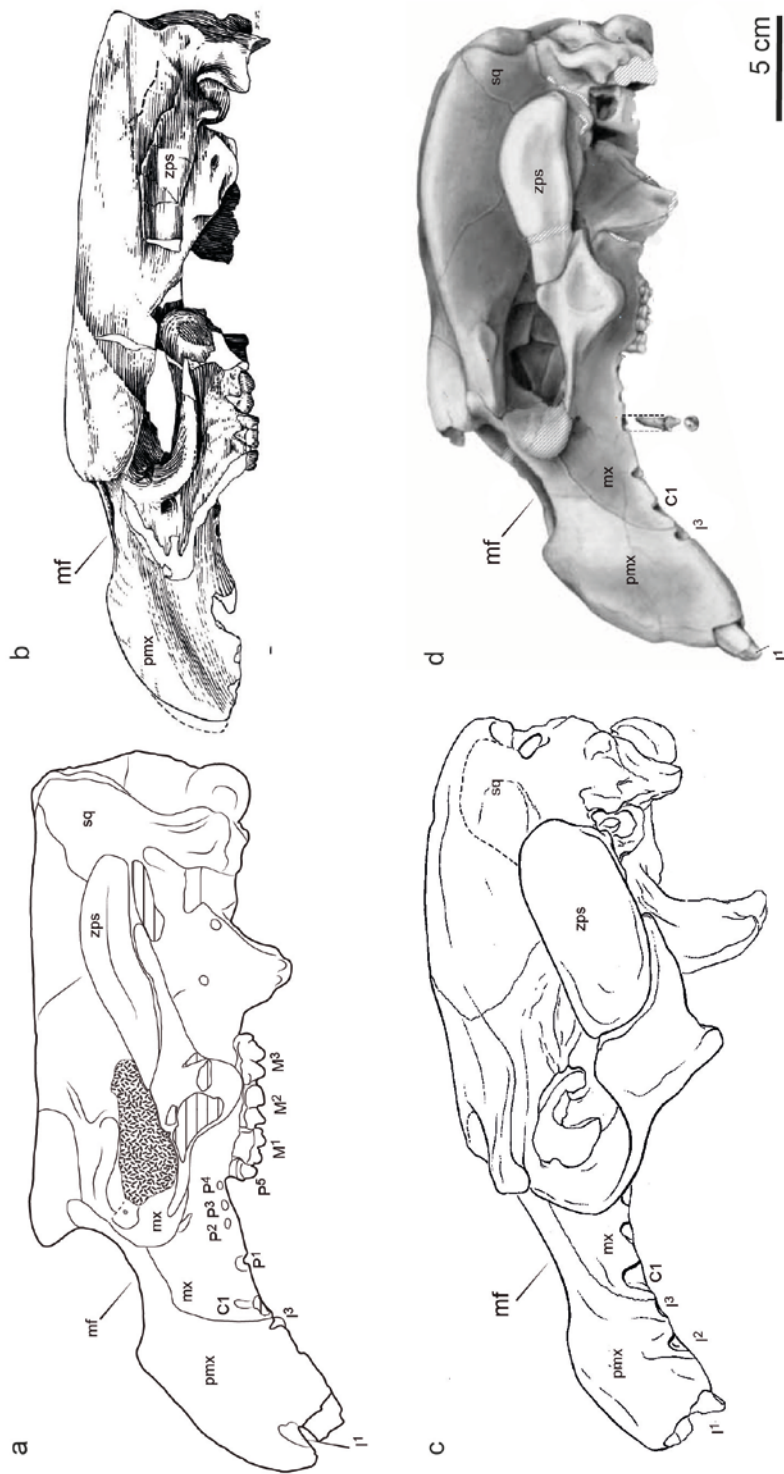
CS-41-210.A is considered a **P<sup>3-4?</sup>** because its crown shows two contact surfaces with adjacent teeth, and its morphology is different from that of the P<sup>5</sup> of the holotype skull MPZ 2017/1 (**Fig. 5.14, h-j, Table 5.2**). The crown is worn. It has a main central cusp located labially, and a secondary cusp located lingually. Anterolingually there is a strong and short cingulum with three small cusps. The main cusp and the cingulum are connected by two parallel cristae, and posterior to the main cusp, there is another crista.

**Table 5.2.** Measurements (in millimeters) of the upper dentition of the holotype and paratype skulls (MPZ 2017/1 and MPZ 2017/2) and dental isolated elements of *Sobrarbesiren cardieli*. See Chapter 2 for key measurements.

		Length (L)	Anterior width (AW)	Posterior width (PW)	Maximum height (MH)
<b>MPZ 2017/4</b>	I1?	9,4	8	-	15
<b>MPZ 2017/5</b>	I3?	5,5	6,5	-	6,5
<b>CS-41-348</b>	P2? (Rigth)	10,5	11,5	-	10
<b>CS-41-210. A</b>	P3-4? (Left)	10,8	8,6	-	9,2
<b>CS-41-119G</b>	Premolar	9,8	-	-	5,6
<b>CS-41-542</b>	dP?	10,8	5,7	-	7,5
<b>MPZ 2017/1 (holotype skull)</b>	P5 (Left)	10	10,8	-	10,6
	M1 (Left)	18,2	16,7	14,9	8,6
	M2 (Left)	21,1	19,2	17,2	10,4
	M3 (Left)	25,4	20	15,6	11,6
	M1 (Right)	17,5	16,8	15,5	8,4
	M2 (Right)	21,3	20,7	17,7	10,3
<b>MPZ 2017/2 (paratype skull)</b>	M3 (Right)	25	22,3	17,6	12
	M1 (Left)	16,6	15,7	13,6	8
	M2 (Left)	19,6	19	16,4	9
	M3 (Left)	22,8	20,8	14,7	10,8
	M1 (Right)	16,2	16,2	14,6	7,5
	M2 (Right)	19,8	18,6	18,2	11,8
	M3 (Right)	25	17,4	15,6	13,9

CS-41-119. G is a very worn premolar and partially broken. It is uniradicated and the length of its crown is 9.8 (**Table 5.2**). The main cusp has almost disappeared by erosion. There is a cingulum with cusplets and an accessory cusp but its position is undetermined.

CS-41-542 is a biradicate premolar (**Fig. 5.14, k-m, Table 5.2**). It is interpreted as a deciduous premolar but its position is unknown. There are not contact surfaces with other premolars. There is a main labial central cusp and slightly lower cusps situated anteriorly and posteriorly, and other small lingual cusp. In the anterior side of the tooth, there is a very small cingulum that exhibits one accessory cusp, and in the posterior side a very strong



**Figure 5.15.** Comparative of different Eocene sirenian skulls in lateral view. **a**, *Sobrarbesiren cardieli* (MPZ 2017/1). **b**, *Prorastomus sirenioides* (BMNH 44897, from Savage et al., 1994, figure 2B). **c**, *Protosiren smithae* (CGM 42292, from Doming and Gingerich, 1994, figure 3, inverted). **d**, *Eotheroides clavigerum* (CGM 60551, from Zalmout and Gingerich, 2012, figure 29, inverted). See Chapter 2 for abbreviations.

cingulum narrower labiolingually than the rest of the tooth, with and almost quadrangular shape divided in three accessory cusps.

**Comparisons.** The main differences between *Sobrarbesiren* and the main families and genera of Eocene sirenians are highlighted in the “Differential diagnosis” section but, in addition, a more detailed comparison of some characteristics of the skull is developed below.

The **rostrum** of *Sobrarbesiren* is elongated as in all sirenians, but it is also enlarged relative to cranium on the contrary of “prorastomids”, protosirenids, and some Eocene dugongids as *Eotheroides lambondrano*, *Prototherium veronense* and *Prototherium ausetanum* (Balaguer and Alba, 2016; Domning, 1994; Samonds et al., 2009) (**Fig. 5.15, a-d**). The rostral deflection of *Sobrarbesiren* is greater than in “prorastomids” (Domning, 2001b; Savage et al., 1994) but lesser than in protosirenids and Eocene dugongids (**Fig. 5.15, a-d**; Balaguer and Alba, 2016; Domning et al., 2017; Doming and Gingerich, 1994; Gingerich et al., 1994; Sagne, 2001a; Zalmout and Gingerich, 2012, table 29), with the exception of *Eotheroides lambondrano* and *Protosiren fraasi* (Samonds et al., 2009; Zalmout and Gingerich, 2012).

The anteroventral most end of the **premaxilla-maxilla** suture is in the vertical level of the symphyseal summit as in “prorastomids” (Savage et al., 1994) and Eocene dugongids (Sickenberg, 1934; Sagne, 2001b; Samonds et al., 2009; Zalmout and Gingerich, 2012), with the exception of *Prototherium ausetanum* (Balaguer and Alba, 2016) and on the contrary of protosirenids (**Fig. 5.15, a-d**; Domning et al., 2017; Domning and Gingerich, 1994, figure 3; Gingerich et al., 1994, figure 5b). The nasal process of the premaxilla contacts the frontal as in most other sirenians except *Libysiren sickenbergi* (Domning et al., 2017).

The **nasals** are enlarged and meet along their dorsomedial borders as in “prorastomids” (Domning, 2001b; Savage et al., 1994), protosirenids (Bajpai et al., 2009; Domning et al., 2017; Gingerich et al., 1994; Sickenberg, 1934) (except *Protosiren smithae*; Domning and Gingerich, 1994) and Eocene dugongids as *Eotheroides spp.*, *Prototherium veronense* and *Eosiren libyca* (Domning, 1994; Sickenberg, 1934; Zalmout and Gingerich, 2012).

*Sobrarbesiren* preserves a **lacrimial** that does not contact with the premaxilla as in many other basal sirenians except the dugongids *Eotheroides sandersi* and “*Halitherium*” *taulannense* and the protosirenids *Asbokia antiqua* and *Libysiren sickenbergi* (Bajpai et al., 2009; Domning et al., 2017; Sagne, 2001b; Zalmout and Gingerich, 2012). The latter shows a unique condition where the lacrimal is inserted between the nasal process of the premaxilla and the frontal (Domning et al., 2017). The lacrimal foramen (nasolacrimal canal) is present as in all the Eocene sirenians with the exception of the protosirenids *Asbokia antiqua* and *Libysiren sickenbergi* (Bajpai et al., 2009; Domning et al. 2017) and the dugongid *Eotheroides spp.* (less *E. aegyptiacum*; Samonds et al., 2009; Zalmout and Gingerich, 2012). Its presence in the *Protosiren spp.* is unknown (Springer et al., 2015, Ch. 91).

*Sobrarbesiren* has a narrowing of the **skull roof** just posterior to the frontoparietal suture as in all sirenians except *Libysiren* (Domning et al., 2017). The **temporal crests** are marked in both frontal and parietal bones as in other Eocene sirenians except the “prorastomid” *Prorastomus* whose temporal crests are limited to the frontal bone (Savage et al., 1994), and the protosirenid *Libysiren sickenbergi*, which presents temporal crests in the posterior part of the parietals (Domning et al., 2017). The smooth temporal crests of *Sobrarbesiren* differs from all other Eocene sirenians, except the “prorastomid” *Pezosiren portelli*, in being joined, or nearly so in the parietals. Nevertheless, the temporal crests of the prorastomid *Pezosiren* form a raised sagittal crest that is absent in *Sobrarbesiren*.

The **frontal** roof of *Sobrarbesiren* is short relative to the parietals (i.e. interfrontal suture versus length of parietals) as in “prorastomids”, protosirenids and dugongids as *Eotheroides aegyptiacum*, *Prototherium ausetanum* and “*Halitherium*” *taulannense* (Bajpai et al., 2009; Balaguer and Alba, 2016; Domning et al., 2017; Domning and Gingerich, 1994; Sagne, 2001a; Savage et al., 1994; Zalmout and Gingerich, 2012, table 3); and on the contrary of some Eocene dugongids as *Prototherium veronense*, *Eotheroides clavigerum*, *Eotheroides sandersi* and *Eosiren stromeri*, (Domning et al., 1994; Zalmout and Gingerich, 2012, table 3). The frontal process of the **parietal** is long, i.e., it extends more than half the interfrontal length as in some Eocene dugongids, such as *Prototherium veronense* and “*Halitherium*” *taulannense*, and on the contrary of other Eocene sirenians (Sagne, 2001a, Ch. 20).

The **endocranial surface** of *Sobrarbesiren* resembles that of protosirenids and the “prorastomid” *Pezosiren portelli* in lacking, or nearly so, a bony falx cerebri, a tentorium osseum and an internal occipital protuberance (Domning and Gingerich, 1994; Domning et al., 2017; Gingerich et al., 1994; Sickenberg, 1934). Although the endocranium of *Pezosiren* is not published, Domning et al. (2017) mentioned that its falx cerebri is rudimentary and the structures of the supraoccipital are absent. Nevertheless, the supraoccipital endocranial structures are present in *Sobrarbesiren*, though in a different degree depending on the specimen. In any case, this condition is different from that of the Eocene dugongids in which these structures are usually strongly developed (Sagne, 2001a; Sickenberg, 1934; Zalmout and Gingerich, 2012).

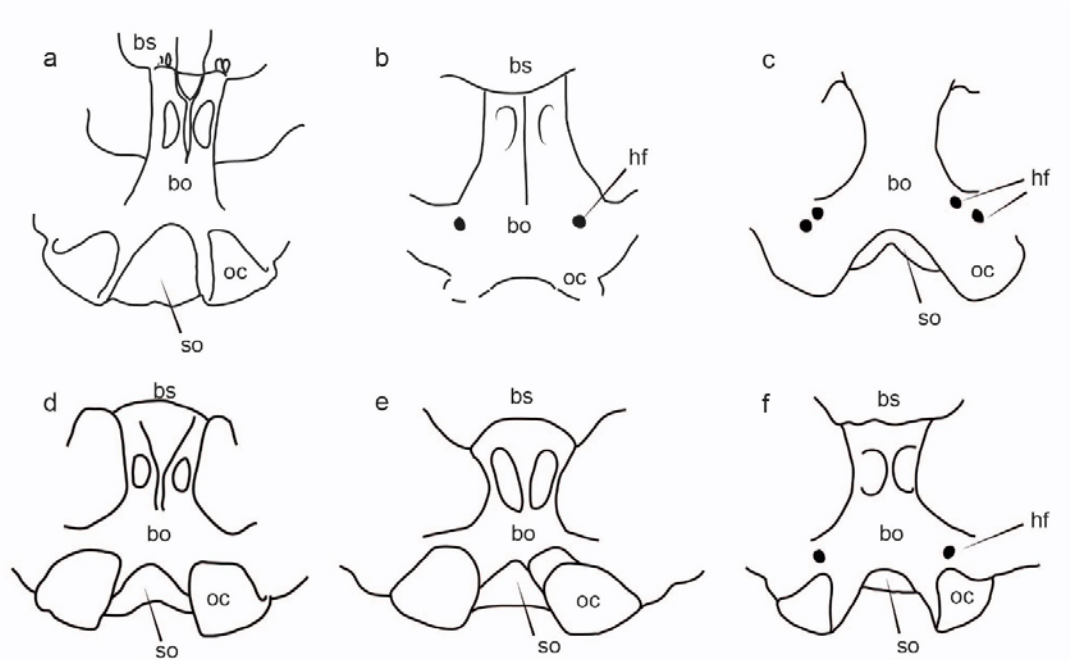
The **supraoccipital** of *Sobrarbesiren* is wider in dorsal half than at ventral extremities as in the other Eocene sirenians (Domning et al., 2017; Springer et al., 2015, Ch. 64). *Sobrarbesiren* shows a pronounced nuchal crest less massive than in protosirenids (Bajpai et al., 2009; Domning et al., 2017; Domning and Gingerich, 1994).

The **exoccipitals** are joined by a suture dorsal to the foramen magnum as in all the Eocene sirenians except *Protosiren smithae* (Domning and Gingerich, 1994). The supracondylar fossae of *Sobrarbesiren* must be absent or shallow if present, and located in the dorsal portion of the condyle as in “prorastomids” and protosirenids (Domning et al., 2017; Domning and Gingerich, 1994; Savage et al., 1994), except *Ashokia* (Bajpai et al., 2009), and on the contrary

of Eocene dugongids (Sagne, 2001a, Ch. 36). The occipital condyles are curved almost vertically as in other Eocene sirenians, e.g. *Protosiren smithae* (cast BNMH 60043a, CGM 42292), *Ashokia antiqua* (Bajpai et al., 2009, figure 5), *Libysiren sickenbergi* (Domning et al., 2017), *Eotheroides* spp. (Zalmout and Gingerich, 2012, figures 31 and 42), “*Halitherium*” *taulannense* (Sagne, 2001a, figure 18), except in the “prorastomid” *Pezosiren portelli* (specimen USNM 553590), which are curved transversely. The condyles are not preserved in *Prorastomus*, the only other “prorastomid” known.

The morphology of the **basioccipital** of *Sobrarbesiren* is different from that of the other sirenians and it was proposed as an automorphy for this taxon (Díaz-Berenguer et al., 2018a). The basioccipital of *Sobrarbesiren* is elongated and straight and maintains the same width along its body, meanwhile it is transversely wider posteriorly than anteriorly in “prorastomids” (Savage, 1994; basicranium USNM 553590 of *Pezosiren portelli*) and shows a sand-clock shaped waisted body in protosirenids and Eocene dugongids (**Fig. 5.16**). *Sobrarbesiren* shares with *Prorastomus*, *Pezosiren* and *Eotheroides aegyptiacum*, the presence of a low ventral keel along the midline of the basioccipital (Savage, 1994; basicranium USNM 553590 of *Pezosiren portelli*, Abel, 1913, Table (II) XXXI, 2). This keel is shorter in *Eotheroides aegyptiacum* than in *Sobrarbesiren* and the “prorastomids”, but it bifurcates before the basioccipital-basisphenoid contact as in *Sobrarbesiren*. Nevertheless, the rami of this keel extend to the basisphenoid in *Sobrarbesiren* but are limited to the basioccipital in *E. aegyptiacum* (Abel, 1913, Table (II) XXXI, 2). Besides, the ventral surface of the basioccipital is depressed between the rami of the keel in both taxa. A ventral keel in the basioccipital is absent in protosirenids and in the other Eocene dugongids (**Fig. 5.16, c-f**). With regard to the areas for insertions of the *longus capitis* muscle, *Sobrarbesiren* has a pair of symmetrical concavities (or depressions) in the ventral side of the basioccipital as “prorastomids” and Eocene dugongids. The depth and position of this areas is very variable between species. They are shallow in *Prorastomus* (holotype skull, BMNH 44897), *Sobrarbesiren* and *Prototherium veronense* (paratype skull, MGP-PD 9Z), deeper in *Pezosiren* (basicranium, USNM 53590), *Eotheroides aegyptiacum* and *Eotheroides sandersi* (Abel, 1913, Table (II) XXXI, figure 2; Zalmout and Gingerich, 2012), deep and enlarged in *Prototherium intermedium* (partial skull MGP-PD28998) and very deep in “*Halitherium*” *taulannense* (Sagne, 2001a). They are deep but displaced ventrolaterally in *Eotheroides clavigerum* (Zalmout and Gingerich, 2012, figure 30B). Protosirenids show convex rugosities in the basioccipital, instead of concavities, for the attachment of the *longus capitis* muscle (Bajpai et al., 2009; Domning et al., 2017). Curiously, the holotype skull (MÁFI V. 601712) of the Hungarian dugongid *Sirenavus hungaricus* also shows a pair of rugose convexities in the ventral side of the basioccipital, being the only Eocene dugongid with this condition. Post-Eocene sirenians also present convex rugosities instead of concavities for the attachment of *longus capitis* muscle (e.g., Domning, 1997; Sorbi et al., 2012; Takahashi et al., 1986; Vélez-Juarbe and Domning, 2015, 2014a; Voß and Hampe, 2017).

As all non “prorastomid” sirenians, *Sobrarbesiren* has a short sphenopalatine region with an enlarged **pterygoid** process (Domning, 2001b). In addition, *Sobrarbesiren* differs from



**Figure 5.16.** Comparison of basicranial region of different Eocene sirenian skulls. **a**, *Sobrarbesiren cardieli* (MPZ 2017/1); **b**, *Prorastomus sirenooides* (sketch based on holotype BMNH 44897); **c**, *Libysiren sickenbergi* (sketch based on Domning et al., 2017, figure 4, NHMUK M45675a); **d**, *Eotheroides aegyptiacum* (sketch based on Abel, 1913 table (II) XXXI, figure 2); **e**, “*Halitherium*” *tanlannense* (sketch based on holotype RGHP D040); **f**, *Prototherium intermedium* (sketch based on the topotype skull MGP-PD 28998) (taken from Díaz-Berenguer et al., 2018a).

protosirenids in having pterygoid fossa extending above the level of the roof of external nares. This fossa is probably absent in *Ashokia* (Bajpai et al., 2009). *Sobrarbesiren* combines the presence of a pterygoid fossa with the presence of an alisphenoid canal, not observed in any other sirenian, and the latter only shared with “prorastomids” and protosirenids. As in all Eocene sirenians except *Prorastomus*, the alisphenoid is in contact with the tegmen tympani but not fused (Savage et al., 1994). The foramen ovale is converted into an open notch as in all Eocene sirenians except “prorastomids” (Savage et al., 1994; Domning, 2001b) and *Eosiren abeli* (Domning, 1994, Ch. 103).

The cranial portion of the **squamosal** of *Sobrarbesiren* reaches the nuchal crest, but not the temporal crests. However, in lateral view, there is not a significant distance between the squamosal and the top of the cranial roof as occurs in protosirenids (Bajpai et al., 2009; Domning et al., 2017; Domning and Gingerich, 1994). The condition in *Sobrarbesiren* is more similar to that of Eocene dugongids in which the squamosal reaches the temporal crests. This difference is because the temporal crests of *Sobrarbesiren* are joined and thus situated in a more dorsal position of the skull roof. The processus retroversus of the zygomatic arch of the squamosal is present as in all dugongids (Domning, 1994) and the protosirenid *Libysiren sickenbergi* (Domning et al., 2017). The zygomatic process of the squamosal gradually tapers anteriorly as in “prorastomids”, *Ashokia antiqua* and Eocene dugongids (Springer et al., 2015,

**Table 5.3.** Measurements (in mm) of the tympanic bone of different sirenians. Measurements of *Prorastomus sirenooides* taken in photographs facilitated for the Dr. Ainara Badiola. Measurements of *M. albifontanum* taken in Veléz-Juarbe and Domning (2014a, figure 5E).

	<i>Sobrarbesiren cardieli</i> MPZ 2017/1	<i>Prorastomus sirenooides</i> BMNH 44897	<i>Eotheroides lambondrano</i> (Samonds et al., 2009)	<i>Metaxytherium albifontanum</i> (Vélez-Juarbe and Domning, 2014)
Anteroposterior length	18	19	17,8	11
Dorsoventral height	24	27	20,5	15
Internal diameter	5	6,5	10,6	5

Ch. 81). *Sobrarbesiren* differs from protosirenids except *Ashokia antiqua* in having a post-tympanic process enlarged and projected anteriorly as in Eocene dugongids (Bajpai et al., 2009; Domning, 1994; Domning et al., 2017; Domning and Gingerich, 1994).

*Sobrarbesiren* shares with *Libydiren sickenbergi* a preorbital process of the jugal that does not contact with the lacrimal, although this condition is only probably in *Libysiren* (Domning et al., 2017).

The **maxilla** is elevated more than 1 cm above the alveolar margin as in “prorastomids” (Savage et al., 1994) and the protosirenid *Ashokia antiqua* (Bajpai et al., 2006) but the palatal gutter is narrow as in “prorastomids” and dugongids, and on the contrary of protosirenids (Springer et al., 2015). The infraorbital foramen of *Sobrarbesiren* is small as in basal sirenians including “prorastomids”, protosirenids and the dugongid *Eotheroides aegyptiacum* (Abel, 1913; Bajpai et al., 2009; Domning and Gingerich, 1994; Savage et al., 1994).

The position of the anterior border of the **palatines** is behind the premolars as in “prorastomids”, protosirenids and some Eocene dugongids as the *Eosiren* spp., *Eotheroides* spp. and *Prototherium ausetanum* (Balaguer and Alba, 2016; Sagne, 2001a, Ch. 10; Zalmout and Gingerich, 2012; Samonds et al., 2009).

The **tympanic bone** of *Sobrarbesiren* is swollen and horseshoe shaped as is usual in sirenians (Robineau, 1969; Thewissen and Bajpai, 2009). Nevertheless, it has a curiously narrow tympanic arch (or lumen of the tympanic arch, following Voß and Hampe, 2017). Descriptions of the tympanic bone are scarce in the fossil sirenians literature, because it is a very fragile structure not always preserved. The tympanic bone of *Sobrarbesiren* is anteroposteriorly broad and more robust than the tympanic bone of *Prorastomus sirenooides*, though both taxa share a relatively narrow arch (Table 5.3; Savage et al., 1994). *Protosiren smithae* has a broad arch than that of *Sobrarbesiren* (Domning and Gingerich, 1994, figure 3).



The tympanic ring of *Eotheroides lambondrano* has a similar size to *Sobrarbesiren* but its internal diameter is twice as wide (Samonds et al., 2009). The tympanic arches of the holotype skull RGHP D040 of “*Halitherium*” *taulannense* and the skull MGP-PD 28998 of *Prototherium intermedium*, and *Metaxyterium albifontanum* from the late Oligocene of eastern USA (Veléz-Juarbe and Domning, 2014a, figure 5E-F) show also a broader arch than *Sobrarbesiren*.

The articular surface of the **mandibular condyle** of *Sobrarbesiren* is as extended medially as laterally like in Eocene dugongids (Sagne, 2001a, Ch. 53), and on the contrary of the clearly extended and projected medially articular surface of the “prorastomids” *Prorastomus sirenoides* (Savage, 1994, figure 6) and *Pezosiren* (holotype, USNM 511925), and the protosirenid *Protosiren smithae* (holotype 94810 cast CGM 4229).

The **hyoid bone** of *Sobrarbesiren* is different from that of *Protosiren smithae* illustrated for Domning and Gingerich (1994, figure 8 a-b), and the stylohyale of *Eotheroides aegyptiacum* (Abel, 1913).

With respect to the **upper dentition**, *Sobrarbesiren* differs from all sirenians in having a reduced dental formula from the primitive condition 3.1.5.3 by the loss of the second incisor, combined with a permanent single rooted P<sup>5</sup>. On one hand, *Sobrarbesiren* shares with “prorastomids” and protosirenids the presence of a single rooted P<sup>5</sup>, except *Prorastomus* that possesses a three rooted P<sup>5</sup>, and on the contrary that Eocene dugongids (Domning, 2001b; Domning et al., 2017; Domning and Gingerich, 1994; Gingerich et al., 1994; Savage et al., 1994). On the other hand, the absence of the second incisor is shared with some Eocene dugongids such as *Prototherium* spp., *Eotheroides clavigerum* and *E. sandersi* (Bizzotto, 1983; Pilleri, 1989; Zalmout and Gingerich, 2012). Besides, *Sobrarbesiren* differs from “*Halitherium*” *taulannense* in the presence of the third incisor (Sagne, 2001a; 2001b). *Sobrarbesiren* shares with all the Eocene sirenians, except *Prorastomus*, a single rooted canine (Savage et al., 1994).

#### 5.2.1.2. Postcranial skeleton

### VERTEBRAE

The full vertebral formula of *Sobrarbesiren cardieli* is unknown (**Ch. 204 (?)**), but 33 vertebrae have been recovered. The specimens comprise mature and juvenil individuals, including seven cervical vertebrae, at least nineteen thoracic vertebrae, two lumbar vertebrae, one sacral vertebra, and four caudal vertebrae.

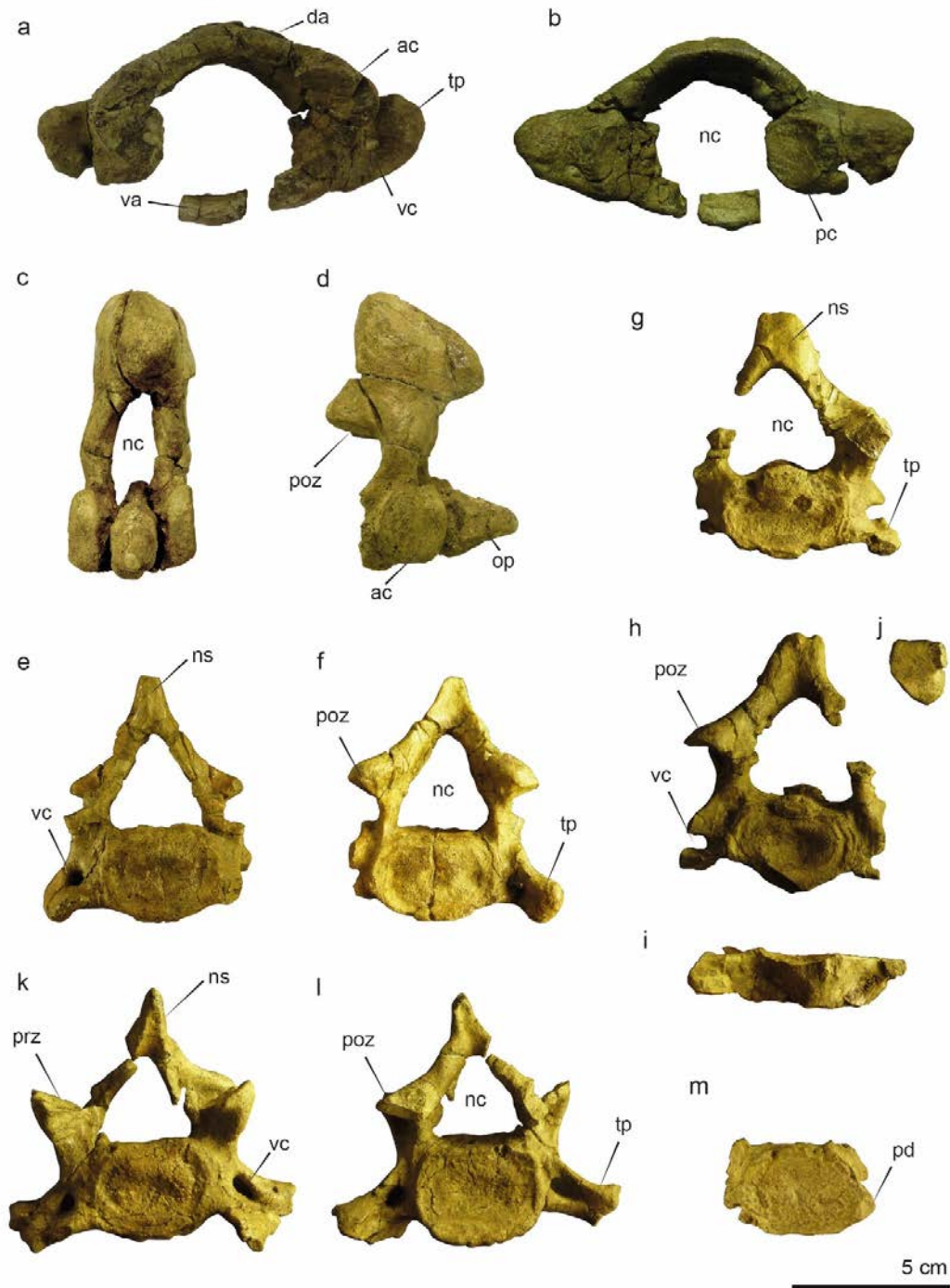
#### Cervical vertebrae

They are represented by an atlas (MZIP 2017/6), an axis (MPZ 2017/7), a C3? (CS-41-575), two C4-5? (CS-41-364 and MPZ 2017/8), a C6 (CS-41-593) and a centrum interpreted as the C7 (MPZ 2017/9). The identification of the position of the C3-C7 has been made comparing them with the holotype specimen of *Protosiren smithae* (cast USNM

94810, CGM 42292). Although the exact number of cervical vertebrae of *Sobrarbesiren* is unknown, in comparison with other Eocene sirenians it is assumed being probably seven (Ch. 200 (1); Domning, 2001b; Domning and Gingerich, 1994; Gingerich et al., 1995; Zalmout and Gingerich, 2012).

**Atlas.** MPZ 2017/6 is broken in several different fragments (Fig. 5.17, a-b; Table 5.4). The anterior cotyles (Fig. 5.17, a-b: ac) and the left transverse process (Fig. 5.17, a-b: tp) are partially preserved, and the ventral arch is only represented by its most central part (Fig. 5.17, a-b: va). The atlas is wider than higher. The dorsal arch (Fig. 5.17, a-b: da) is low and lacks articular surfaces for the axis. The neural tubercle is low and shows an elongated and flattened dorsal surface. The preserved fragment of the ventral arch has a rugose and gently pointed posteriorly articular surface for the odontoid process. In its ventral surface and posteriorly, there is a small tubercle that marks the insertion of the *longus colli* muscle. The neural canal is wide and subcircular (Fig. 5.17, a-b: nc). The anterior cotyles face anteromedially and their articular surfaces are deeply concave and kidney-shaped in outline. The dorsal and lateral borders of these cotyles are well defined and overhang the dorsal arch and the transverse processes. The transverse canal for the first cervical nerve is situated above the anterior cotyle and is enclosed by bone. The transverse processes are slightly elongated extending 24 mm from the cotyles. These processes are robust, swollen and knob-like, pointed laterally but rounded at its ventral border. Each process is pierced near its root by a large vertebrarterial canal (5,6 x 4, 8 mm in diameter; Fig. 5.17, a-b: vc). The posterior cotylar articular facets are large (Fig. 5.17, a-b: pc), subcircular in outline and slightly concave. They are 23 x 20 mm in diameter. Their dorsal edge lies almost at the level of the dorsal edge of the transverse processes.

**Comparisons.** The proportions of the studied atlas (MPZ 2017/6, Fig. 5.17, a-b), wider than higher, with a low dorsal arch and large articular surfaces of posterior cotyles, which extend over a significant part of the transverse processes, resemble that of “prorastomids” from the early middle Eocene of Jamaica and from the late Eocene of Florida described for Savage et al. (1994). MPZ 2017/6 differs from “prorastomids” in having rounded knob-like transverse processes more similar to that of basal dugongids (Zalmout and Gingerich, 2012) instead of wing-shaped transverse processes (Fig. 5.18, a-d), and in lacking grooves between the dorsal edge of the posterior cotyles and the overhanging dorsal arch (Savage et al., 1994). The atlas of *Sobrarbesiren* resembles the Dugongidae? indet. atlases from the middle Eocene of Navarra (Spain) described by Astibia et al. (2010). These authors highlight the plesiomorphic condition of this atlas, more similar to that of “prorastomids” than to any other sirenian. However, the MPZ 2017/6 atlas is slightly larger than the specimen from Navarra and has more rounded and larger posterior articular surfaces, which occupy a major extension of the transverse processes. MPZ 2017/6 differs from “prorastomids”, the *Protosiren* spp. and *Eotheroides* spp. in lacking a prominent dorsal tubercle (Fig. 5.18, a-d). Instead, the atlas of *Sobrarbesiren* shows a flattened dorsal surface as *Eosiren libyca* and *Libysiren sickenbergi* (Domning et al., 2017; Sickenberg, 1934, plate 4, figure 8).



**Figure 5.17.** Cervical vertebrae of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-b**, MPZ 2017/6, atlas in anterior (**a**) and posterior (**b**) views. **c-d**, MPZ 2017/7, axis in anterior (**c**) and lateral (**d**) views. **e-f**, CS-41-575, C3? in anterior (**e**) and posterior (**f**) views. **g-j**, CS-41-364, C4-5? in anterior (**g**), posterior (**h**) and ventral (**i**) views, and detail of the left transverse process (**j**). **k-l**, CS-41-593, C6 in anterior (**k**) and posterior (**l**) views. **m**, C7 (MZP 2017/9) in posterior view. See Chapter 2 for abbreviations.

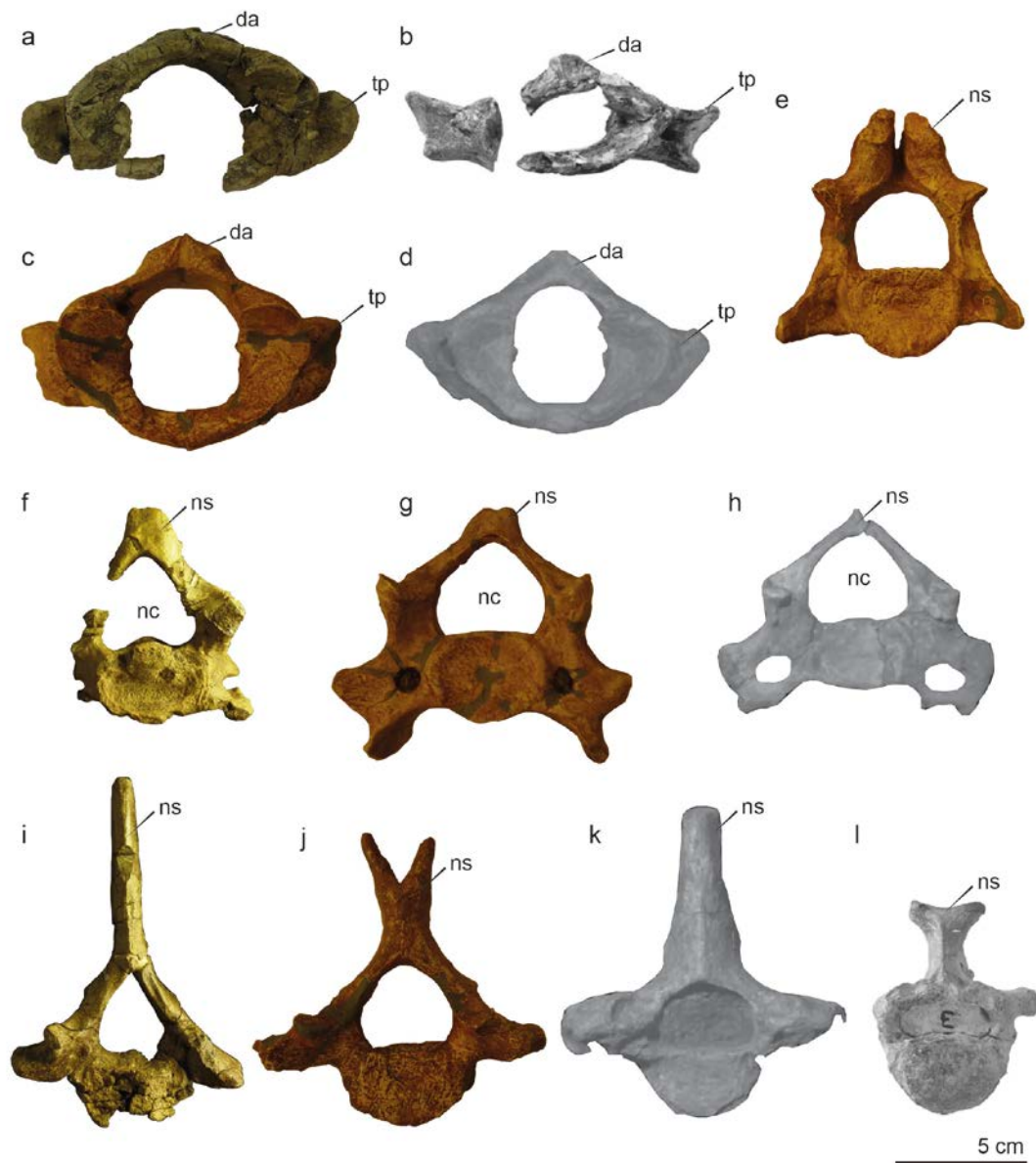
Nevertheless, according to Astibia et al. (2010), this feature can be subjected to intraspecific variations. Protosirenids and Eocene dugongids have proportionally higher atlas than MPZ 2017/6 (Domning et al., 1982; Domning et al., 2017; Sickenberg, 1934, figure 8 and 12;

Zalmout and Gingerich, 2012). In addition, the atlases of protosirenids have transverse processes with straight lateral borders, different from the rounded transverse processes of MPZ 2017/6 (**Fig. 5.18, c**; Sickenberg, 1934, figure 12).

**Axis.** MPZ 2017/7 is complete but distorted by lateromedial compression (**Fig. 5.17, c-d, Table 5.4**). The vertebral body is almost collapsed, and the transverse processes are missing. The axis has a robust and swollen neural spine (**Fig. 5.17, c-d: ns**), which shows a blunt and very long dorsal edge (46 mm in length) and is strongly inclined cranially. In dorsal view, the neural spine shows a posterior notch. The neural canal (**Fig. 5.17, c-d: nc**) is oval, higher than wider, but distorted. The postzygapophyses (**Fig. 5.17, c-d: poz**) face ventrally and are flattened, teardrop shaped and 15 mm long. The pedicles are narrow and triangular in cross-section. Just below the postzygapophyses the pedicles show an oval depression in posterior view. The vertebral arterial canals were probably closed, but the transverse processes are broken. The centrum is badly preserved in posterior and ventral views. It is 25 mm long, approximately as long as the odontoid process (**Fig. 5.17, c-d: op**). This process has a pointed tip and an elongated and flattened surface for articulation, with the corresponding facet on the atlas on its ventral surface. Its base bears no keel. The anterior cotyles are incomplete but they are oval in outline with well-demarcated borders. Their articular surfaces are directed anterolaterally and are convex to nearly flat and higher than wider.

**Comparisons.** The studied axis (MPZ 2017/7, **Fig. 5.17, c-d, Table 5.4**) differs from “prorastomids” and protosirenids in having a robust and massive neural spine instead of the horizontally projecting flanges of the neural spines of *Pezosiren*, and the bifurcated neural spine of protosirenids (**Fig. 5.18, e**; Domning and Gingerich, 1994). Its general morphology resembles that of Eocene dugongids. The massive and robust neural spine of MPZ 2017/7, with a blunt and long dorsal edge, is similar to that of the Eocene dugongids *Eotheroides clavigerum* and *Eosiren lybica* (Sickenberg, 1934, plate 5, figure 4b; Zalmout and Gingerich, 2012). Nevertheless, *Eosiren lybica* differs from *Sobrarbesiren* in having a well differentiated pointed tip, directed cranially instead of the continuous dorsal outline of the neural spine of MPZ 2017/7, and in having anterior cotyles wider than higher, and an odontoid process shorter than the centrum (Sickenberg, 1934, plate 5, fig. 4a, b). *Eotheroides clavigerum* also has an odontoid process shorter than the centrum and bears a ventral keel (Zalmout and Gingerich, 2012), absent in the axis of *Sobrarbesiren*.

**C3?** CS-41-575 is almost complete but lacks part of the left transverse process and the prezygapophyses (**Fig. 5.17, e-f, Table 5.4**). This vertebra is compressed anteroposteriorly. The neural arch is a delicate structure that finishes in a pointed neural spine. This spine is convex anteriorly and concave posteriorly. The neural canal is triangular similar in width and height, surrounded by thin pedicles. The postzygapophyses are located above the centrum, at the midpart of the neural canal overhanging the centrum. They are D-



**Figure 5.18.** Comparative of different Eocene sirenian cervical and thoracic vertebrae. **a-d**, Atlas in anterior view. **a**, *Sobrarbesiren cardieli* (MPZ 2017/7); **b**, *Prorastomus sirenooides* (BMNH 44897, from Savage et al. 1994, figure 10A); **c**, *Protosiren smithae* (cast USNM 94810 (CGM 42292)); **d**, *Eotheroides clavigerum* (CGM 60551, from Zalmout and Gingerich, 2012, figure 33). **e**, *Protosiren smithae* axis (cast USNM 94810 (CGM 42292) in posterior view. **f**, *Sobrarbesiren cardieli*, C4-5? (CS-41-364) in anterior view. **g**, *Protosiren smithae*, C6 (cast USNM 94810 (CGM 42292)) in anterior view. **h**, *Eotheroides clavigerum*, C5 (CGM 60551, from Zalmout and Gingerich, 2012, figure 33) in anterior view. **i-k**, Th1 in anterior view. **i**, *Sobrarbesiren cardieli* (MPZ 2017/10); **j**, *Protosiren smithae* (cast USNM 94810 (CGM 42292)); **k**, *Eotheroides clavigerum* (CGM 60551, from Zalmout and Gingerich, 2012, figure 33). **l**, *Pezosiren portelli*, Th13? (USNM 542909, from Hautier et al., 2012, figure 2B) in anterior view. See Chapter 2 for abbreviations.

shaped, flattened and face lateroventrally. The centrum is hexagonal in outline with concave anterior and posterior articular surfaces, especially in its most central part. It is anteroposteriorly compressed. The ventral border bears subtle ventral keels that bifurcates

from the anterior border of the centrum forming a “V” shape. The transverse processes are projected lateroventrally from the lateral borders of the centrum. They are anteroposteriorly flattened, but its ventral edge is swollen and shows a posteriorly directed tip and a thin anteriorly directed process, which is broken. These processes are at the same level as the ventral surface of the centrum. The vertebrarterial canals, which pierce these processes, are 6 x 5 mm in diameter.

**C4-5?** CS-41-364 lacks complete prezygapophyses, part of the left neural arch and the lateral edge of the transverse processes (**Fig. 5.17, g-j, Table 5.4**). The neural spine is broader than in the other cervical vertebrae and its tip is forked. This spine is convex in anterior view and concave in posterior view. The neural canal is surrounded by thin pedicles and it is triangular in shape and wider than high. The zygapophyses are large slightly concave smooth articular surfaces, which are located above the centrum in the midpart of the neural canal. The preserved part of the left prezygapophyses faces dorsomedially, and the postzygapophyses ventrolaterally, both protruding from the centrum. The centrum has a low dorsal keel and a prominent protuberance in its ventral side, and is anteroposteriorly compressed. Anterior and posterior articular surfaces of the centrum are concave in its most-central part. The medial lamina of the transverse processes is vertical and anteroposteriorly flattened. Although these processes are incomplete, a fragment of the left transverse process is preserved (**Fig. 5.17, j**). It is flattened with one border straight and the other one rounded lacking the anterior process observed in the C3?. Its ventral edge was probably at the level of the ventral surface of the centrum. The vertebrarterial canals are 5 mm in diameter approximately.

The isolated centrum MPZ 2017/8 has dorsal and ventral keels. Among the cervical vertebrae, the CS-41-364 specimen (**Fig. 5.17, g-j**) is the only one that shows a dorsal keel and lack demifacets, because of that MPZ 2017/8 probably corresponds also to a C4-C5?.

**C6.** CS-41-593 (**Fig. 5.17, k-l, Table 5.4**) lacks the right postzygapophyses and part of the anterior edges of the transverse process. The neural spine is thin and pointed. Its anterior and posterior faces are concave. The neural canal is surrounded by thin pedicles and is triangular in shape and wider than high. The zygapophyses overhang the centrum and are in the midpart of the neural arch. The prezygapophyses are large and their articular surfaces are slightly concave and face dorsomedially. The postzygapophyses are directed lateroventrally. The centrum is more or less quadrangular in outline and lacks the dorsal keel described in other cervical vertebrae, though shows the same “V”-shaped ventral keels than the C3 delimiting a depressed area. The transverse processes are projected lateroventrally and show an incomplete process extending beyond the ventral surface of the centrum, which is directed anteroventrally. According to Gingerich et al. (1995), this is a typical feature of the sixth cervical of many mammals. The vertebrarterial canals are between 6 and 9 mm in diameter.



**C7.** It is only represented by a damaged centrum (MPZ 2017/9, **Fig. 5.17, m, Table 5.4**). It is anteroposteriorly compressed, hexagonal in outline and it is marked by a low dorsal keel. The anterior articular surface is convex but the posterior one is concave. At the lateroventral side of the posterior articular surface, demifacets for the first rib are present. The ventral keel described in other cervical vertebrae are very subtle in this specimen.

**Comparisons.** C3-C7 are anteroposteriorly compressed vertebrae as occur in other Eocene sirenians (Domning and Gingerich, 1994; Gingerich, 1995; Zalmout and Gingerich, 2012) except the “prorastomid” *Pezosiren* (Domning, 2001b). The neural spine of the C4-5? is forked and resembles that of the C6 of the protosirenid *Protosiren smithae* (**Fig. 5.18, g**). Besides, the convergent keels delimiting a depressed area in the ventral surface of the centrum are also present in the C3 of *Protosiren sattaensis* and in the C3 and C4 of *Protosiren smithae* (Gingerich et al., 1995). The neural canals form a triangle with straight sides and rounded corners, well delimited by the neural arch and the dorsal border of the centrum, slightly different from the subtriangular neural canals of other Eocene sirenians as Protosirenids (**Fig. 5.18, g**; Sickenberg, 1934, figure 14) and *Eotheroides* (**Fig. 5.18, h**; Sickenberg, 1934, plate IV, figure 1a).

### Thoracic vertebrae

Eight thoracic vertebrae of adult individuals have been identified (**Fig. 5.19, Table 5.4**). In addition, twenty-two isolated and unfused centra and neural arches attributed to juvenile individuals, which represent a minimum of eleven thoracic vertebrae, have been found. They have been grouped in anterior, medial and posterior thoracic vertebrae according to criteria established by different authors (e.g., Domning and Pervesler, 2001; Hautier et al. 2012; Zalmout and Gingerich, 2012).

**Anterior thoracic vertebrae (Fig. 5.19, a-d, Table 5.4).** The MPZ 2017/10 and MZP 2017/11 specimens are interpreted as anterior thoracic vertebrae. They show badly preserved centra. MPZ 2017/10 seems to correspond to the Th1 and MPZ 2017/11 is a posterior anterior thoracic, probably the Th2.

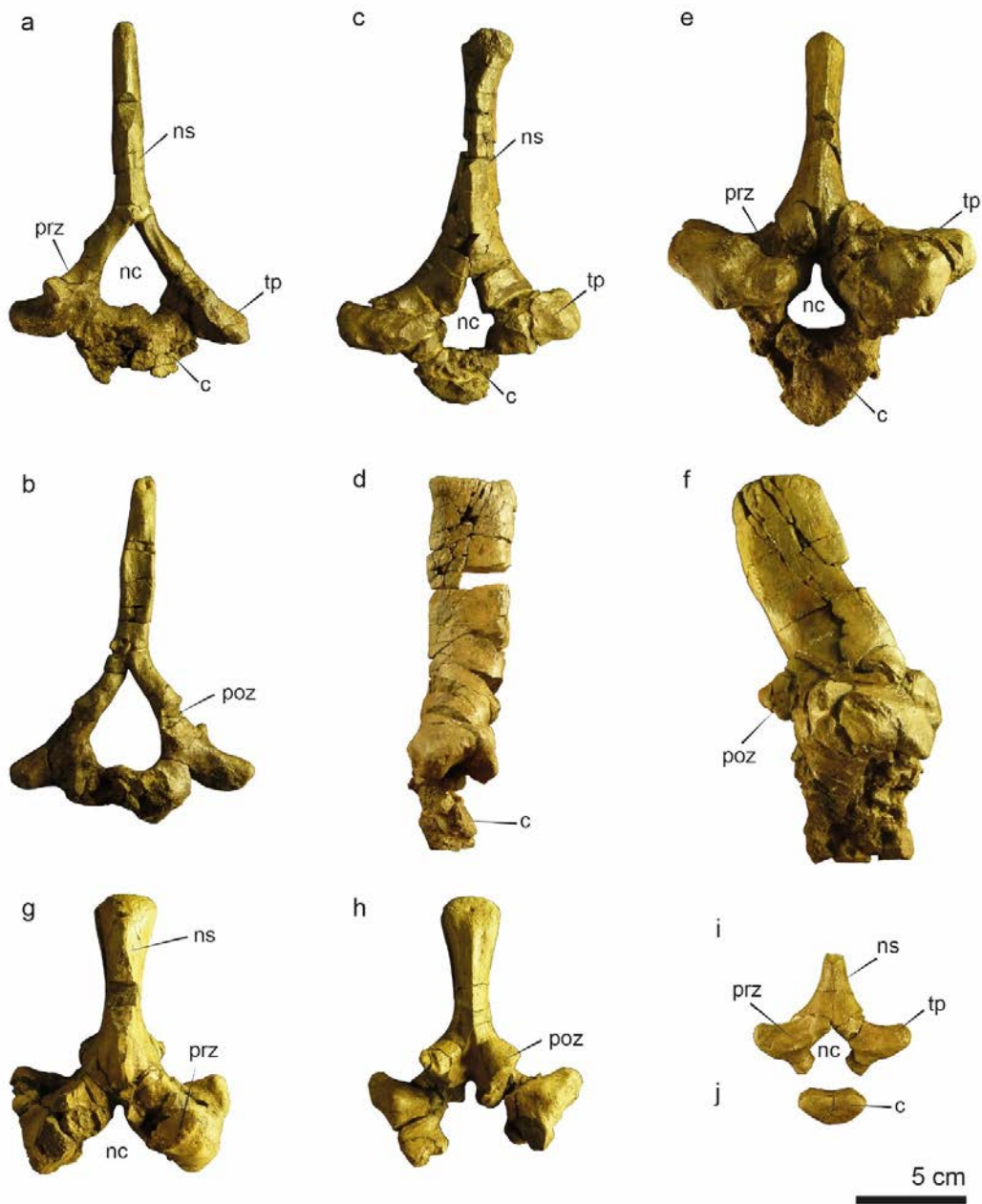
**Th1.** MPZ 2017/10 shows a straight neural spine (**Fig. 5.19, a-b**), which is longer and thinner than in posterior thoracic vertebrae (anteroposterior width 22 mm). Its maximum laterally width is at its mid-point and its summit is pointed. The anterior side of the spine is sharp and the posterior one is sharp near the tip, and concave with very well marked lateral borders towards its base. The neural canal is subtriangular, or teardrop shaped, and higher than wider. It is higher than in any other thoracic vertebrae. The pedicles are lateromedially flattened and thin anteroposteriorly. They show an elongated depression in anterior view and another one in lateral view. The right prezygapophysis is almost complete. It is projected further than the centrum and located above the transverse processes. Its articular surface is flattened to concave, elongated and faces dorsomedially. The postzygapophyses are concavities, more than projections, at the level of the posterior



articular surface of the centrum. They are located above the prezygapophyses and face ventrolaterally. The transverse processes are gracile compared with that of more posterior thoracic vertebrae. Its dorsal border is inclined ventrolaterally, meanwhile its ventral surface is horizontal. The lateroventral border of these processes shows a subcircular *fovea costalis transversalis* ventrally directed. The centrum is incomplete but is short anteroposteriorly (18 mm in length) more like that of cervical vertebrae than to other thoracis, and broad transversally. It shows a dorsal keel like some cervical vertebrae do.

**Th2?** MPZ 2017/11 has a high neural spine broader anteroposteriorly and lateromedially than that of the Th1 (**Fig. 5.19, c-d, Table 5.4**). Its summit shows distinct flanges and a triangular and rugose dorsal surface. The anterior edge of the spine is sharp whereas the posterior one is sharp in its middorsal part but concave with a median keel in the midventral one. The neural canal is surrounded by robust and thick pedicles as that of more posterior thoracic vertebrae. It is as high as wide and shows a narrow groove or slit at its top. The prezygapophyses are concave depressions located at the level of the dorsal surface of the transverse processes, and the postzygapophyses are pointed projections from neural arch, located above the level of the prezygapophyses. The transverse processes are swollen and horizontal. In the lateroventral side of these processes, the *fovea costalis transversalis* is a very concave surface.

**Mid thoracic vertebrae (Fig. 5.19, e-f, Table 5.4).** Five thoracic vertebrae are interpreted as mid thoracic vertebrae. CS-41-411 lacks the summit of the neural spine and the posteroventral part of the centrum. It is interpreted as the most anterior of the midthoracic vertebrae. MPZ 2017/12 (**Fig. 5.19, e-f**), MPZ 2017/13 and CS-41-22 are complete vertebra, the latter lateromedially compressed in the fossildiagenetic phase. The anterior side of the spine of MPZ 2017/13 is lost and the centrum is isolated from the neural arch. MPZ 2017/14 is a neural arch. The centra are badly preserved in all vertebra because they are composed of spongy bone and are more affected by plant roots and the lithostratigraphic compression than the neural arches. The spines are robust, broad anteroposteriorly and inclined backward projecting beyond the centrum (**Fig. 5.19, f**). The anterior side of the spine is sharp and the posterior one is broader, being the dorsal surface of the spine triangular. The posterior side of the spine shows a longitudinal depression delimited by overhanging lateral edges and no median keel exist in the CS-41-411 and MPZ 2017/14 specimens. In MPZ 2017/12, MPZ 2017/13 and CS-41-22 the posterior side of the spine has a median keel instead of the depression described in CS-41-411. This keel begins near the dorsal edge of the spine in MPZ 2017/13 and at the midpart of the spine in the other vertebrae, and extends until its base. It is surrounded by two shallow longitudinal grooves. The pedicles are very thick and robust. The neural canals are higher than wider, and tear drop shaped with their apices slit-like in anterior view. The prezygapophyses are depressed surfaces which face dorsolaterally situated at the level of the apice of the neural canal. Its anterior edge is slightly projected to the level of the anterior surface of the centrum. The postzygapophyses are concavities with a protruding dorsal tip in CS-41-411, less



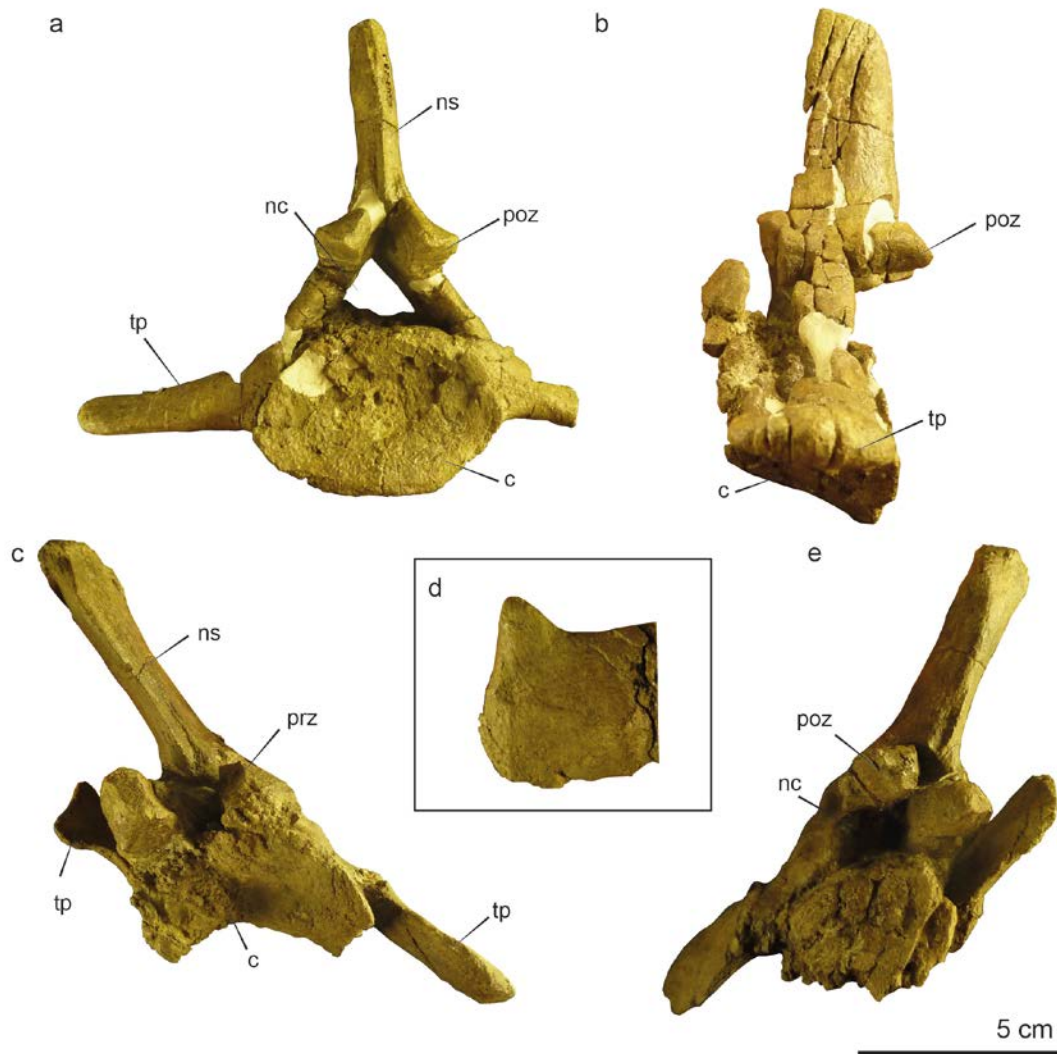
**Figure 5.19.** Thoracic vertebrae of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-b**, MPZ 2017/10, Th1 in anterior (**a**) and posterior (**b**) views. **c-d**, MPZ 2017/11, Th2? in anterior (**c**) and lateral (**d**) views. **e-f**, MPZ 2017/12, mid-thoracic in anterior (**e**) and lateral (**f**) views. **g-h**, MPZ 2017/15, posterior thoracic in anterior (**g**) and posterior (**h**) views. **i**, CS-41-457, midthoracic neural arch of a juvenile individual in anterior view. **j**, CS-41-523, centrum of a juvenile individual in anterior or posterior view. See Chapter 2 for abbreviations.

projected than in other dorsal vertebrae. They are triangular projections of bone with a pointed apex at its dorsal edge in MPZ 2017/13 and CS-41-22. In the MPZ 2017/12 and MPZ 2017/14 specimens the postzygapophyses have shallow depressions at its base. They are directed ventromedially, separated by a groove and projected further the centra. The transverse processes are short, stout and robust. They are horizontal in CS-41-411 and

inclined dorsally in the other vertebrae. The demifacet for the rib tuberculum (*fovea costalis transversalis*) is a concave surface in the CS-41-411, MPZ 2017/12 and MPZ 2017/14 specimens, meanwhile it is a well delimited soft, flattened and subcircular area in the MPZ 2017/13 and CS-41-22 specimens. This demifacet faces lateroventrally. The centra show concave dorsal surfaces and convex ventral surfaces without keels. The anterior and posterior articular surfaces are flattened and concave in their central-most portion. They are wider than higher, except in CS-41-22, which is deformed by lateromedial compression. The anterior articular surface of the centrum is ellipsoidal in CS-41-411, and vaguely heart-shaped, without a markedly depressed area in its dorsal surface, in the other vertebrae. The anterior demifacet for the capitulum (*fovea costalis superior*) and the posterior one (*fovea costalis inferior*) are subcircular and located in the base of the pedicles, just above the dorsal border of the anterior and posterior surfaces of the centrum, respectively. The anterior and posterior demifacets are very well preserved in CS-41-411 and CS-41-22 and have the same size. Their surfaces are concave and rough. Demifacets are present but badly preserved in MPZ 2017/12.

**Posterior thoracic vertebrae.** Only one specimen has been found (MPZ 2017/15, **Fig. 5.19, g-h, Table 5.4**). It is a neural arch with a slightly different morphology to that of the other thoracic vertebrae described, probably because a more posterior position within the thoracic series. The neural spine is robust, broad craniocaudally and inclined backward. The summit shows distinct flanges and has a rugose dorsal surface. The anterior side of the spine is very sharp or keeled. This keel is surrounded by two shallow depressions near its base. The posterior one has a flattened surface at the apex, with a small foramen, and sharp to the base where it is also surrounded by shallow depressions. The pedicles are robust as in the other thoracic vertebrae. Only the left prezygapophyses is preserved and it projects anteriorly. Its surface is flattened and are inclined dorsomedially more than in the other thoracic vertebrae. The postzygapophysis are very prominent and they are situated above the dorsal border of the transverse processes. Their articular surface is slightly convex and directed more lateroventrally than in any other thoracic vertebrae. The transverse processes are pointed, their dorsal side is strongly inclined dorsally, and their lateral side is almost vertical. The demifacet for the tuberculum faces laterally. The *fovea costalis superior* is present and the *fovea costalis posterior* seems to be absent.

**Juvenile thoracic vertebrae (Fig. 5.19, i-j, Table 5.4).** Numerous unfused neural arches and centra of young individuals have been recovered. Five complete neural arches (CS-41-408, CS-41-425, CS-41-457, CS-41-487, CS-41-584), eight fragments of neural arches (CS-41-12.b, CS-41-18, CS-41-61.2, CS-41-212.b, CS-41-213.b, CS-41-399, CS-41-400 and CS-41-470) and a very distorted neural arch associated to badly preserved centra (CS-41-4) are interpreted as corresponding to medial thoracic vertebrae. Its general morphology is similar to the thoracic vertebrae of adult individuals but exists some differences. The neural spines are short compared with that of the adult individuals and flattened anteroposteriorly. Their dorsal surface is triangular and slightly concave. The anterior surface of the spine is flat with an incipient keel close to its tip. The posterior surface is concave. The pedicles are



**Figure 5.20.** Lumbar vertebrae of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-b**, L1-2? (MPZ 2017/16) in posterior (**a**) and lateral (**b**) views. **c-e**, L3-4? (MPZ 2017/17) in anterior (**c**) and posterior (**e**) views, and detail of the right transverse process in medial view (**d**). See Chapter 2 for abbreviations.

robust but less swollen than in adult vertebrae. The neural canals are tear drop shaped with their apices slit-like in anterior view. The prezygapophyses are depressions at the level of the transverse processes, with gently protruding ventral surfaces. The postzygapophyses are concavities with an overhanging dorsal edge, located above the transverse processes. These processes are much more gracile than in the thoracic vertebrae assigned to adult individuals. They are horizontal to slightly tilted dorsally. The demifacet for the tuberculum is a suboval concave surface. The anterior demifacet for the capitulum (*fovea costalis superior*) and the posterior one (*fovea costalis inferior*) are also present.

Three incomplete juvenil neural arches (CS-41-5(2)b, CS-41-271 and CS-41-490) are interpreted as pertaining to posterior thoracic vertebrae because the prezygapophyses protrude anteriorly and the postzygapophyses are prominences protruding from the neural

arch instead of concavities as in more anterior thoracic vertebrae. The transverse processes are tilted dorsally. In addition, seven isolated centra of thoracic vertebrae are recovered (CS-41-4, CS-41-237, CS-41-398, CS-41-401, CS-41-429.b, CS-41-523, CS-41-621; **Fig. 5.19, j, Table 5.4**), which are short and wider than high. Their articular surfaces are flattened to slightly concave. These surfaces overhang the ventral surface of the centra. The dorsal surface is concave.

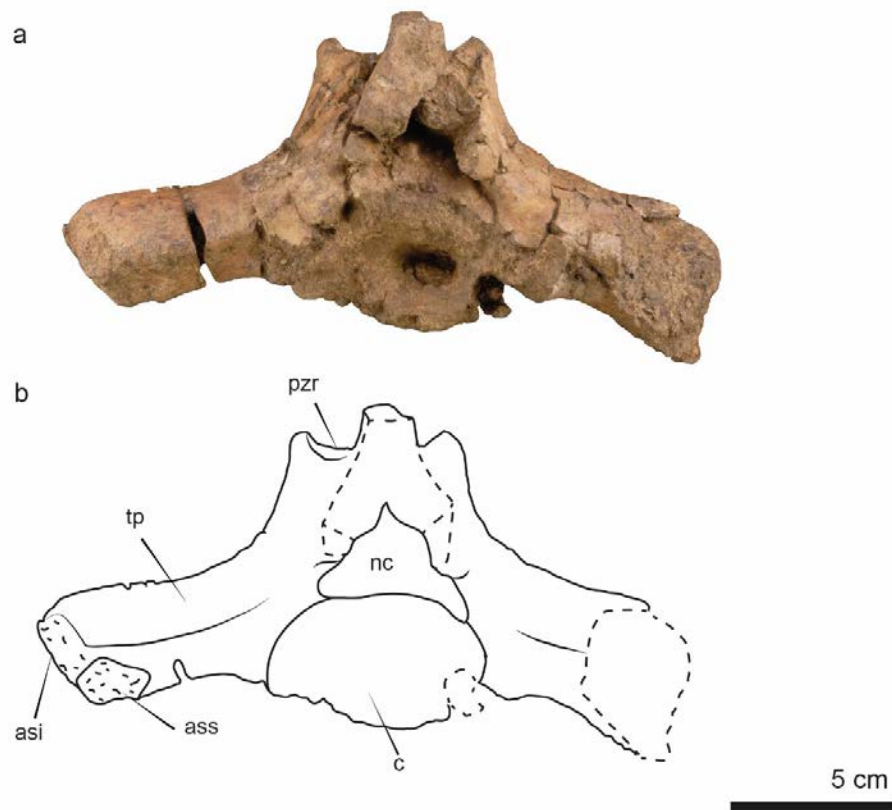
**Comparisons.** The thoracic vertebrae of *Sobrarbesiren* differs from that of “prorastomids” in lacking horizontally projected flanges (Domning, 2001b; Hautier et al., 2012), and from protosirenids in lacking bifurcated spines in the anterior thoracic vertebrae and key-hole neural canals (**Fig. 5.18, i, j and l**; Domning and Gingerich, 1994; Zalmout et al., 2003). Their general morphology resembles that of Eocene dugongids with thick and massive transverse processes and teardrop-shaped neural canals (**Fig. 5.18, k**; Pilleri et al., 1989; Zalmout and Gingerich, 2012; Sickenberg, 1934), but with tall neural spines in the anterior thoracic vertebrae as that of “prorastomids” and protosirenids (Domning, 2001b).

### Lumbar vertebrae

Two lumbar vertebrae have been identified (**Fig. 5.20, Table 5.4**). MPZ 2017/16 preserves the posterior midpart of the spine including the postzygapophyses, the centrum and the left transverse process almost complete. MPZ 2017/17 is complete but very distorted by lithostratigraphic compression. Thus, it is sheared, the centrum is badly preserved, and the transverse processes are fractured and displaced. MPZ 2017/16 is interpreted as a L1-L2? and MPZ 2017/17 as a L3-L4? because of the different morphology of the transverse processes and compared with that of the dugongid *Eotheroides sandersi* (Zalmout and Gingerich, 2012, figure 47-50). Nevertheless, the number of lumbar vertebrae of *Sobrarbesiren* is unknown.

**L1-L2?** (MPZ 2017/16; **Fig. 5.20, a-b**). The neural spine is long and anteroposteriorly broad. The posterior border is sharp and shows a keel near its base surrounded by depressed areas. The dorsal surface of the spine is convex and rugose. This spine is straight. The neural canal is triangular, wider than higher, and is limited by thin pedicles. The postzygapophyses are very prominent and directed lateroventrally. They extend beyond the posterior articular surface of the centra. The articular surfaces are flattened and pointed. The left transverse process is horizontal, flattened dorsoventrally and broad anteroposteriorly. It extends 50 mm from the centrum and its lateral edge is rounded. This transverse process does not cover the total length of the centrum. The latter is oval in outline, wider than higher. The centrum is inclined anterodorsally, i.e. the anterior end lies dorsally to the dorsal edge of the posterior articular surface. This articular surface is concave, specially in its most central part (**Fig. 5.20, a**).

**L3-4?** (MPZ 2017/17, **Fig. 5.20, c-e**). The neural spine is long and anteroposteriorly broad. Its anterior border is sharp and the posterior one is broad and flattened in its more



**Figure 5.21.** Sacral vertebra (MPZ 2017/18) of *Sobrarbesiren cardieli* in posterior view (a) and interpretative sketch (b) (taken from Díaz-Berenguer et al., 2018a). See Chapter 2 for abbreviations.

dorsal part, where overhangs the spine, and narrows towards its base. Both sides show a keel near their base surrounded by depressed areas. The dorsal surface of the spine is flattened, rugose and triangular in shape. This spine is straight to forward directed. The neural canal is collapsed. The prezygapophyses are prominent and extend beyond the anterior articular surface of the centrum. Their articular surfaces are concave and recurved. The postzygapophyses are very prominent with a rounded posterior edge and directed lateroventrally. They extend beyond the posterior articular surface of the centra. Their articular surfaces are flattened. The prezygapophyses are bigger than the postzygapophyses. The right transverse process is the best preserved. It is flattened, subrectangular and dorsoventrally thinner and anteroposteriorly wider than the processes of L1-2?. This process has an anterolateral pointed tip directed forward, which is absent in L1-2? (**Fig. 5.20, d**). The posterior corner is rounded. The transverse process does not cover the total lateral length of the centrum and is situated closer to the posterior edge of the centrum than to the anterior one.

**Comparisons.** The lumbar vertebrae of *Sobrarbesiren* mainly differs from that of the “prorastomid” *Pezosiren* in lacking neural spines with horizontally projecting flanges (Domning, 2001b). The lumbar vertebrae of *Sobrarbesiren* are more similar to that of

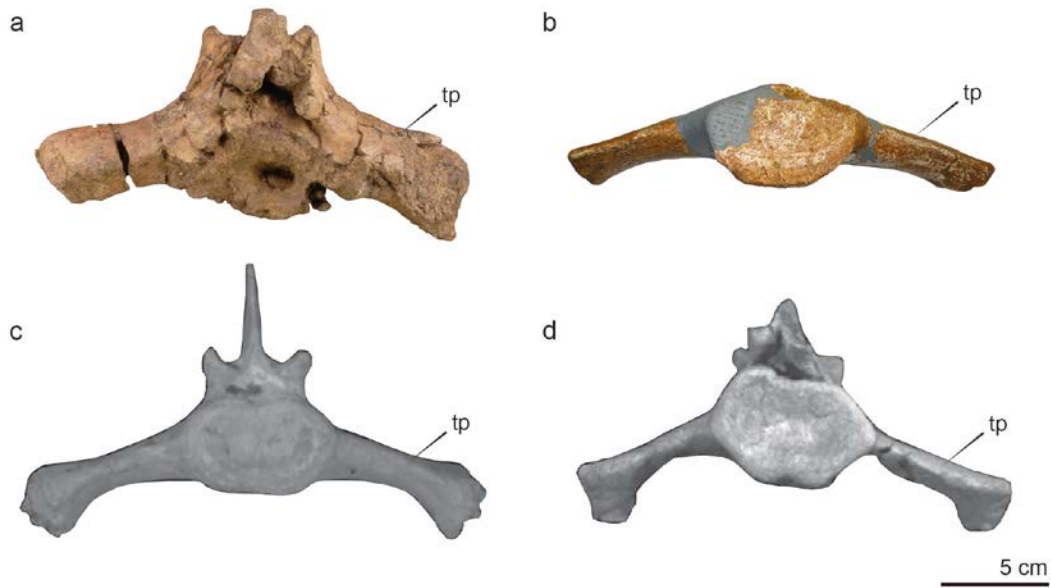
protosirenids and Eocene dugongids in having long, dorsoventrally flattened and anteroposteriorly broad transverse processes (Domning and Gingerich, 1994; Gingerich et al., 1995; Sickenberg, 1934; Zalmout and Gingerich, 2012). Even so, some differences exist between them. *Sobrarbesiren* has prominent zygapophyses that extends further the articular surfaces of the centrum, meanwhile they are gracile and slightly extended from the centrum in *P. sattaensis* (Gingerich et al., 1995). Besides, the transverse processes are proportionally longer, the neural spines shorter, and the articular surfaces of the centra are heart-shaped in *P. sattaensis* (Gingerich et al., 1995, figure 7), whereas they are oval in *Sobrarbesiren*. The lumbar vertebrae of *Protosiren smithae* described by Domning and Gingerich (1994) are incomplete and its position in lumbar series is unknown but the centra show a median keel in its dorsal surface, absent in *Sobrarbesiren*. Nevertheless, the L1 of *P. smithae* illustrated by Zalmout and Gingerich (2012, figures 73 and 74) seem to have a high and straight neural spine and a triangular neural canal like *Sobrarbesiren*. The centra are more heart-shaped than oval in *P. smithae*. According to Sickenberg (1934), the neural canal of the lumbar vertebrae of *Protosiren fraasi* is triangular and the spine considerably long as that of *Sobrarbesiren* and *P. smithae*, but the centrum is heart-shaped to pentagonal or circular (Sickenberg, 1934).

With respect to Eocene dugongids, the lumbar vertebrae of *Sobrarbesiren* differs from that of *Eotheroides sandersi* in having a straight neural spine, a triangular neural canal and a centrum which lacks medial torus and indentations (Zalmout and Gingerich, 2012). However, the right transverse process of the MPZ 2017/17 lumbar vertebra is very similar to that of the L3-L4 of *Eotheroides sandersi* described and figured in Zalmout and Gingerich (2012, figure 50). *Sobrarbesiren* differs from *Eosiren libyca* in having short and dorsoventrally thicker transverse processes (Zalmout and Gingerich, 2012, figure 72). The centrum of the L4 of *E. libyca* shows an oval articular surface as that of *Sobrarbesiren*, meanwhile anterior lumbar vertebrae show heart-shaped centra. The heart-shaped centrum and the rounded neural canal of the lumbar vertebra of *Eosiren abeli* (Sickenberg, 1934, table IV, figure 11) are also different from that of *Sobrarbesiren*, though the neural spine of this vertebra is also straight.

### Sacral vertebra

The specimen MPZ 2017/18 is the only sacral vertebra identified (**Fig. 5.21, Table 5.4**). It is distorted by compression and superficially damaged by plant roots, and lacks the zygapophyses, part of the spine and part of the left transverse processes. The preserved part of the spine shows a sharp anterior side, with a keel surrounded by shallow depressions near its base. The posterior side is convex until its base where it shows a median keel slightly marked. It seems to be directed forward. The pedicles are robust and thick. The neural canal is distorted but it is triangular in shape in anterior view, and triangular but constricted near its apex in posterior view. Of the prezygapophyses, only the closest part to the spine is preserved, showing a concave articular surface which faces dorsomedially. They extend further the anterior articular surface of the centrum. The latter is wider than higher. The anterior and posterior articular surfaces are concave in its central most part, and its outline





**Figure 5.22.** Comparative of different Eocene sirenian sacral vertebrae in anterior view. **a**, *Sobrarbesiren cardieli* (MPZ 2017/18). **b**, *Protosiren smithae* (cast USNM 94810 (CGM 42292)). **c**, *Eotheroides sandersi* (UM 97514, from Zalmout and Gingerich, 2012, figure 52). **d**, *Eosiren libyca* (UM 101226, from Zalmout and Gingerich, 2012, figure 72). See Chapter 2 for abbreviations.

is more or less oval. The presence or absence of a keel in the dorsal surface of the centrum is not clear, but there is no keel in the ventral surface. As in the lumbar vertebrae, the anterior and posterior articular surfaces of the centrum are unleveled, i.e. the anterior end lies dorsally to the dorsal edge of the posterior articular surface. The left transverse process is the best preserved. It is thick and elongated but short compared to non-prorastomid sirenians and directed ventrally further the bottom of the centrum. The anterior border of the process is rounded and the posterior one is flattened to gently concave. Near its lateral edge, it shows a bevelled rhomboidal articular surface, which probably is an unfused contact area for a more posterior sacral vertebra that is still unknown, implying a multivertebral sacrum (**Ch. 205 (1)**). The articular surfaces for the ilium are diamond-shaped, short anteroposteriorly and dorsoventrally expanded (47.5 mm in dorsoventral height and 33.8 mm in anteromedial length), and rugose.

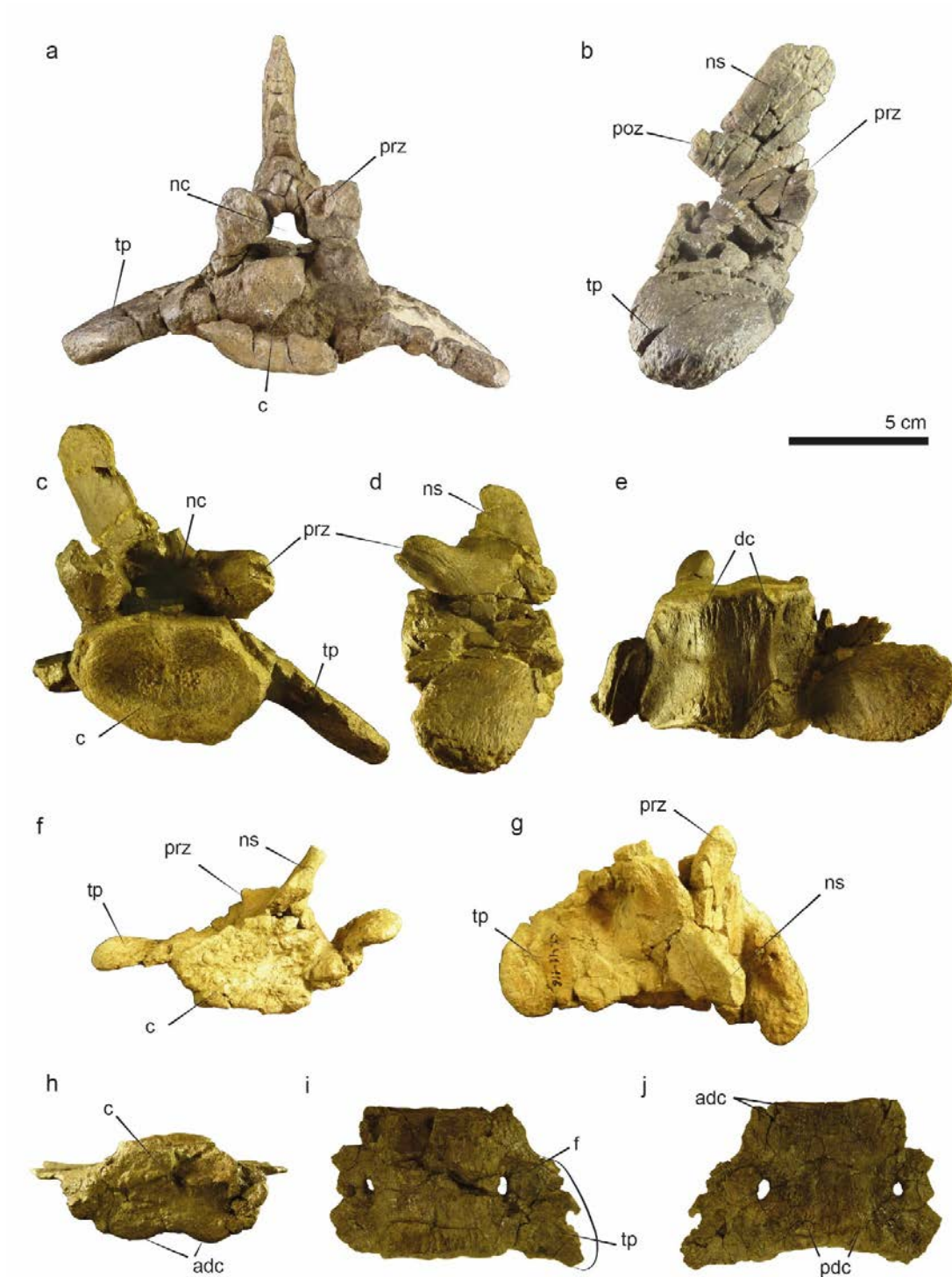
**Comparisons.** The sacrum of *Sobrarbesiren* is hypothesized to be composed by at least two sacral vertebrae. The only multivertebral sirenian sacrum known is that of the “prorastomid” *Pezosiren portelli*, which is composed for at least four sacral vertebrae, usually unfused but strongly connected (Domning, 2001b). Nevertheless, the sacral vertebra of *Sobrarbesiren* differs from that of *Pezosiren* in having elongated transverse processes and lacking the anteroposteriorly elongated and flattened surfaces (pleurapophyses) for contact with the ilium present in the “prorastomid” sirenian.

The sacral region of protosirenids and dugongids is only composed by one sacral vertebra with elongated transverse processes (Sickenberg, 1934; Domning and Gingerich, 1994; Gingerich et al., 1995; Zalmout and Gingerich, 2012), in contrast to *Sobrarbesiren* (**Fig. 5.22**). The lateral edges of the transverse processes of *Sobrarbesiren* are dorsoventrally swollen, different to the thin or slightly swollen edges of the sacral vertebra of *Protosiren smithae* (**Fig. 5.22, a-b**) and *Protosiren sattaensis* (Gingerich et al., 1995, figure 7E). According to Sickenberg (1934), the transverse processes of the sacral vertebra of *Protosiren fraasi* are similar to that of the Eocene dugongid *Eosiren libyca*, which are much more gracile than that of *Sobrarbesiren*, although their distal edges are swollen (**Fig. 5.22, d**). The *P. sattaensis* anterior and posterior edges of the transverse processes are rounded (Gingerich et al., 1995), and also in *P. smithae*, meanwhile the posterior edge of the sacral vertebra MPZ 2017/18 of *Sobrarbesiren* is flattened. In addition, the lateral surface of these processes is oval in *P. smithae* and *P. sattaensis*, whereas diamond-shaped in *Sobrarbesiren*. Although *Sobrarbesiren* also shows elongated processes, these are proportionally shorter than that of Eocene dugongids, but the laterally swollen morphology of the transverse processes of MPZ 2017/18 is similar to that of some Eocene dugongids as *Eotheroides sandersi* (**Fig. 5.22, c**). Nevertheless, *Sobrarbesiren* differs from *E. sandersi* in having the neural spine directed forward and in having inclined articular surfaces of the centrum (**Fig. 5.22, a**).

### Caudal vertebrae

The caudal region is represented by four vertebrae: MPZ 2017/19-21 and CS-41-524 (**Fig. 5.23, Table 5.4**). They correspond with three morphotypes of caudal vertebrae related with its position in the tail. Vertebrae with tall neural spines and well developed pre- and postzygapophyses have been interpreted as anterior caudal vertebrae, whereas those with small neural spines as medial caudal vertebrae. Vertebrae without neural arch have been interpreted as posterior caudal vertebrae. The presence/absence of a fluke cannot be determined based on the available specimens (**Ch. 207 (?)**).

**Anterior caudal vertebrae (Fig. 5.23, a-e).** Two anterior caudal vertebrae have been identified. They are distorted in the fossildiagenetic phase. MPZ 2017/19 (**Fig. 5.23, c-e**) lacks part of the right transverse process and MPZ 2017/20 (**Fig. 5.23, a-b**) lacks part of the zygapophyses, part of the posterior surface of the vertebral body and the left transverse process is very distorted. Postzygapophyses disappear in the caudal vertebrae series from the Ca4 in *Eotheroides sandersi* and from the Ca2 in *Kaupitherium gruelli* (Voß, 2008; Zalmout and Gingerich, 2012). MPZ 2017/19 and MPZ 2017/20 are interpreted as the most anterior caudal vertebrae of the series. In addition, MPZ 2017/20 is probably the Ca1, because the neural spine is higher than that of MPZ 2017/19, and the posterior side of the spine in MPZ 2017/20 is flattened like that of thoracic vertebrae, meanwhile it is sharp in MPZ 2017/19. Their neural spines are lower and thinner than that of the more anterior vertebrae but higher than more posterior caudal vertebrae. Anterior and dorsal edges are sharp in both vertebrae. These spines are inclined forward. The neural canal is triangular with a constriction before



**Figure 5.23.** Caudal vertebrae of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-b**, MPZ 2017/20, anterior caudal in anterior (**a**) and lateral (**b**) views. **c-e**, MPZ 2017/19, anterior caudal in anterior (**c**), lateral (**d**) and ventral (**e**) views. **f-g**, MPZ 2017/21, mid caudal in anterior (**f**) and dorsal (**g**) views. **h-j**, CS-41-524, posterior caudal in posterior (**h**), dorsal (**i**) and ventral (**j**) views. See Chapter 2 for abbreviations.

the tip in anterior view, and triangular and as wider as higher in posterior view. The pedicles are thin, wider anteriorly than posteriorly. The prezygapophyses are very prominent and projects further the anterior border of the centrum. The articular surfaces are very concave,

elongated and directed anteromedially. The right prezygapophyses of MPZ 2017/19 is the most complete one, and it is recurved. The postzygapophyses are smaller than the prezygapophyses as usual in caudal vertebrae. The articular surfaces are very concave, elongated and directed anteromedially. The right prezygapophyses of MPZ 2017/19 is the most complete one, and it is recurved. The postzygapophyses are smaller than the prezygapophyses as usual in caudal vertebrae. The articular surfaces are slightly convex and directed posterolaterally. The transverse processes are flattened dorsoventrally, broad anteroposteriorly, and swollen towards its lateral edge. They are shorter than those of the sacral vertebra. Their anterior border is beveled and the posterior one is rounded, and they cover all the length of the centrum. These processes are directed downward in MPZ 2017/20 and do not extend further the articular surfaces of the centrum. They are not pierced by a foramen (**Ch. 206 (1)** of Vélez-Juarbe and Wood (2019)). The centra show a hexagonal outline and, as in lumbar and sacral vertebrae, their anterior and posterior dorsal edges are unleveled. The centra are wider than higher and flat-bottomed with a low dorsal keel. Demifacets for both anterior and posterior chevrons are preserved on the ventral surface. This surface is covered by pits and elongated furrows.

**Mid caudal vertebrae.** The studied specimen (MPZ 2017/21, **Fig. 5.23, f-g**) is very distorted by lithostratigraphical compression, lacks the anterior part of the spine and the centrum is badly preserved. The neural spine is very low compared with anterior caudal vertebrae and very thin lateromedially (7 mm in width). Its dorsal surface is flattened and the posterior one is sharp. The neural canal is distorted by the compression but is smaller than in anterior caudal vertebrae. The prezygapophyses are reduced compared with anterior caudal vertebrae and protrude from the posterior articular surface of the centrum. Their articular surfaces are limited to the tip of the prezygapophyses. The postzygapophyses are absent. The transverse processes are horizontal, dorsoventrally flattened and broad anteroposteriorly. They begin a quarter of distance from the anterior surface of the centrum and finish at the level of the posterior articular surface. These processes are D-shaped in outline with and slightly swollen lateral edge. The transverse processes direct posteriorly and extend slightly further from the centrum. The centrum is wider than higher, and the anterior and posterior surfaces are unleveled, so that, the dorsal edge of the anterior surface extends more dorsally than the posterior surface. The posterior demifacets for chevrons are present on the ventral surface of the centrum. The anterior ones are not preserved.

**Posterior caudal vertebrae.** CS-41-524 is a posterior caudal composed only by the centrum and transverse processes, which lacks its lateral edges (**Fig. 5.23, h-j, Table 5.4**). According to the absence of the neural arch (Buchholtz et al., 2007; Voß and Hampe, 2017; Zalmout and Gingerich, 2012), this specimen is interpreted as corresponding to a posterior caudal. The centrum is very flattened dorsoventrally (total length 23 mm), although affected by lithostratigraphic compression. Its anterior and posterior surfaces are concave and shows a hexagonal outline and the articular surfaces are inclined as in the other caudal vertebrae. They show a “W” shaped ventral border because of the anterior and posterior paired

demifacets, being more marked the anterior ones. In ventral view, the surface between the chevrons is very rugose and shows two foramina near the posterior edge of the centrum. The transverse processes are horizontal and very thin laminae (5 mm in dorsoventral width) that begin a third from the anterior border of the centrum. They show a D-shaped outline and finish in the posterior border of the centrum. They are directed and tapering posteriorly, extending further than the posterior surface of the centrum. Transverse processes are pierced by large foramina (5 x 2 mm in diameter), which are located close to the lateral border of the centrum.

**Comparisons.** The caudal vertebrae of *Sobrarbesiren* have anteroposteriorly broad transverse processes and support chevron bones, as in other sirenians except the “prorastomid” *Pezosiren* (Domning, 2001b; 2008). Nevertheless, *Sobrarbesiren* shares with *Pezosiren* and with no other sirenian, the presence of foramina in the transverse processes of the caudal vertebrae. However, these foramina appear in the anterior caudal vertebrae of *Pezosiren* (Domning, 2001b), whereas in *Sobrarbesiren* they appear in the posterior ones. Caudal vertebrae of protosirenids are scarce. Only centra of caudal vertebrae of *Protosiren smithae* and anterior caudal vertebrae of *P. sattaensis* are known (Domning and Gingerich, 1994; Gingerich et al., 1995). Anterior caudal vertebra of *Sobrarbesiren* shows a keel in the dorsal surface of the centrum as that of the specimen CGM 42292 of *Protosiren smithae*. The anterior caudal vertebrae of *Protosiren sattaensis* show proportionally shorter transverse processes and lower neural spines than that of the anterior caudal vertebrae of *Sobrarbesiren* (Gingerich et al., 1995, figure 7 F-H).

The caudal series of *Sobrarbesiren* is quite similar to that of Eocene dugongids as *Eotheroides clavigerum* and *Eotheroides sandersi*, with long and broad transverse processes directed laterally in the anterior caudal vertebrae, which make shorter and direct backward in the posterior ones. Nevertheless, the anterior caudal vertebrae of *Sobrarbesiren* show taller neural spines than that of *E. clavigerum* (Zalmout and Gingerich, 2012, figure 33), the transverse processes are swollen at its end, lacks keels in the ventral surface of the centra, and the neural spines are directed forward. With respect to *E. sandersi*, it shares with *Sobrarbesiren* slightly swollen transverse processes at their tips. According to Zalmout and Gingerich (2012), the neural spine of the Ca1 of *E. sandersi* is straight, probably the more similar condition to the forward inclined neural spines of *Sobrarbesiren*, observed in an Eocene sirenian. According to Zalmout and Gingerich (2012), caudal vertebrae that pertain to the fluke beyond the peduncle, have dorsoventrally flattened centra, diminished in size transverse processes and lack neural arch, and demifacets for the chevron in the ventral side. The vertebra CS-41-524, though shows a dorsoventrally flattened centra, small and thin transverse processes, and lacks the neural arch, still preserve demifacets for chevrons, thus, it is a very posterior caudal vertebra, but is discarded that it had belonged to the fluke.

CHAPTER 5

**Table 5.4.** Measurements of the vertebrae of *Sobrarbesiren cardieli*. Abbreviations: **a**, anterior; **C**, cervical vertebra; **Ca**, caudal vertebra; **CH**, centrum height; **CL**, centrum length; **CW**, centrum width; **L**, lumbar vertebra; **m**, medial; **NCH**, neural canal height; **NCW**, neural canal width; **p**, posterior; **S**, sacral vertebra, **Th**, thoracic vertebra; **THT**, total height; **TW**, total width. Measurements in parentheses indicate preserved lengths. (-) Not measurable. (e) Estimated

		<b>THT</b>	<b>TW</b>	<b>CL</b>	<b>CW</b>	<b>CH</b>	<b>NCW</b>	<b>NCH</b>
<b>MPZ 2017/6</b>	C1 (Atlas)	(62)	126	-	-	-	48	(40)
<b>MPZ 2017/7</b>	C2 (Axis)	90	38	51	21	30	15	29
<b>CS-41-575</b>	C3	85	76	18	40	30	33	34
<b>CS-41-364</b>	C4-5?	69	(68)	16	37	28	31	24
<b>MPZ 2017/8</b>	C4-5?	-	-	15	(31)	28	-	-
<b>CS-41-593</b>	C6	74	90	17	40	31	29	24
<b>MPZ 2017/9</b>	C7	-	-	(16)	42	25	24	-
<b>MPZ 2017/10</b>	Th1	(155)	108	18	53	27	31	43
<b>MPZ 2017/11</b>	Th2?	170	113	(18)	-	-	28	29
<b>CS-41-411</b>	Thm	-	101	25	-	30	27	36
<b>MPZ 2017/12</b>	Thm	169	122	43	66	35	28	27
<b>MPZ 2017/13</b>	Thm	-	101	(39)	(42)	31	23	-
<b>MPZ 2017/14</b>	Thm	-	112	-	-	-	-	-
<b>CS-41-22</b>	Thm	138	97	44	31	33	21	26
<b>MPZ 2017/15</b>	Thp	-	98	-	-	-	-	27
<b>CS-41-4</b>	Th (juvenil)	-	-	17	41	25	12	-
<b>CS-41-237</b>	Th (juvenil)	-	-	18	35	18	20	-
<b>CS-41-271</b>	Thm (juvenil)	(47)	58	-	-	-	16	-
<b>CS-41-398</b>	Th (juvenil)	-	-	13	28	15	15	-
<b>CS-41-401</b>	Th (juvenil)	-	-	12	32	17	17	-
<b>CS-41-408</b>	Thm (juvenil)	(45)	(64)	-	-	-	-	-
<b>CS-41-425</b>	Thm (juvenil)	(58)	76	-	-	-	23	-
<b>CS-41-429.B</b>	Th (juvenil)	-	-	12	29	20	14	-
<b>CS-41-457</b>	Thm (juvenil)	(54)	66	-	-	-	19	-
<b>CS-41-487</b>	Th (juvenil)	(63)	34	-	-	-	18	-
<b>CS-41-523</b>	Th (juvenil)	-	-	13	27	12	18	-
<b>CS-41-584</b>	Thm (juvenil)	(59)	68	-	-	-	16	-
<b>CS-41-621</b>	Th (juvenil)	-	-	18	34	18	16	-
<b>CS-41-28</b>	L1-L2?	130	(137)	(40)	66	44	39	25
<b>CS-41-261</b>	L3-L4?	127	146e	59e	57	33	-	-
<b>CS-41-159</b>	S	-	198	45	70	38	31	23
<b>CS-41-432</b>	Caa	(96)	(113)	50	57	39	(20)	(20)
<b>CS-41-438</b>	Caa	113	173	53	70	40	27	25
<b>CS-41-118</b>	Cam	(64)	(108)	47	49	34	-	-
<b>CS-41-524</b>	Cap	23	(85)	44	46	23	-	-

## Ribs

The total number of rib pairs of *Sobrarbesiren* is unknown, but 23 ribs assigned to mature individuals and 40 to infants have been studied (**Figs. 5.24 and 5.25, Tables 5.5 and 5.6**). The specimens correspond to anterior, mid and posterior ribs. The ribs are almost wholly composed of compact bone except in their heads and distal ends, where cancellous bone is appreciated. In addition, they show swollen diaphysis, thus they are pachyosteosclerotic bones. All of them have well developed capitular facets, which connect directly to the corresponding articular surfaces of the vertebral centra.

**First rib.** MPZ 2017/22 is a complete left first rib (**Fig. 5.24, a-b, Table 5.5**). The capitulum has two narrow capitular facets kidney-shaped and directed anteromedially (**Fig. 5.24, a-b: cap**). The neck (**Fig. 5.24: ne**) is anteroposteriorly flattened and very thin (10 mm anteroposteriorly width). Its anterior side shows a shallow depression. On the ventral side of its neck, there is no process for origin of the *longus capitis* muscle. The tuberculum is low and poorly developed (**Fig. 5.24: tub**). It is almost as the same level as the capitulum. The ligamentary fossa is almost indistinguishable. The proximal shaft is narrow and rhomboidal in cross section. In the second third, the shaft is swollen anteroposteriorly, taking the appearance of being inflated. In posterior view, the shaft has a ridge that runs diagonally from the midshaft to its lateral side limiting a costal groove. In its third third, the shaft broadens lateromedially and flattens anteroposteriorly. It achieves its greatest lateromedial width at the distal end, which is truncated. Its summit is a narrow and flattened rugose area for the attachment of the costal cartilage.

**Comparisons.** The general morphology of the **first rib** of *Sobrarbesiren*, with a distal end broadened and truncated, is similar to that of protosirenids (Zalmout et al., 2003) and Eocene dugongids such as *Eotheroides aegyptiacum* (Zalmout and Gingerich, 2012, figure 54), *Eotheroides sandersi* (Zalmout and Gingerich, 2012), “*Prototherium*” *intermedium* (Bizzotto, 1983) and *Prototherium?* *montserratense* (Pilleri et al., 1989, plate XXIII). Nevertheless, some differences between them exist. The studied specimen (MPZ 2017/22, **Fig. 5.24, a-b; Table 5.5**) differs from the first rib of protosirenids in having pachyostosis, synovial articulation of the rib head, a lower and less developed tuberculum, and a broader distal end (Zalmout et al., 2003). The first rib of *Sobrarbesiren* differs from that of *Prototherium?* *montserratense* in having a shorter and dorsoventrally wider neck (Pilleri et al., 1989, plate XXIII), from “*Prototherium*” *intermedium* in having a lower tuberculum (Bizzotto, 1983), from *Eotheroides aegyptiacum* in lacking a well-marked shoulder (Zalmout and Gingerich, 2012, figure 54B) and from *Eotheroides sandersi* in having a less developed capitulum and a horizontal neck inclined dorsally in the Egyptian taxon (Zalmout and Gingerich, 2012, figure 55).

**Anterior ribs.** Six specimens are interpreted as anterior ribs: four complete or almost complete right ribs (MPZ 2017/24, MPZ 2017/26 and MPZ 2017/23, MPZ 2017/25, respectively), and one complete and a shaft of left ribs (CS-41-5-1 (C) and MPZ



2017/34). They combine the more swollen shafts, which are biconvex, with the shortest lengths (**Fig. 5.24, c-e; Table 5.5**). The capitulum is only well preserved in the CS-41-7 rib. It is directed anteromedially and show well-developed capitular facets separated by a furrow. The anterior one is more rounded and situated in an anteriomedial position, and the posterior one is more oval and is situated in a dorsomedial position. The neck is narrow anteroposteriorly, more or less triangular in cross-section with a flattened anterior surface. It shows a shallow depressed area in anterior view and other one in the posterior view just below the tuberculum. The tuberculum is low and poorly developed. The ligamentary fossa is shallow compared with that of more posterior ribs but much more marked than in the first rib. Its surface is rugose. The distance between the capitulum and the tuberculum varies from 40 to 50 mm. There is not a marked angle. The shaft is very swollen and biconvex but there is considerable variation in thickness and cross-sectional area along it. The first third of the shaft is narrow and oval in cross section. It shows elongated furrows in anterior and posterior views, near the medial side, and also nutritional foramina. From here, the shaft swollen abruptly and shows a rhomboidal cross section. Ribs get their maximum diameter in the second third of the shaft, with the exception of the ribs CS-41-5-1 (C) and MPZ 2017/34, which show the maximum diameter in the third third of the diaphysis (**Fig. 5.24, d-e**). MPZ 2017/34 shows the most swollen shaft of all the ribs recovered (57 mm x 44 mm). The distal part of the shafts taper forming a cone whose summit is a concave and rugose area for the attachment of the costal cartilage.

**Mid ribs.** Seven complete to almost complete right ribs (MPZ 2017/27-32 and CS-41-322), an isolated right head (CS-41-630) and five complete to almost complete left ribs (MPZ 2017/35-36, CS-41-6.b, CS-41-335 and CS-41-596) are interpreted as mid ribs (**Fig. 5.24, f-g; Table 5.5**). They share an anteroposteriorly broad and dorsoventrally flattened head, a prominent tuberculum, and a lateromedially flattened shaft without or slightly swollen (**Fig. 5.24, f-g**). The capitulum is composed by two capitular facets separated by a furrow. They are wider than in anterior ribs. The morphology of the anterior capitular facet varies between rounded and slightly kidney shape. It is convex and larger than the posterior one, which is elongated and more flattened. The anterior facet is directed dorsomedially and the posterior one dorsolaterally. The neck is broad and flattened dorsoventrally with a trapezoidal cross section. Its anterior side is convex and the posterior one is more flattened. The tuberculum is prominent, higher than the capitulum. In anterior view, there is a shallow depression just below the tuberculum. The ligamentary fossa is bigger and deeper than that of the anterior ribs. The distance between the capitulum and the tuberculum varies from 42 to 65 mm (**Table 5.5, CT**). The shaft lacks the strong swollen observed in the anterior ribs. It is flattened lateromedially with an oval cross-section along its length, or is slightly swollen in its third third in the CS-41-6.b and CS-41-322 specimens. The first third of the shaft has an elongated furrow close its posterior side. This part of the rib shows an angle that forms a prominent shoulder, especially in the ribs MPZ 2017/28-29 (**Fig. 5.24, g: ang**). The third third shows a slight medial torsion. Its surface is covered by longitudinal striations. The distal

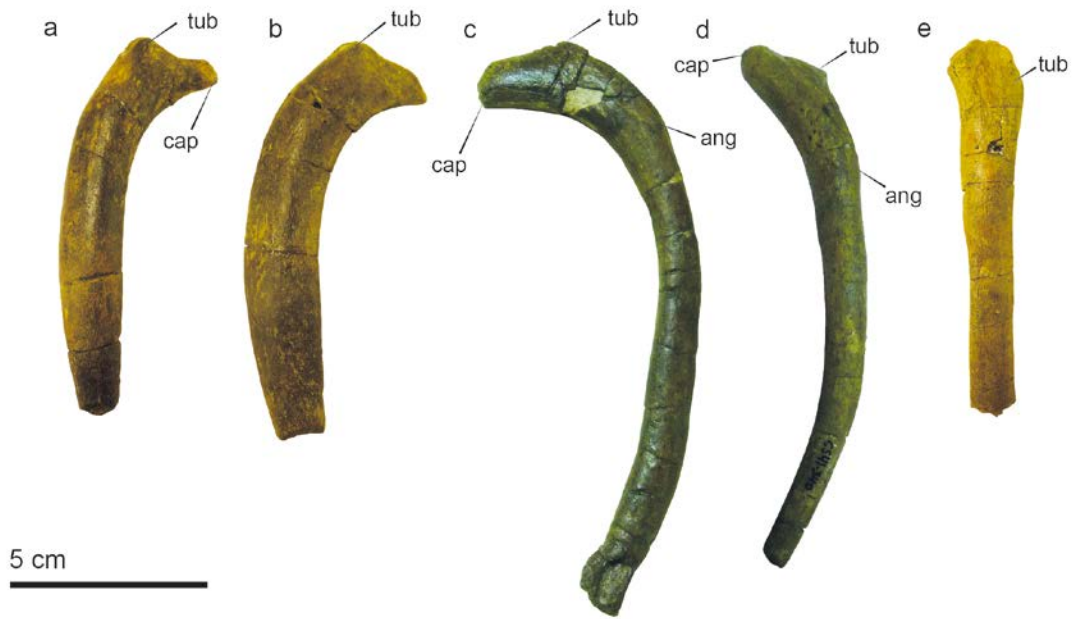


**Figure 5.24.** Ribs of mature individuals of *Sobrarbesiren cardieli*. **Firt rib:** **a-b**, MPZ 2017/22, left rib in anterior (**a**) and posterior (**b**) views. **Anterior ribs:** **c**, MPZ 2017/24, right rib in anterior view; **d**, MPZ 2017/34, fragment of a left rib in anterior view; **e**, CS-41-5 (1)c, left rib in anterior view. **Mid ribs:** **f**, MPZ 2017/32, right rib in posterior view; **g**, MPZ 2017/29, right rib in posterior view. **Posterior ribs:** **h**, MPZ 2017/39, left rib in posterior view (reflected). See Chapter 2 for abbreviations.

end of the shaft tapers gently to finish in an oval, rugose and concave surface for the attachment of the costal cartilage.

**Posterior ribs.** Three complete and almost complete left ribs (MPZ 2017/37-39) and a complete right rib (MPZ 2017/33) are interpreted as posterior ribs. The description is based on the MPZ 2017/39 specimen (**Fig. 5.24, h**), the most complete and best-preserved posterior rib. They share short heads with a lower tuberculum than that of mid ribs and thin shafts that gets thinner towards its end. The capitulum is pointed and composed by two capitular facets, which are separated by a furrow. The posterior facet, though present, is very reduced in comparison with the anterior facet, which faces more dorsally than medially. The neck is short and triangular in cross section, with the ventral surface flattened. The tuberculum is well formed but less prominent than in mid ribs. There is a depressed area just below the tuberculum in posterior view. The distance between the capitulum and the tuberculum is diminished in these ribs in comparison with that of more anterior ribs. The ligamentary fossa is elongated, deep and rugose. The shaft is lateromedially flattened and oval in cross section. The first third is the thickest part and shows an angle less prominent than in mid ribs. From here, the shaft gets narrower toward its distal end, which tapers gently. The third third has a slight medial torsion and is covered by elongated striations. The tip of the shaft is an oval rugose and concave surface.

**Juvenile ribs.** 40 ribs have been assigned to juvenil individuals (**Fig. 5.25, Table 5.6**). Their general morphology is similar to that of mature individuals, though the ribs of juvenil individuals exhibit a lower degree of swollen. Following the interpretation of the mature ribs, they have been grouped in anterior, mid and posterior ribs. **Anterior ribs** show heads that protrude medially, which are directed anteromedially. The capitulum is fused in some of them (**Fig. 5.25, a**), but unfused in other specimens (**Fig. 5.25, b**), and the capitular facets are poorly differentiated. The tuberculum and the ligamentary fossa are present, but less developed than in adult specimens. The shaft is flattened anteroposteriorly and swollen in all its length with an oval cross-section but tapers towards its distal end. This end is oval but narrower than in mature individuals and lacks rugosities. **Mid ribs** have heads directed medially with a more prominent tuberculum than anterior ribs and with deeper ligamentary fossa (**Fig. 5.25, c**). The most proximal part of the shaft is swollen and shows an incipient angle forming a shoulder. From here, the shaft is narrower and maintains almost the same diameter to its distal end, without tapering, but finishes in an oval and narrow surface. The cross section of the shaft is rounded. Posterior ribs have heads directed more dorsally than in anterior and mid ribs (**Fig. 5.25, d-e**). The tuberculum is less prominent than in mid ribs and they show swollen shaft in its most proximal part, which is narrower to its distal edge. The cross-section of the shaft is oval. They also have an angle forming a low shoulder. CS-41-388.2 (**Fig. 5.25, e**) is interpreted as one of the last ribs of the series, because their morphology resembles to a stich, the head and the shaft are located in the same axis and exhibit very poorly developed capitulum.



**Figure 5.25.** Ribs of juvenil individuals of *Sobrarbesiren cardieli*. **Anterior ribs:** **a**, CS-41-461, right rib in anterior view, and **b**, CS-41-533, right rib in anterior view. **Mid rib:** **c**, CS-41-214, left rib in anterior view. **Posterior ribs:** **d**, CS-41-340, left rib in anterior view, and **e**, CS-41-388.2, left rib in anterior view. See Chapter 2 for abbreviations.

**Comparisons.** The anterior, mid and posterior ribs of *Sobrarbesiren* are pachyosteosclerotic, i.e. swollen and very dense, as that of “prorastomids” (Domning, 2001b; Savage et al., 1994) and Eocene dugongids (Astibia et al., 2006; Buffrenil et al., 2010; Samonds et al., 2009; Zalmout and Gingerich, 2012). The general morphology of the ribs, the pattern of the series with banana-like anterior ribs, and slender mid and posterior ones, specially the latter, lacking the swollen diaphysis of the anterior ribs, is very similar to that of the *Eotheroides* spp. (Zalmout and Gingerich, 2012). The ribs of *Sobrarbesiren* differs from that of protosirenids in being pachyostotic and in having smooth articular surfaces of the rib heads, which indicate a synovial articulation (Zalmout et al., 2003; Zalmout and Gingerich, 2012).

**Sternal elements.** They are represented by two specimens, CS-41-229 and CS-41-591 (**Fig. 5.26, Table 5.7**). Their precise position within the sternum is not clear, but at least they represent the distal part. CS-41-229 lacks part of its anterior end and part of the right process (**Fig. 5.26, a-b**). CS-41-591 is complete, bigger than CS-41-229, but it is distorted having a sinusoidal outline (**Fig. 5.26, c-d**). CS-41-229 is smaller than CS-41-591 and the scars for cartilage attachment are less marked, so probably belongs to a younger individual. The sternal elements are asymmetrical, elongated and dorsoventrally flattened bones. Their greatest dorsoventral width is at its anterior edge (**Table 5.7**) and from here they get thinner posteriorly. Their anterior edge is occupied by two oval, inclined and rugose surfaces, which could be related to the sternal ligament or to the attachment with an anterior sternal element.

**Table 5.5.** Measurements (in millimeters) of the ribs of mature individuals of *Sobrarbesiren cardieli*. Abbreviations: **a**, anterior rib; **CM**, circumference around midshaft; **CT**, capitulum to tuberculum length; **EAL**, external arc length; **IAL**, internal arc length; **MAWM**, maximum anteroposterior width of midshaft; **m**, mid rib; **MLWM**, maximum mediolateral width of midshaft; **ND**, neck diameter; **p**, posterior rib; **TL**, total length. Measurements in parentheses indicate preserved lengths. (-) Not measurable.

		TL	EAL	IAL	CT	ND	CM	MLWM	MAWM
<b>MPZ 2017/22</b>	L1	103	186	135	31	18	76	25	22
<b>MPZ 2017/23</b>	Ra	(189)	(311)	(223)	50	38	125	42	41
<b>MPZ 2017/24</b>	Ra	171	279	217	42	27	125	40	35
<b>MPZ 2017/25</b>	Ra	-	246	(189)	-	30	117	40	36
<b>MPZ 2017/26</b>	Ra	215	352	268	48	34	140	45	44
<b>MPZ 2017/34</b>	La	(168)	(210)	(174)	-	-	165	45	37
<b>CS-41-5 (1)c</b>	La	243	413	300	59	26	119	40	38
<b>CS-41-6.B</b>	Lm	330	542	460	(65)	33	35	46	46
<b>MPZ 2017/27</b>	Rm	300	440	380	46	32	108	27	40
<b>MPZ 2017/28</b>	Rm	(363)	(470)	(417)	64	26	100	31	35
<b>MPZ 2017/29</b>	Rm	310	408	360	51	26	81	17	27
<b>MPZ 2017/30</b>	Rm	340	447	394	(50)	23	90	22	33
<b>MPZ 2017/31</b>	Rm	297	432	387	(48)	20	97	24	(36)
<b>MPZ 2017/32</b>	Rm	264	432	383	53	22	100	26	36
<b>MPZ 2017/35</b>	Lm	260	422	362	42	24	104	29	34
<b>CS-41-335</b>	Lm	(208)	(240)	(212)	-	-	75	18	28
<b>CS-41-322</b>	Rm	264	413	354	56	21	100	29	35
<b>CS-41-596</b>	Lm	295	414	362	54	30	87	23	31
<b>CS-41-630</b>	Rm	95	-	-	55	25	-	-	-
<b>MPZ 2017/37</b>	Lp	(255)	(317)	(284)	-	-	55	13	20
<b>MPZ 2017/38</b>	Lp	287	324	303	-	19	55	14	22
<b>MPZ 2017/33</b>	Rp	275	372	331	43	22	64	21	23
<b>MPZ 2017/39</b>	Lp	295	371	343	40	21	68	17	25

The dorsal surface was collapsed during the fosildiagenesis in both specimens in its proximal part, but it is flattened in its posterior midpart. The ventral surface is smooth in its more anterior part and possess a low keel in its posterior midpart, which is more marked in the CS-41-591 specimen. The lateral edges of the sternal element are very thin compared with the sagittal part of the bone. There are two areas for insertion of ribs in the left lateral side of CS-41-229, which are marked by two flanges of bone laterally projected. These projections of bone are absent in CS-41-591 specimen, but one deep depression near the anterior edge of the bone and a furrow marked with pits are located just before the xiphisternum process.

SYSTEMATIC PALAEOONTOLOGY

Thus, probably represent areas for costal cartilage attachments. The posterior edge of the sternal element bifurcates in two asymmetrical

**Table 5.6.** Measurements (in millimeters) of the ribs of juvenile individuals of *Sobrarbesiren cardieli*. For abbreviations see Table 5.5. Measurements in parentheses indicate preserved lengths. (-) Not measurable.

		TL	EAL	IAL	CT	ND	CM	MLWM	MAWM
<b>CS-41-461</b>	Ra	88	117	92	19	16	45	16	10
<b>CS-41-533</b>	Ra	96	-	-	19	19	57	19	15
<b>CS-41-62</b>	Ra?	155	198	185	22	18	55	14	13
<b>CS-41-209</b>	Ra	90	148	112	24	19	54	18	16
<b>CS-41-350</b>	Ra-m?	154	200	178	28	17	45	13	16
<b>CS-41-416</b>	La-m	122	170	151	25	15	34	10	11
<b>CS-41-212</b>	La-m	(125)	(190)	(150)	-	19	68	17	24
<b>CS-41-5(1)A</b>	Rm	(186)	(218)	(190)	-	-	75	17	22
<b>CS-41-26.2</b>	Rm	(74)	(106)	(75)	-	20	51	17	12
<b>CS-41-63</b>	Rm	-	(197)	(172)	-	20	76	15	25
<b>CS-41-225</b>	Rm	131	86	157	26	18	44	13	14
<b>CS-41-263</b>	Rm	117	191	153	28	21	52	15	18
<b>CS-41-265</b>	Rm	(122)	(190)	(146)	-	21	60	16	20
<b>CS-41-218</b>	Rm	(179)	(235)	(204)	-	17	60	22	14
<b>CS-41-23</b>	Lm?	100	-	-	-	-	66	20	14
<b>CS-41-214</b>	Lm?	131	188	163	26	17	39	11	12
<b>CS-41-5(1)D</b>	m	(102)	(103)	(108)	-	-	66	17	15
<b>CS-41-451</b>	Lm-p	132	176	156	23	18	41	12	13
<b>CS-41-349</b>	-	138	-	-	-	-	47	13	15
<b>CS-41-458</b>	Rm-p	(102)	(108)	(104)	-	-	38	11	13
<b>CS-41-213</b>	Rm-p	(179)	(233)	(200)	-	18	56	14	21
<b>CS-41-215</b>	Rm-p?	(173)	(221)	(198)	-	18	49	16	15
<b>CS-41-5 (3)</b>	Lm-p	181	233	205	27	19	63	16	15
<b>CS-41-6.C</b>	Lm-p	181	273	232	42	17	65	16	23
<b>CS-41-375</b>	Lm-p?	(187)	(236)	(208)	-	17	59	14	22
<b>CS-41-211</b>	Rp?	110	-	-	-	-	-	-	-
<b>CS-41-217</b>	Rp	(102)	(121)	(111)	22	16	41	13	11
<b>CS-41-264</b>	Rp	173	210	198	24	19	50	17	17
<b>CS-41-340</b>	Rp	123	167	145	23	13	41	10	9
<b>CS-41-294</b>	Rp	(79)	(86)	(105)	25	10	31	10	11
<b>CS-41-474</b>	Rp	111	139	119	14	10	27	7	9
<b>CS-41-538</b>	Rp	131	130	127	16	14	28	8	10
<b>CS-41-310</b>	Lp	(76)	(84)	(80)	14	12	27	-	-
<b>CS-41-224</b>	Lp	(160)	(202)	(179)	19	12	37	10	14
<b>CS-41-434</b>	Lp	114	38	118	21	14	28	9	9
<b>CS-41-555</b>	Lp	(46)	(59)	(47)	15	9	-	-	-
<b>CS-41-388.2</b>	p	(90)	(90)	(81)	10	16	34	12	9
<b>CS-41-440.B</b>	p	(78)	(82)	(74)	17	10	-	-	-
<b>CS-41-210</b>	p	-	-	-	-	-	24	-	-

xiphisternal processes, being the right one shorter and slightly wider than the left process. Its distal surface is slightly concave and marked by a rim. In CS-41-229 both processes are separated by a deep notch 5 mm in width, meanwhile in CS-41-591 they are only separated by a groove, probably due to the taphonomical distortion of this fossil.

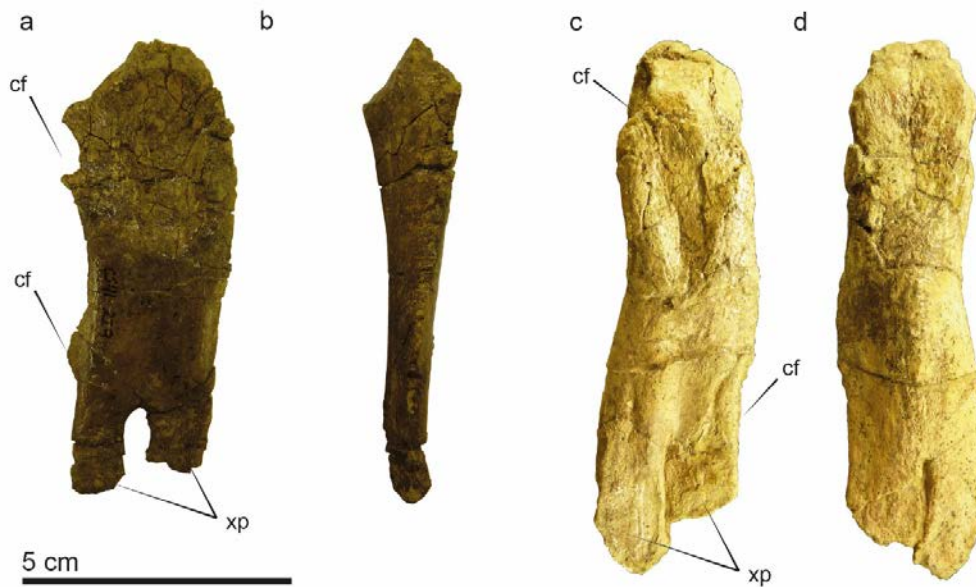
**Comparison.** According to Abel (1904), there is a high variability in the number of elements which compound the sternum in fossil and extant sirenians. The sterna of extant sirenians are composed by only one single bone, formed by the manubrium and the processus xiphoideus, whereas the corpus is reduced (Kaiser, 1974). In fossil taxa as *Pezosiren* or *Eosiren libyca*, the sternum is formed by three sternal elements (Domning, 2001b; Zalmout and Gingerich, 2012, figure 78). *Metaxytherium krabuletzki* has three sternal elements, which fuse in the ontogenetic development (Domning and Pervesler, 2001). Thus, the assignation of the sternal elements of *Sobrarbesiren* is not clear. In any case, the sternal elements of *Sobrarbesiren* are dorsoventrally flattened as that of “prorastomids” (Domning, 2001b) and Eocene dugongids as *Eosiren* and *Eotheroides* (Zalmout and Gingerich, 2012), and they are different from the block-like sternebrae of *Protosiren smithae*.

The xiphisternum of *Sobrarbesiren* bifurcates as happens in post-Eocene sirenians as *Kaupitherium bronni* (Voß and Hampe, 2017), *Metaxytherium krabuletzki* (Domning and Pervesler, 2001) or *Metaxytherium albifontanum* (Vélez-Juarbe and Domning, 2014a) and also extant sirenians (Kaiser, 1974). Between Eocene sirenians, the more similar xiphisternum is that of *Eotheroides sandersi*. However, in this case the posterior processes are separated by a foramen instead of by a notch.

**Table 5.7.** Measurements (in millimeters) of the *Sobrarbesiren cardieli* sternal elements. Measurements in parentheses indicate preserved lengths.

	Measurements	CS-41-229	CS-41-591
1	Anteroposterior length	(86)	109
2	Anterior lateromedial width	32	23
3	Posterior lateromedial width	25	30
4	Maximum dorsoventral width	(14)	22
5	Minimum dorsoventral width	5	5





**Figure 5.26.** Sternal elements of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-b**, CS-41-229 in dorsal (**a**) and lateral (**b**) views. **c-d**, CS-41-591 in dorsal (**c**) and ventral (**d**) views. See Chapter 2 for abbreviations.

## Forelimb

The forelimb remains found in the CS-41 fossil site comprise five scapulae, three humeri, one ulna, one radius, 11 metacarpals and three phalax.

**Scapula.** Four left scapulae of adult-subadult individuals and one right scapula of a juvenile have been recovered (**Fig. 5.27, Table 5.8**). MPZ 2017/40 is a complete scapula (**Fig. 5.27, a-e**), MPZ 2017/41 was very fragmented during the fossilization by lithostratigraphic compression and lacks part of the anterior and vertebral edges of the scapular blade, MPZ 2017/42 lacks part of the supraspinous fossa and spine, and in MPZ 2017/43 the spine is detached and the acromion process disappeared. Besides, CS-41-370 is an isolated left acromion process (**Fig. 5.27, f-g**), which probably belongs to the MPZ 2017/43 specimen, according with the taphonomic data about their spatial coordinates. CS-41-11 is a right scapula assigned to a juvenile specimen because its small size (**Fig. 5.28**). It lacks the vertebral portion and part of the anterior portion of the blade, the acromion process, the coracoid and the glenoid cavity, the latter two probably were not fused.

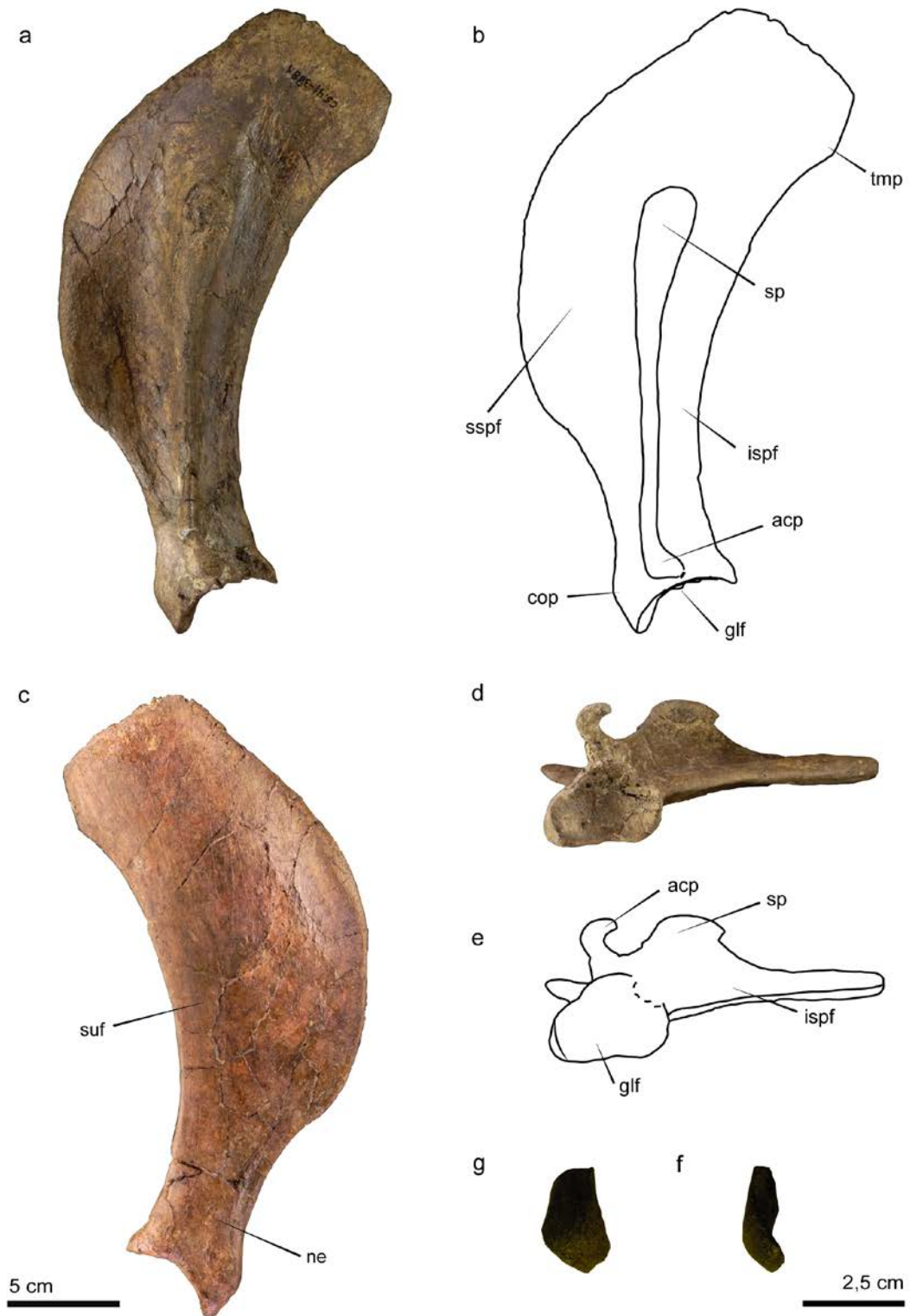
The scapulae are sickle-shaped and stout. The following description is based in the best-preserved scapula MPZ 2017/40 (**Fig. 5.27, a-e**). It is 253 mm in total length and has a maximum breadth of 90 mm (**Table 5.8**). The vertebral border is straight and rugose for attachment of scapular cartilage. It is inclined posteriorly. The anterior border of the blade is curved and convex. In medial view, this border shows a swollen at the level of the dorsal edge of the spine. This swollen varies between 5 to 14 mm in the different specimens. The

posterior border of the scapula has a concave outline from its distal end to the protuberance that marks the origin of the *teres major* muscle, from where it becomes straight along 27 mm. The supraspinous fossa (**Fig. 5.27: sspf**) is broad and twice as wide as the infraspinous fossa (**Fig. 5.27: ispf**), which is proportionally narrow. The spine is gently curved posteriorly (**Fig. 5.27: sp**). It is anteroposteriorly broad and flattened in its vertebral end, and slightly overhangs. The spine narrows towards its distal edge. The acromion process is hook-shaped (**Fig. 5.27: acp**), protruding laterodistally and turning posteriorly, showing a well-marked anterior angle. The distal end of the acromion is a very thin laminae, with a rounded outline very well preserved in the CS-41-370 specimen (**Fig. 5.27, f-g**). This process rises 35 mm from the lateral surface of the scapular neck in the MPZ 2017/40 scapula. The acromion extends just to the dorsal border of the glenoid fossa (**Fig. 5.27: glf**). The scapular neck (**Fig. 5.27: ne**) is narrow and gracile. The coracoid process is blunt and barely marked (**Fig. 5.27: cop**). It bears a well-defined oval muscle scar on its anterior side, probably for the origin of the *coracobrachialis* muscle. The glenoid fossa is ovoid and concave. It measures 45 mm, 33 mm and 10 mm in anteroposterior length, mediolateral breadth, and depth, respectively (**Table 5.8**). The glenoid fossa is almost as wide as the glenoid process. In medial view, the subscapular fossa (**Fig. 5.28, b: suf**) is slightly concave and marked by a fan-shaped group of striations.

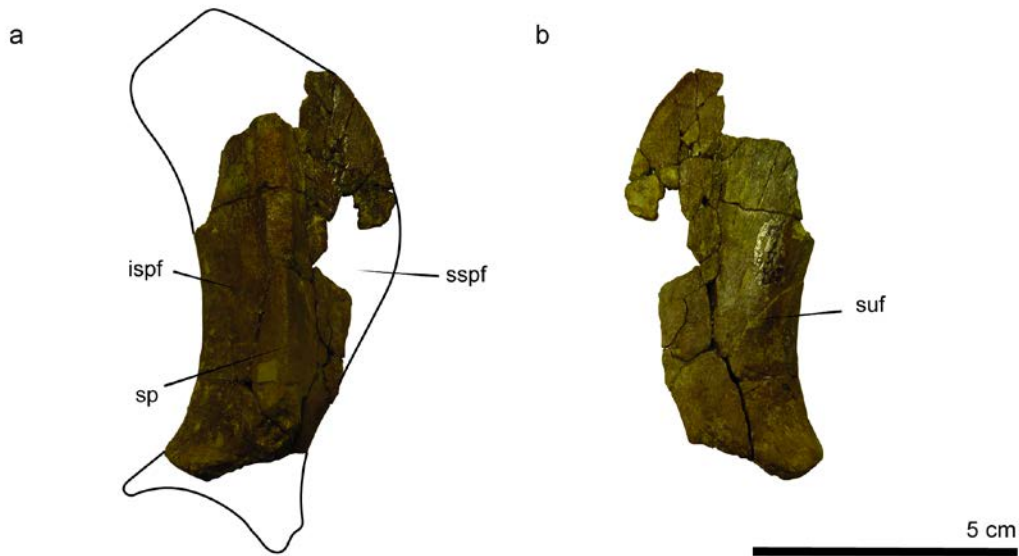
The general morphology and size of the scapulae recovered are very similar, though small intraspecific variations exist. The MPZ 2017/41 has the most salient and prominent coracoid process of all the studied scapulae. The scapular breadth is greater in this specimen because of the fossildiagenetic distortion. In the MPZ 2017/43 specimen the vertebral side of the scapular blade narrows towards its vertebral edge.

**Juvenile scapula.** The juvenile right scapula CS-41-11 is 76 mm in length (**Table 5.8**). It has a general morphology similar to that of the adult specimens, with a rounded anterior border and a concave posterior one (**Fig. 5.28**). Nevertheless, the neck in the juvenile specimen is proportionally wider with respect to the scapular breadth than in the mature specimens, giving to the CS-41-11 scapula a more robust aspect. Its ventral border is flattened and rugose for the fusion of the coracoid process and the glenoid. The spine is incomplete, but it is thin in its medial part. The subscapular fossa is concave and covered by striations.

**Comparisons.** The sickle-shaped scapula of *Sobrarbesiren* is similar to that of protosirenids and Eocene dugongids (**Fig. 5.29, a-f**; Domning and Gingerich, 1994; Sickenberg, 1934; Zalmout and Gingerich, 2012; Pilleri et al., 1989; Sagne, 2001a, among others) and it is different from the broad scapula of the “prorastomid” *Pezosiren* (Domning, 2001b). Besides, the scapula USNM 553624 of *Pezosiren* has a thinner and higher spine, with a prominent tuberosity that achieves the vertebral edge of the blade, a prominent and pointed coracoid process, and an asymmetrical glenoid cavity. The scapula cast USNM 94810 (CGM 42292) of *Protosiren smithae* has a strong deflection of the anterior border of the blade, which



**Figure 5.27.** Scapula of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-e**, left scapula (MPZ 2017/40) in lateral (**a**), medial (**c**) and ventral (**d**) views; and interpretative sketches of the lateral (**b**) and ventral (**e**) views. **f-g**, left isolated acromion process (CS-41-370) in lateral (**f**) and posterior (**g**) views (modified from Díaz-Berenguer et al., 2008a). See Chapter 2 for abbreviations.



**Figure 5.28.** Juvenil right scapula (CS-41-11) of *Sobrabresiren cardieli* in lateral (a) and medial (b) views. See Chapter 2 for abbreviations.

is absent in the scapulae of *Sobrabresiren* (**Fig. 5.29, a-b**). The scapula of *Protosiren fraasi* illustrated by Sickenberg (1934, plate 3, figure 2) shows a rounded vertebral border, meanwhile it is straight in the *Sobrabresiren* specimens and the spine extends almost to the vertebral edge.

With regard to the Eocene dugongids, the *Sobrabresiren* scapulae are very similar to that of the gender *Eotheroides* (**Fig. 5.29, c**; Sickenberg, 1934; Zalmout and Gingerich, 2012) and to the scapula of *Prototherium? montserratense* (Pilleri et al., 1989, plate XX) but some differences exist. There is no crista in the infraspinous fossa as in *Eotheroides aegyptiacum* and *Eotheroides clavigerum* (Sickenberg, 1934; Zalmout and Gingerich, 2012). The spine of *Sobrabresiren* is proportionally longer than the spine of *E. sandersi* and *E. clavigerum* with respect to the total length of the scapula. The ratio between the spine length and the scapular length along the spine is 0,69 in the MPZ 2017/40 specimen of *Sobrabresiren*, 0,52-0,55 in *E. sandersi* and 0,54-0,6 in *E. clavigerum* (measures taken from Zalmout and Gingerich, 2012, table 35). However, this ratio is 0,53 in *P.? montserratense*. In addition, the neck and glenoid cavity are proportionally widened in the dugongid taxa. The scapula of *Eosiren libyca* referred by Sickenberg (1934) (*Eotheroides libyca* for Sickenberg; see Domming 1994 for synonymies) has a general morphology wider than the more gracile scapulae of *Sobrabresiren* (**Fig. 5.29, d**). “*Halitherium*” *taulanense* also has a proportionally wider scapula than *Sobrabresiren*, principally a wider supraspinous fossa (**Fig. 5.29, f**). The ratio between the total width and the length (W/L) of the scapula is 0,55 for the French taxa and 0,35 for the MPZ 2017/40 specimen of *Sobrabresiren*. The left scapula MPG-PD14Z of *Prototherium veronense* differs from that of *Sobrabresiren* in having a spine that gets the vertebral border of the blade and a glenoid cavity more concave vertebrodistally, asymmetrical and proportionally more elongated anteroposteriorly (**Fig. 5.29, e**). It should



**Figure 5.29.** Comparative of different Eocene sirenian scapulae in lateral view. **a**, *Sobrarbesiren cardieli* left scapula (MPZ 2017/40); **b**, *Protosiren smithae* right scapula (cast USNM 94810 (CGM 42292)); **c**, *Eotheroides sandersi*, left scapula (UM 111558, from Zalmout and Gingerich, 2012, figure 59); **d**, *Eosiren libyca* right scapula (St. II, from Sickenberg, 1934, Plate III, figure 1b); **e**, *Prototherium veronense*, right scapula (MPG-PD 14Z) and **f**, “*Halitherium*” *taulannense*, right scapula (RGHP D350). **d**, out of scale.

Chapter 2 for abbreviations.

be noted that the *Prototherium veronense* scapula shows a narrow vertebral edge quite similar to the vertebral edge of the specimen MPZ 2017/43 of *Sobrarbesiren*.

The acromion process is very fragile and is not preserved in many of the Eocene taxa. Nevertheless, the hook-shaped acromion process of the scapulae of *Sobrarbesiren*, extended



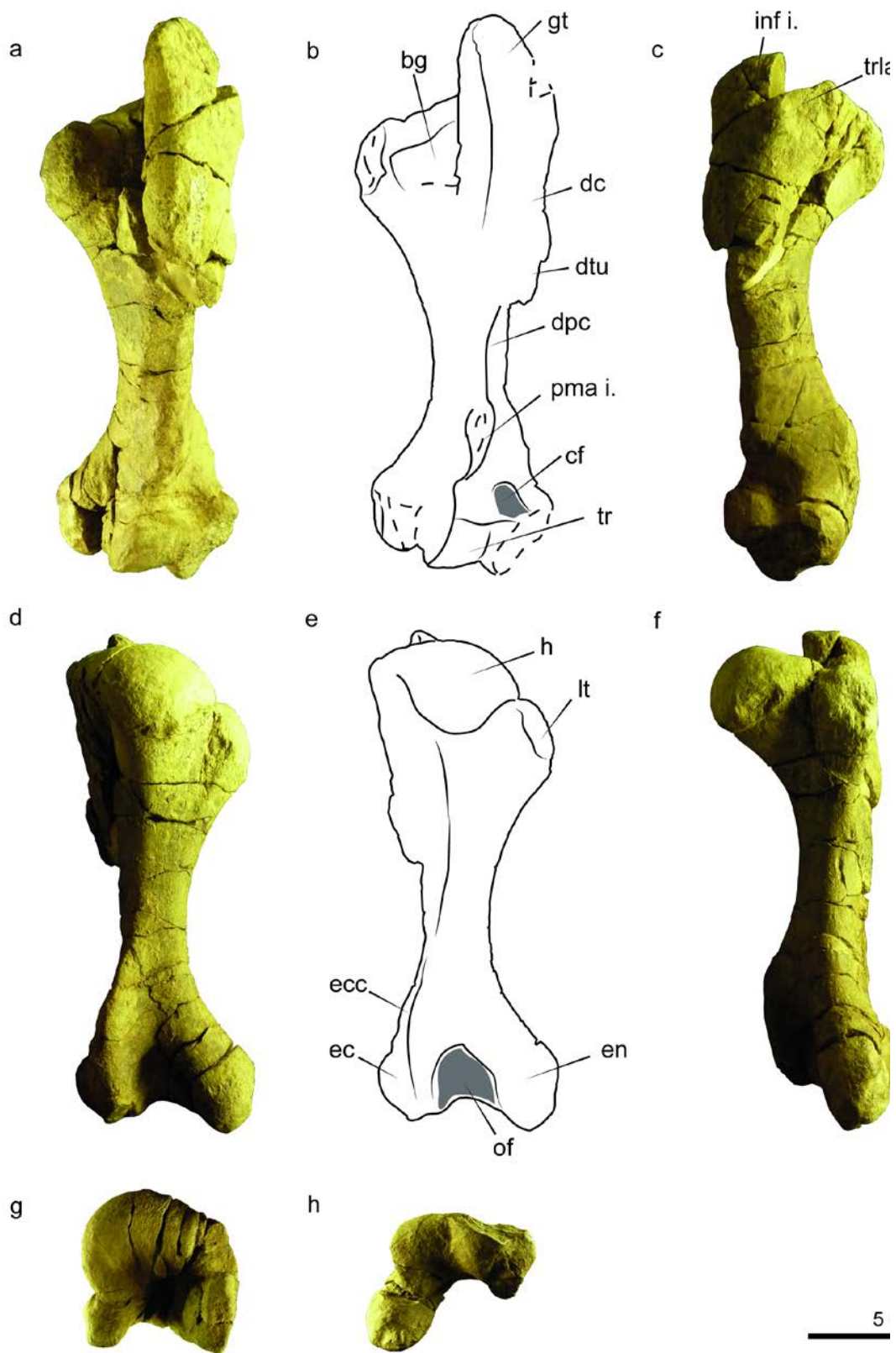
just to the dorsal border of the glenoid fossa, is different from any other known sirenian (Fig. 5.29). In the holotype right scapula of *Protosiren smithae* (cast USNM 94810, CGM 42292), the distance between the edge of the acromial process and the dorsal border of the glenoid cavity is 15 mm, and the acromion is more robust and massive, without such a marked turn at the distal end (Fig. 5.29, b). *Eosiren libyca* also has a massive acromial process that ends before reaching the dorsal border of the glenoid cavity (Fig. 5.29, d). “*Halitherium*” *taulannense* shows a distance of 30 mm between the acromion and the glenoid cavity. The

**Table 5.8.** Measurements (in millimeters) of *Sobrarbesiren cardieli* scapulae following Zalmout and Gingerich (2012). Measurements in parentheses indicate preserved lengths. (-) Not measurable. (e) Estimated.

Measurements	MPZ 2017/40 (left)	MPZ 2017/41 (left)	MPZ 2017/42 (left)	MPZ 2017/43 (left)	CS-41- 11 (right)
1 Scapular length along the spine	253	(244)	245	234	(76)
2 Spine length	175	172	-	(154)	(60)
3 Scapular breadth	90	109	95	93	38
4 Infraspinous fossa breadth	35	40	34	36	13
5 Neck breadth	39	40	42	41	24
6 Neck height	24	24	24	24	14
7 Distance from median glenoid cavity to acromion	15	18	15e	-	-
8 Glenoid process breadth	48	50	47	-	-
9 Glenoid cavity breadth	45	45	43	-	-
10 Glenoid cavity height	33	33	32	32	15
11 Breadth of the acromion	17	(12)	22	15	-
12 Spine height from dorsal surface	35	24	-	-	7
13 Spine height from ventral surface	55	50	-	-	17
14 Distance between anterior tip of glenoid process and anterodorsal edge of blade	166	-	154	(150)	-
15 Distance between posterior tip of the glenoid process and first posterior edge of blade	80	-	-	88	-

distal edge of the process is not complete in this taxon. *Eotheroides sandersi* shows an acromial process that continues, without turning, in the direction of the spine axis until its end and does not reach the glenoid cavity (Fig. 5.29, c).

**Humerus.** Three humeri have been recovered (Fig. 5.30, Table 5.9). MPZ 2017/44 is an almost complete left humerus which lacks part of the greater tubercle and part of the ectepicondyle (Fig. 5.30). The bicipital groove (Fig. 5.30: bg) is incomplete for the

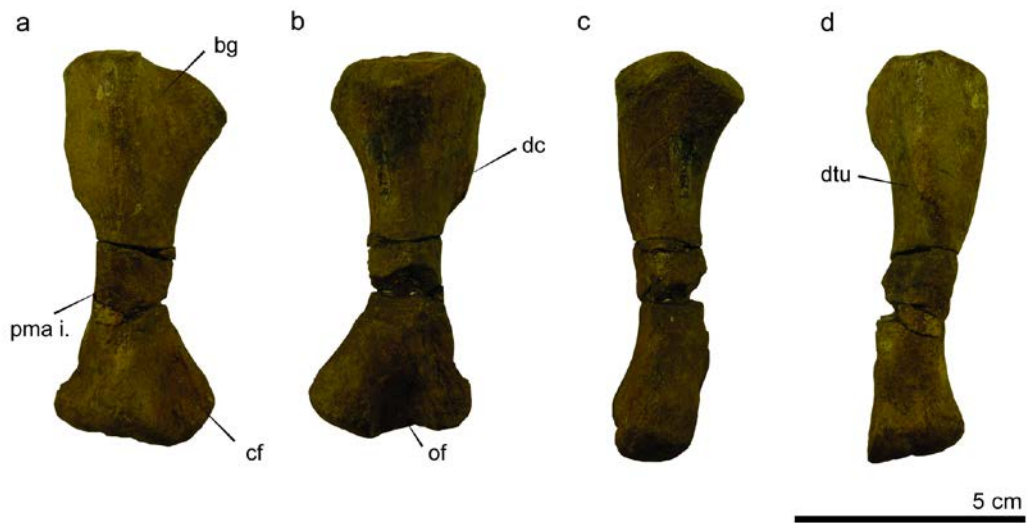


**Figure 5.30.** Left humerus (MPZ 2017/44) of *Sobrarbesiren cardieli* in anterior (a), posterior (d), medial (c), lateral (f), proximal (g) and distal (h) views; and interpretative sketches of the anterior (b) and posterior (e) views. See Chapter 2 for abbreviations.



action of plant roots. It is assigned to a subadult individual, because the suture of the distal epiphysis is still conspicuous. MPZ 2017/45 is a right humerus fossil diagenetically distorted. It is an older individual than MPZ 2017/44, because the suture lines are obliterated and the muscle scars more marked. CS-41-629 is a small right humerus with missing unfused epiphyses and is assigned to a very young individual (**Fig. 5.31**).

The studied humeri are robust (**Ch. 221 (1)**), with strongly developed proximal and distal epiphyses that are similar in width. The best preserved humerus (MPZ 2017/44) has a total length of 206 mm. The head (**Fig. 5.30: h**) has a rounded outline and shows a notch at the top in its anterior part. The head is obliquely oriented with respect to the long axis of the shaft. An oval, rugose and depressed surface is in the lateral view just below the head, which probably marks the origin of the lateral head of *triceps brachii* muscle. The greater tubercle is well developed (**Fig. 5.30: gt**), forming a large crest that extends 13 mm farther proximal than the humeral head. Its proximal edge is flat, narrow and elongated (27 mm in length). Its dorsal surface shows rugosities for muscle attachment more marked in the MPZ 2017/45 specimen. In lateral view, there is a well-defined muscle scar, 20 mm in height and 24 in width, probably for the insertion of the *infraspinatus* muscle. The lesser tubercle (**Fig. 5.30: lt**), that forms the medial side of the bicipital groove, is robust and rounded. It is located below the level of the humeral head and separated from it by a notch. The lesser trochanter shows a depressed oval scar for muscle attachment at its medial side. The bicipital groove is wide (**Ch. 213 (0)**) and deep. It is best preserved in the MPZ 2017/45 specimen. The bicipital groove is short proximodistally and limited distally by a shelf. The deltoid crest is partially preserved in both specimens (**Fig. 5.30: dc**) and it is prominent and projected posterolaterally. It extends 98 mm from the dorsal edge of the greater tubercle in the MPZ 2017/44 specimen and finishes distally in a badly preserved deltoid tuberosity (**Fig. 5.30: dtu; Ch. 222 (0,1)** of Vélez-Juarbe and Wood, 2019). The lateral surface, which separates it from the bicipital groove, is flattened. The deltoid crest is continuous with the deltopectoral crest (**Fig. 5.30: dpc**), which is prominent and extends to the distal epiphysis and finishing in a rugose protuberance for the insertion of the *pectoralis major* muscle. The shaft is slender, long, and slightly wider anteroposteriorly than lateromedially in all the specimens. Its anterior side is straight meanwhile the posterior one is concave. The shaft cross section is triangular. The coronoid fossa is well defined and wide (**Fig. 5.30: cf**). The trochlea (**Fig. 5.30: tr**) is canted obliquely to the long axis of the shaft at angle of about 85° in the humerus MPZ 2017/44, and it is not measurable in the MPZ 2017/45 specimen. The lateral condyle of the trochlea is broken and lacks the capitulum in the MPZ 2017/44 specimen and is complete but taphonomically distorted in the MPZ 2017/45 humerus. In posterior view, the ectocondyloid crest (**Fig. 5.30: ecc**) is prominent and projected posterolaterally, describing an arch that extends from the midshaft to distal extremity of the humerus. The ectepicondyle is broken (**Fig. 5.30: ec**) and the entepicondyle is very strong, protruding far posterior and distal to the trochlea (**Fig. 5.31: en**). The ventral surface of the entepicondyle shows a

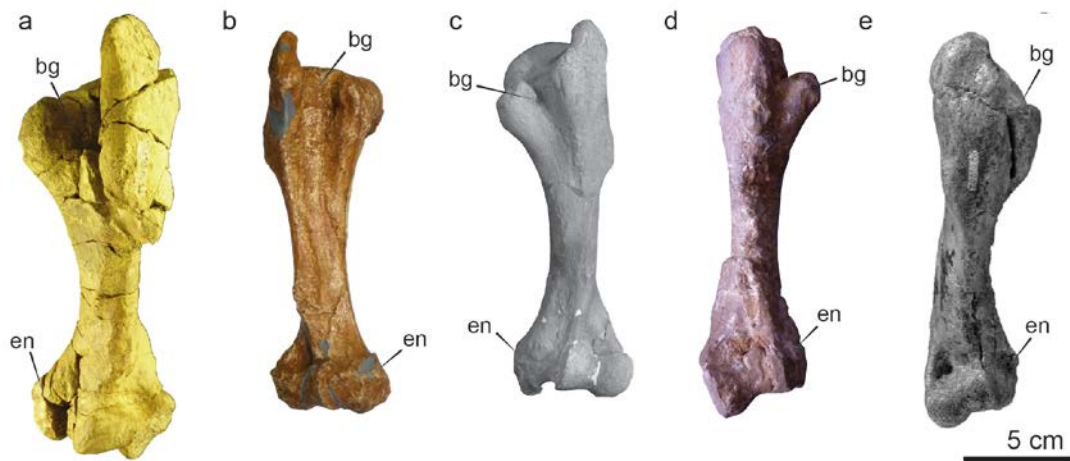


**Figure 5.31.** Right juvenile humerus (CS-41-629) of *Sobrarbesiren cardeli* in anterior (a), posterior (b), medial (c) and lateral (d) views. See Chapter 2 for abbreviations.

rounded and depressed surface for muscle attachment. The olecranon fossa (**Fig. 5.31: of**) is wide and deep, with well-defined borders.

**Juvenile humerus.** The CS-41-629 is a robust juvenil right humerus 87 mm in total length (**Fig. 5.31; Table 5.9**). It is similar in its general morphology to the subadult specimens (**Fig. 5.30**). The distal and proximal edges, although lacking the epiphyses, are similar in width. The deltoid crest is complete and measures 33 mm from the proximal edge of the bone. It finishes in a small deltoid tuberosity. The deltopectoral crest is poorly developed. The muscle scar for the *pectoralis major* muscle is present but it is not a protuberance but a depressed area. The bicipital groove, the coronoid and olecranon fossae are present, but they are shallower and are less defined than in the sudadult specimen. The ectocondyloid crest is incipient.

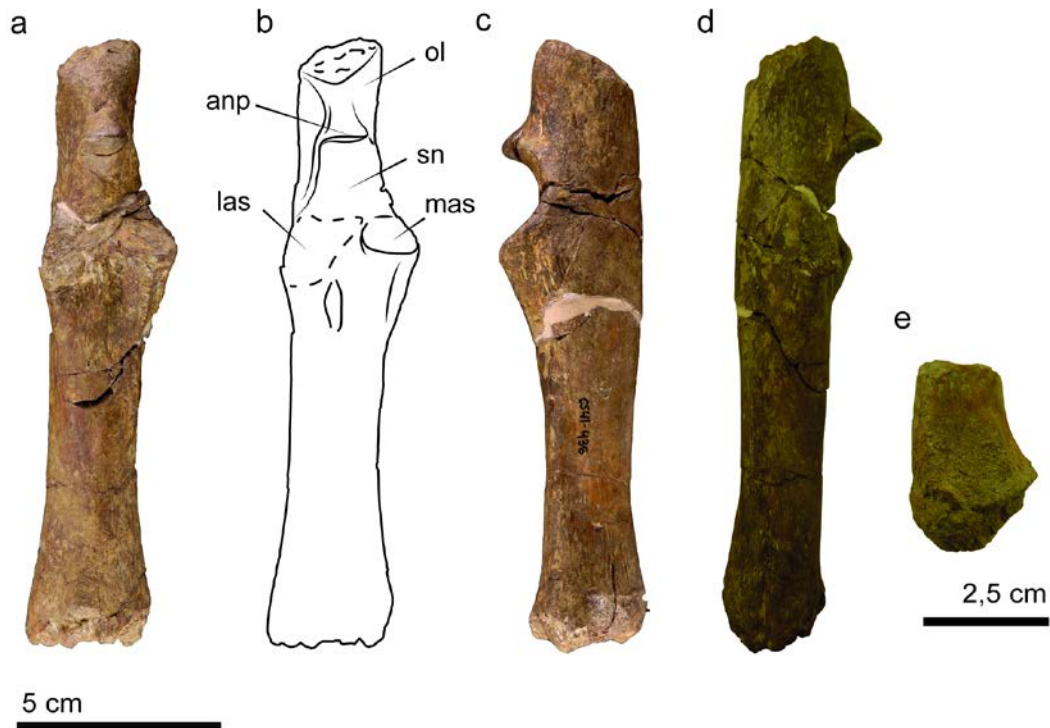
**Comparisons.** The robust humerus of *Sobrarbesiren* has strongly developed proximal and distal epiphyses, similar in width, and a greater tubercle that extends further proximally than the humeral head, like that of other Eocene sirenians as the protosirenid *Protosiren smithae* (Domning and Gingerich, 1994, figure 9) and the Egyptian Eocene dugongids *Eotheroides clavigerum* and *Eotheroides sandersi* (Zalmout and Gingerich, 2012). It is different from the humerus of the “prorastomid” *Pezosiren*, which shows a proportionally broader distal epiphysis (Domning, 2001b). Nevertheless, the humerus of *Sobrarbesiren* is more similar to that of the *Eotheroides* spp. than to *Protosiren smithae* (**Fig. 5.32, a-c**). The bicipital groove of *P. smithae* is an elongated groove that extends along the shaft without a distal border or shelf, meanwhile the bicipital groove forms a “cul de sac” in *Sobrarbesiren*. This feature is also present in the juvenile humerus of *Eotheroides aegyptiacum* (Sickenberg, 1934, figure 4b) and *E. clavigerum* and *E. sandersi* (Zalmout and Gingerich, 2012). However,



**Figure 5.32.** Comparative of different Eocene sirenian humeri in anterior view. **a**, *Sobrarbesiren cardieli* left humerus (MPZ 2017/44); **b**, *Protosiren smithae* right humerus (cast USNM 94810 (CGM 42292)), **c**, *Eotheroides sandersi* left humerus (UM 111558, from Zalmout and Gingerich, 2012, figure 59); **d**, *Prototherium veronense* right humerus (MGP-PD 4608); **e**, “*Halitherium*” *taulannense*, right humerus (RGHP C035). See Chapter 2 for abbreviations.

*Sobrarbesiren* has a proportionally wider bicipital groove than these taxa. The ratio between the bicipital groove width and the total length of the humerus is 0.145 in the MPZ 2017/44 humerus of *Sobrarbesiren*, 0.114 in the CGM 42292 specimen of *P. smithae*, 0.05-0.09 in the *E. sandersi* specimens and 0.07 in *E. clavigerum*. The deltopectoral crest is sharp and thin in *P. smithae* and blunter in *Sobrarbesiren*. In addition, the MPZ 2017/44 humerus shows a prominent ectepicondylar crest and a robust entepicondyle projected posteromedially similar to that of *E. clavigerum* and both are much less prominent and salient in *Protosiren smithae*. The *Sobrarbesiren* humerus differs from that of the *E. clavigerum* and *E. sandersi* in having a proportionally smaller olecranial fossa (see Zalmout and Gingerich, 2012, tables 11 and 24). The humerus of *Sobrarbesiren* differs from the robust humerus of *Eosiren lybica* in having a greater tubercle that extends above the femoral head, and which is located at the same level in the Egyptian taxon (Sickenberg, 1934, Plate III, figure 7).

With respect to the humeri of the Eocene European taxa, the humeri of *Sobrarbesiren* differs from the humeri of “*Halitherium*” *taulannense* from France in having epiphyses similar in width, being the distal epiphysis smaller than the proximal in the French taxon (**Fig. 5.32, e**; Sagne, 2001a). The humerus of the *Prototherium* spp. is characterized for being very gracile with epiphyses, bicipital groove and tubercles, epicondyles and trochlea reduced in size (**Fig. 5.32, d**; Pilleri et al., 1989). The partially preserved humerus UPV/EHU UR1.5 from the Lutetian of Navarra (Spain), described as Dugongidae indet. by Astibia et al. (2010, figure 4), is smaller, more gracile and possess a poorly developed deltoid crest compared with the humeri of *Sobrarbesiren*. Despite the humeral head is incomplete in this specimen, the greater tubercle is low, and it was probably at the same level or slightly above the humeral head, according with its position with respect to the fractured area, contrary to *Sobrarbesiren*.



**Figure 5.33.** Radius-ulna of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-d**, MPZ 2017/46, right ulna in anterior (**a**), medial (**c**) and lateral (**d**) views; and the interpretative sketch of the anterior view (**b**). **e**, CS-41-60, left radius in anterior view. See Chapter 2 for abbreviations.

**Radius-Ulna.** One ulna and a fragment of radius have been recovered (**Fig. 5.33; Tables 5.10 and 5.11**). MPZ 2017/46 is a right **ulna** which lacks the epiphyses and the lateral articular surface for the humerus (**Fig. 5.33, a-d**). It is not fused to the radio, probably due to immaturity of the specimen.

**Ulna.** MPZ 2017/46 has a total length of 147 mm (**Table 5.10**). The dorsal surface of the bone, for the fusion of the proximal epiphysis, is oval, rugose and wider anteroposteriorly than lateromedially. The olecranon (**Fig. 5.33: ol**) is long (30 mm in length), straight and coaxially aligned with the main axis of the shaft. Its cranial side is convex. The anconeal process (**Fig. 5.33: anp**) is very prominent and projected anteriorly from the olecranon. The lateral surface of the olecranon shows an elongated depression from its proximal end to the level of the humerus articular surfaces. The proximal border of this depression is very well marked creating a pointed protuberance. The trochlear or semilunar notch (**Fig. 5.33: sn**) is narrow at its proximal end (12 mm wide) and broadens distally towards the coronoid process. It is almost as high proximodistally as wide lateromedially. The breadth across the coronoid process is 32 mm, making it the widest region of the shaft. It opens anteriorly rather than anteroproximally. The medial articular surface for the humerus is circular in outline and faces anteroproximally measuring 15 x 11 mm. The medial and lateral articular surfaces for the humerus, the latter absent, are separated anteriorly by a

median notch and two elongated deep depressions. In medial view, just next to the medial articular surface, there is a well-marked muscle scar, and below the anteromedial border of this articular surface, there is an elongated and deep groove. The ulnar shaft is straight and slightly flattened lateromedially. The medial side is convex and lateral one is gently flattened. The midshaft is triangular in cross section and more trapezoidal in its distal part. In anterior view, the distal end shows a slightly flattened surface for the contact with the radius. The distal surface of the ulna is oval and rugose.

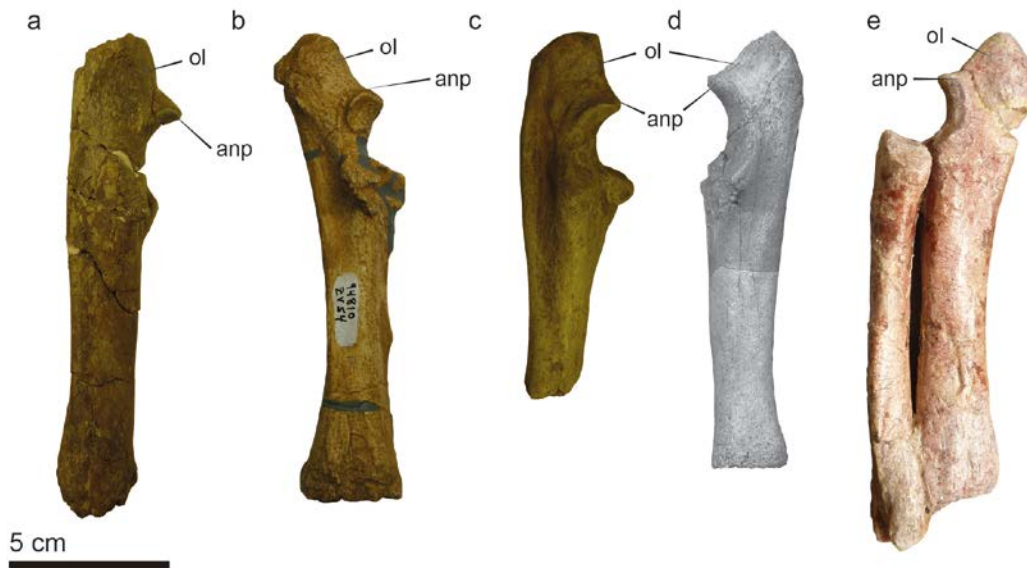
**Radius.** CS-41-60 is the distal edge of a left radius of a subadult individual, in which suture line of the distal epiphysis is still visible (**Fig. 5.33, e**). Its medial side is broken. The distal fragment of radius has a total length of 38 mm (**Table 5.11**). The cross section of the shaft is D-shaped. The lateral side is more or less flattened and the distal one is inclined medially. In the anterior side, there are two low and longitudinal crests that surrounds the groove for the extensor tendons. The distal epiphysis has a maximum height of 14 mm. Its distal surface is badly preserved but it is slightly concave.

**Table 5.9.** Measurements (in millimeters) of *Sobrarbesiren cardieli* humeri following Zalmout and Gingerich (2012). (-) Not measurable. (e) Estimated.

Measurements	MPZ 2017/44 (left)	MPZ 2017/45 (right)	CS-41-629 (right)
1 Length (greater tubercle to distal end)	206	181	87
2 Length from the head to the distal end	185	156	-
3 Proximal end maximum breadth	67	57	36
4 Head height	34	30	-
5 Head length	46e	36	-
6 Head width	50	37	-
7 Bicipital groove width	30e	23	16
8 Maximum width of the shaft in the middle	30	23	15
9 Minimum width of the shaft in the middle	32	31	18
10 Minimum circumference of the shaft	101	87	55
11 Distal end maximum breadth	64	-	32
12 Trochlea breadth	40	33	-
13 Trochlea height	32	26	-
14 Trochlea height in the middle	23	21	-
15 Olecranial fossa width	27	-	15
16 Olecranial fossa height	24	-	13
17 Olecranial fossa depth	14	-	5

**Comparisons.** The straight olecranon coaxially aligned with the main axis of the shaft and the presence of a cranial side convex observed in the ulna of *Sobrarbesiren* (MPZ 2017/46, **Fig. 5.33, c-d**) are not present in the other Eocene sirenian species. The olecranon of the “prorastomid” *Pezosiren* is tilted backward from the axis. The protosirenid *Protosiren*





**Figure 5.34.** Comparative of different Eocene sirenian ulnae in lateral view. **a**, *Sobrarbesiren cardieli* right ulna (MPZ 2017/46); **b**, *Protosiren smithae* right ulna (cast USNM 94810 (CGM 42292)), **c**, *Eotheroides* sp. right ulna (USNM 214596); **d**, *Eotheroides sandersi* left ulna (UM 97515, from Zalmout and Gingerich, 2012, figure 60); **e**, “*Halitherium*” *taulannense*, left radius and ulna (RGHP C066). See Chapter 2 for abbreviations

*smithae*, the dugongid *Eotheroides* spp. from Egypt and “*Halitherium*” *taulannense* also have tilted backward olecranons (**Fig.5.34, b, d and e**). This feature observed in *Sobrarbesiren* is only shared with the ulna of the Smithsonian specimen USNM 214596 from the Eocene of North Carolina (**Fig.5.34, c**; Domning et al., 1982). This fossil together with a well-preserved lower jaw, cervical and thoracic vertebrae, pachyosteosclerotic anterior ribs, a partial humerus and a partial pelvic bone were assigned to *Protosiren* sp. by Domning et al. (1982) and posteriorly proposed as *Eotheroides* sp. by Zalmout and Gingerich (2012). Besides, the semilunar notch of MPZ 2017/46 and USNM 214596 are directed anteriorly rather than anteroproximally. Nevertheless, there are some differences between the North Carolina taxa and the MPZ 2017/46 specimen. In *Sobrarbesiren*, the anconeal process of the ulna is more salient, the longitudinal groove present at the lateral side is shallower and wider and occupies the complete lateral surface of the olecranon, and the shaft is more robust. The long olecranon of MPZ 2017/46 resembles that of the protosirenid *Protosiren smithae* (**Fig.5.34, b**) and the “prorastomid” *Pezosiren*. MPZ 2017/46 is not fused to the radio as in other Eocene sirenian as *Pezosiren*, *Protosiren smithae* and *Eotheroides sandersi* (Domning, 2001b; Domning and Gingerich, 1994 and Zalmout and Gingerich, 2012, respectively) and different from “*Halitherium*” *taulannense*, *Eotheroides clavigerum* and *Eotheroides aegyptiacum* (Sagne, 2001a; Zalmout and Gingerich, 2012; Sickenberg, 1934), but this condition has been related with an ontogenetic process (Sagne, 2001a).

**Manus.** All the autopodial elements recovered in the CS-41 fossil site are preliminary assigned to the manus.

**Table 5.10.** Measurements (in millimeters) of the ulna of *Sobrarbesiren cardieli* following Zalmout and Gingerich (2012). Note that the ulna lacks the epiphyses.

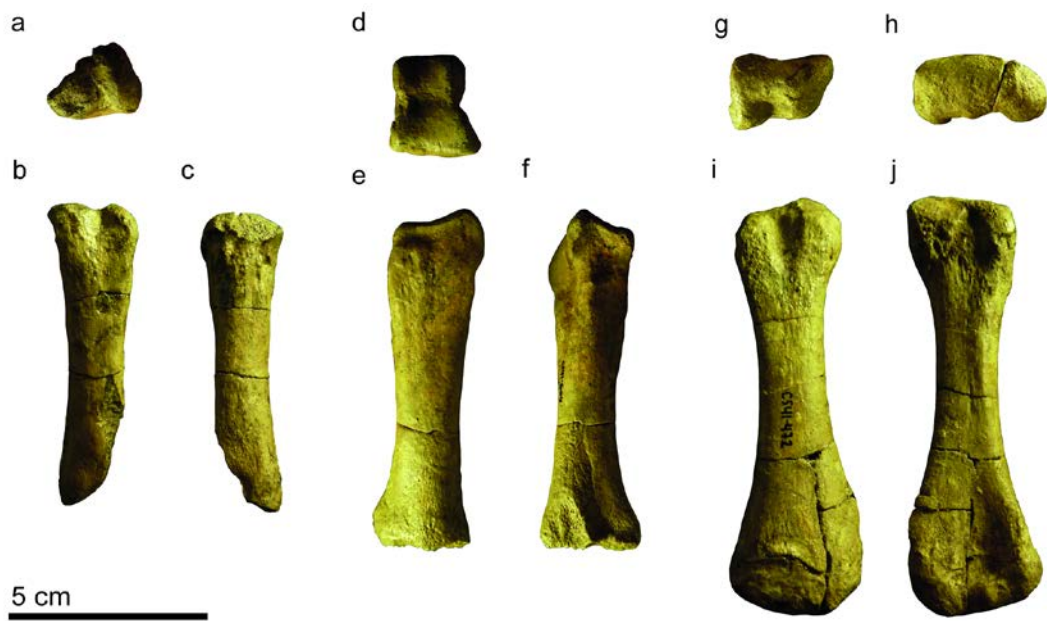
Measurements	MPZ 2017/46 (right)
1 Greatest length	147
2 Length of olecranon	30
3 Smallest depth of olecranon	28
4 Greatest depth at the anconeal process	37
5 Height of the trochlear notch	28
6 Mediolateral breadth of proximal articular surface (coronoid process)	32
7 Height from the coronoid process to the distal epiphysis	98
8 Mid shaft circumference	70
9 Width of the distal epiphysis	21
10 Length of the distal epiphysis	31

**Metacarpals.** 11 metacarpal bones have been recovered (**Fig. 5.35; Table 5.12**). CS-41-351 is a right metacarpal with the distal epiphysis absent, which is interpreted as a metacarpal I (**Fig. 5.36, a-c**). CS-41-604 is a left metacarpal that lacks the distal epiphysis and is interpreted as a metacarpal III (**Fig. 5.35, d-f**). CS-41-125, CS-41-325 and CS-41-603 are right metacarpals which lack the distal epiphysis, not fused, and CS-41-472 (**Fig. 5.35, g-j**) and CS-41-208 are complete left metacarpals. All of them are interpreted as the metacarpal V. CS-41-241 and CS-41-286 are the distal midshaft of indeterminate metacarpals and CS-41-152b and CS-41-619 are isolated distal epiphysis.

**Table 5.11.** Measurements (in millimeters) of *Sobrarbesiren cardieli* radius following Zalmout and Gingerich (2012). Measurements in parentheses indicate preserved lengths (-) Not measurable.

Measurements	CS-41-60
1 Greatest length	(38)
2 Minimum length	-
3 Breadth of the proximal surface	-
4 Breadth across the humeral articular surface	-
5 Maximum width at mid shaft	-
6 Minimum width at mid shaft	-
7 Circumference of the mid shaft	-
8 Greatest breadth of the distal radial end	27
9 Breadth of the distal articular surface	-
10 Epiphysis height	14





**Figure 5.35.** Metacarpals of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-c**, CS-41-351, left metacarpal I in proximal (a), lateral (b) and medial (c) views. **d-f**, CS-41-604, right metacarpal III in proximal (d), lateral (e) and medial (f) views. **g-j**, CS-41-472, left metacarpal V in proximal (g), distal (h), lateral (i) and medial (j) views.

**Metacarpal I.** CS-41-351 is proportionally the shortest metacarpal of all studied specimens and only shows an articular surface for other metacarpal in its posterior side. Thus, it is interpreted as the right metacarpal I (**Fig. 5.35, a-c**). The proximal articular surface lacks the posteromedial corner, but the preserved part has two lateromedially convex articular surfaces separated by an anteriorposteriorly directed furrow. The anterior surface is narrower than the posterior one. The proximal cross-section of the shaft is trapezoidal and triangular in its mid-part. In anterior view, the proximal side of the shaft has a furrow 1 cm in length, and the rest of the shaft is flattened. In medial view, there is an articular facet in the posterolateral corner of the shaft that limits a depressed area, being the rest of the shaft rounded. The lateral side of the shaft is flattened and the medial one shows a protuberance in its proximal part, and is gently convex to the distal end. This end is covered by pits and depressions for the fusion of the epiphyses.

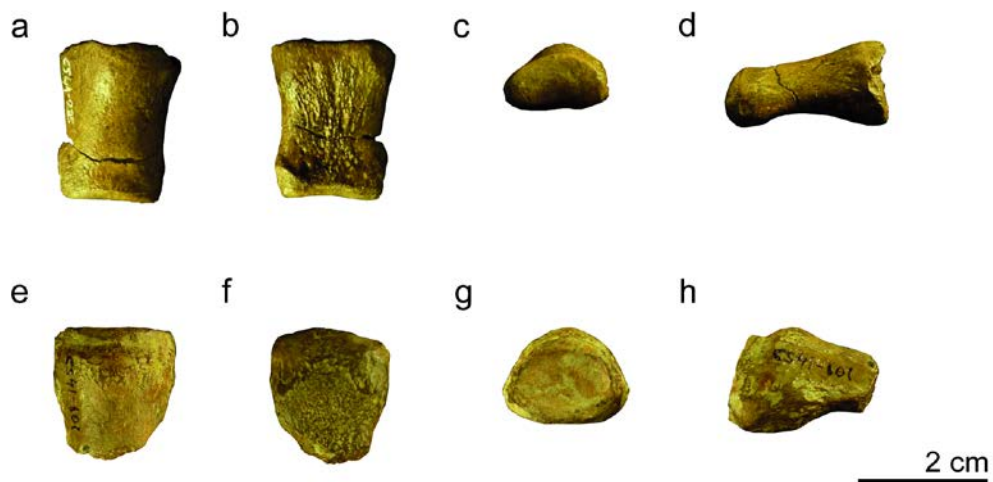
**Metacarpal III.** CS-41-604 has a total length of 71 mm (**Fig. 5.35, d-f, Table 5.12**). The proximal articular surface is trapezoidal in outline and asymmetrical. It is divided in one anterior articular surface inclined anteriorly that covers almost the total proximal side, and one posterior articular surface inclined posteriorly and smaller than the anterior one. In turn, the anterior surface is divided in two anteroposteriorly convex and transversally concave articular surfaces for carpals, being the lateral one bigger than the medial. In anterior view, the proximal side possesses two rounded and convex articular facets separated by a shallow depression. In posterior view, there are also two articular facets, bigger than in the

anterior side, convex to gently flattened, and separated by a furrow that continuous to a teardrop like depressed, which extends to the mid-diaphysis. The proximal midshaft is squared to trapezoidal in cross-section, whereas the distal midshaft is flattened lateromedially and is oval in cross-section. The distal end of the diaphysis is asymmetrical, more extended anteriorly, and it shows a torsion with respect to the proximal midshaft. The distal end of the shaft is oval with its long axis directed anteroposteriorly, and it shows a surface with pits and depressions for the fusion of the distal epiphyses.

**Metacarpal V.** The description of this element is based in CS-41-472, which correspond to the most complete specimen (**Fig. 5.35, g-j**). Both proximal and distal epiphyses are fused but the suture line of the distal epiphysis is still visible. It is a left metacarpal 92 mm in length (**Table 5.12**). Metacarpal V is the widest anteroposteriorly metacarpal, and it is flattened lateromedially. The proximal surface is trapezoidal in outline. It shows two carpal articular facets, probably for the unciform and pyramidal bones. Its posterior corner is projected posteriorly and the anterior one is a flattened articular surface for the contact with the metacarpal IV. It is inclined proximally, resulting in a posteriorly divergent diaphysis. In lateral view, the proximal edge is divided by a triangular fossa that results in an anterior midpart of the epiphyses higher than the posterior one. The medial side of the epiphysis shows an elongated furrow. The shaft has an ovoid cross section. Its posterior side is thin and rounded, and the medial one is flattened and lacks medial keels. The distal epiphysis is lateromedially flattened and anteroposteriorly wide, and its distal surface is rounded. This surface is limited by anterior and posterior small and rounded fossae for ligament insertions. In medial view, the articular surface has a low medial sagittal crest and a deep and rounded depression.

**Phalanx.** Three proximal or medial phalanges have been recovered (**Fig. 5.36; Table 5.12**). Their exact position within the manus is not determinable. CS-41-235 (**Fig. 5.36, a-d**) and CS-41-417 are phalanx which lack the proximal epiphysis. CS-41-101 is the proximal half of a phalanx with the proximal epiphyses fused (**Fig. 5.36, e-h**).

The outline of the phalanx is almost rectangular slightly constricted at midshaft. The constriction is slightly more marked in the CS-41-417 specimen. Phalanges are slightly flattened lateromedially. The lateral facet is flattened to slightly concave and the medial one is concave, and its surface is covered by pits and longitudinal striations. The proximal edge is higher than the distal one. The proximal articular surface preserved in the CS-41-101 specimen is suboval and concave (**Fig. 5.36, e-h**). Its anteroposterior diameter (proximal width) is greater than its lateromedial diameter (proximal height). In medial view, there are two demifacets in this proximal end, followed by two small protuberances. The distal articular surface is elongated and convex anteroposteriorly, and slightly concave transversely. Its outline is semicircular. In the anterior and posterior sides of the distal edge, there are two subcircular shallow depressions, and in medial view, there are two inclined surfaces in this edge for ligament insertions.



**Figure 5.36.** Phalanx of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-d**, CS-41-235, proximal or medial right phalanx in lateral (a), medial (b), distal (c) and anterior (d) views. **e-h**, CS-41-101, proximal half of an indeterminate phalanx, in lateral (e), medial (f), proximal (g) and posterior? (h) views.

**Comparisons.** The manus of extant sirenians are characterized for being paddle-like, with the carpals serially organized, the first digit usually composed only by one phalanx, and the fifth digit enlarged and posteriorly divergent (Domning, 2008; Kaiser, 1974). Sirenian metacarpals and phalanges are very scarce in the Eocene fossil record. They are only known for *Pezosiren* (one proximal and one intermedial phalanx, if they pertain to the manus or to the feet is unknown); *Protosiren smithae* (three unidentified manual phalanx); *Eotheroides clavigerum* (a proximal phalanx I or II) and “*Halitherium*” *taulannense* (one intermedial phalanx and one uncertain distal phalanx) (Domning, 2001b; Domning and Gingerich, 1994; Sagne, 2001a; Zalmout and Gingerich, 2012).

The elongated and lateromedially flattened metacarpals of *Sobrarbesiren* are very different from the short metacarpals of *Protosiren smithae* and the short metapodial of *Pezosiren* (Domning, 2001b; Domning y Gingerich, 1994). In addition of their small size, the metacarpals of *P. smithae* have a very prominent medial keel that is absent in the specimens of *Sobrarbesiren*. According to Domning and Gingerich (1994), the bones of *Protosiren smithae* “resemble metacarpals of *Condylarthra* in terms of proportion and mode of articulation”. The metacarpals of *Sobrarbesiren* are much more similar to the elongated and flattened bones of the Eocene dugongids *Eotheroides clavigerum*, *Eotheroides sandersi* and “*Halitherium*” *taulannense* (Sagne, 2001a; Zalmout and Gingerich, 2012).

The phalanx of *Sobrarbesiren* are shorter than that of *P. smithae* and the “*Halitherium*” *taulannense*, and very different from the very elongated phalanx of *E. clavigerum*, and the constriction present in the phalanx midshaft is much less marked in the Spanish taxon. When compared with the phalanx of *Pezosiren*, the *Sobrarbesiren* specimens are more elongated. Nevertheless, these comparisons must be taken carefully because of the variations of the size

of the phalanx according with its position in the manus, which is unknown in the *Sobrarbesiren* specimens. In addition, the phalanx of *P. smithae* and *E. clavigerum* are more flattened lateromedially than that of *Sobrarbesiren*. According to Zalmout and Gingerich (2012), the phalanx of *E. clavigerum* has a dorsoventral height (lateromedial according to the orientation criteria used in this doctoral thesis) that exceeds its anteroposterior width. In *Sobrarbesiren*, *P. smithae* and “*H*”. *taulannense*, the anteroposterior width exceeds the lateromedial height of the phalanges (Table 5.12). One of the *P. smithae* phalanges illustrated by Doming and Gingerich (1994, figure 10, I) shows an anteroposterior elongation in form of lamina in the one of its sides, which could be a similar structure to the elongated tuberosity described in the dugongid *E. clavigerum*. Coutureau (1928) describes an expansion in the proximal phalanx of the digit IV of *Metaxytherium medium* and relates it with the attachment of a strong musculature. It is absent in the phalanges of *Sobrarbesiren*.

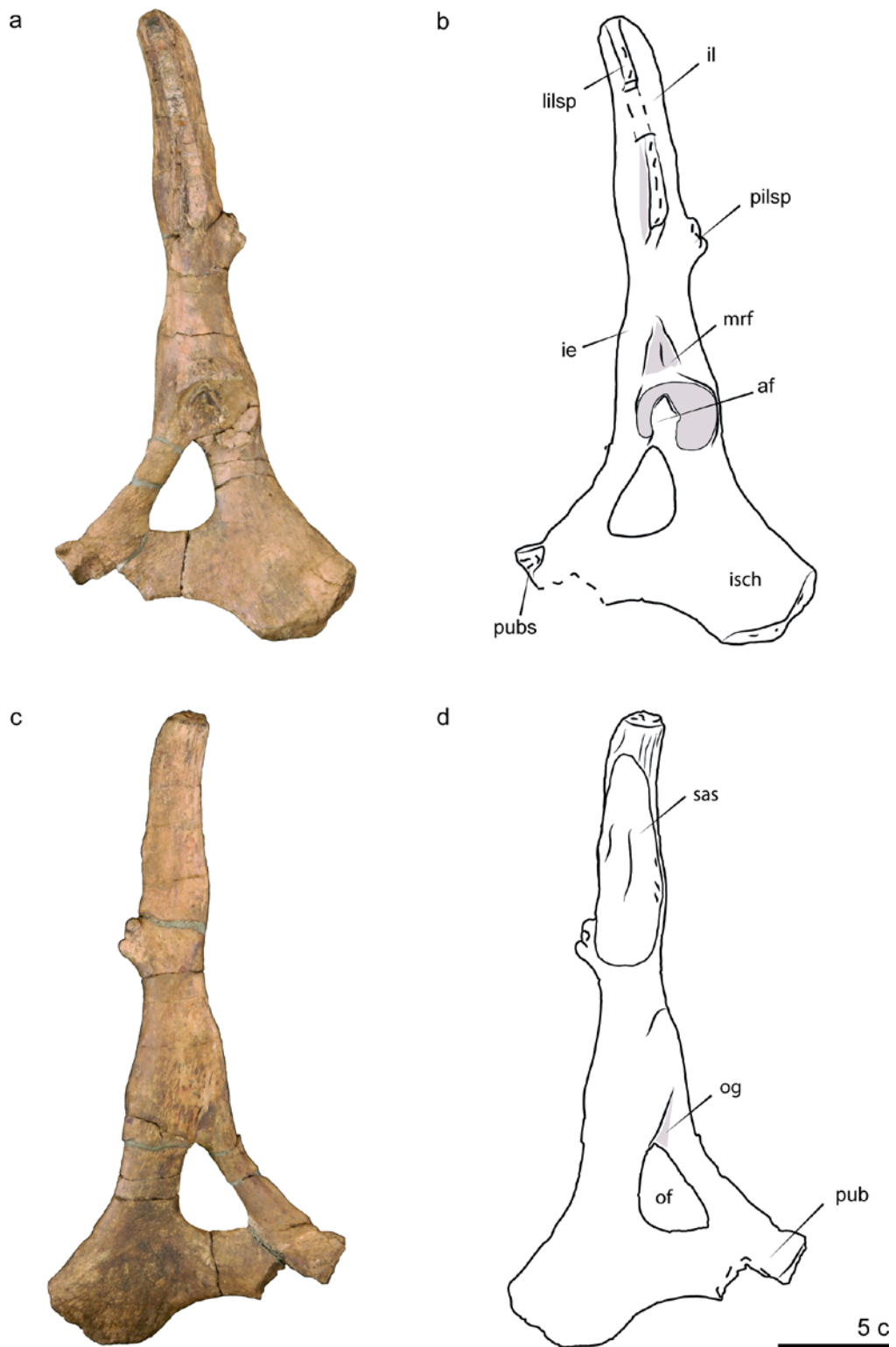
**Table 5.12.** Measurements (in millimeters) of the *Sobrarbesiren cardeli* autopodial bones. Measurements in parentheses indicate preserved lengths (-) Not measurable. (R) Right. (L) Left.

		Total length (TL)	Proximal width (PW)	Distal width (DW)	Proximal height (PH)	Distal height (DH)	Midshaft width (MW)	Midshaft height (MH)
CS-41-351	R Mc I	63	18	-	15	13	12	10
CS-41-604	LMc III	71	23	20	13	19	14	11
CS-41-125	R Mc V	76	25	28	16	14	16	11
CS-41-208	L Mc V	88	(22)	28	(16)	14	15	10
CS-41-472	L Mc V	92	26	30	18	15	15	10
CS-41-325	R Mc V	(64)	23	25	12	13	-	-
CS-41-603	R Mc V	72	25	22	11	14	15	8
CS-41-241	Mc	(56)	-	19	-	12	14	13
CS-41-286	Mc	(62)	-	22	-	14	14	11
CS-41-152B	Mc	-	-	22	-	16	-	-
CS-41-619	Mc	-	-	26	-	15	-	-
CS-41-235	Phalanx (R)	24	17	18	13	8	15	9
CS-41-417	Phalanx (L)	22	16	17	10	8	14	7
CS-41-101	Phalanx	(19)	19	-	15	-	-	-

## Hind limbs

The recovered hind limbs consist of two innominate bones and two isolated ischia, three femora, two patellae and two fibulae.

**Innominate.** Two innominate bones and two isolated ischia are known (Figs. 5.37-39; Table 5.13). MPZ 2017/47 is a left innominate that lacks part of the pubic symphysis (Fig. 5.37). It can be assumed to pertain to an adult specimen because the suture lines have been obliterated. The right innominate MPZ 2017/48 belongs to a subadult (Fig. 5.38). The proximal edge of the ilium (Fig. 5.38: il), the distal edge of the ischium (Fig. 5.38:

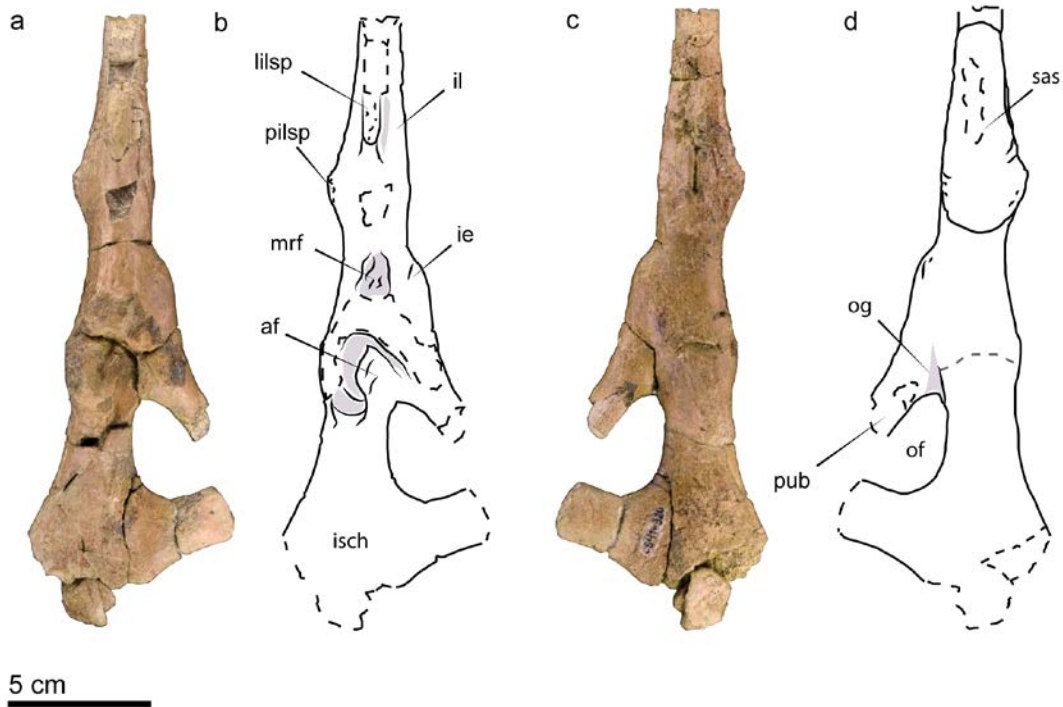


**Figure 5.37.** Left innominate bone (MPZ 2017/47) of *Sobrarbesiren cardieli* in lateral (a) and medial (c) views; and interpretative sketches of the lateral (b) and medial (d) views (modified from Díaz-Berenguer et al., 2019). Black dashed lines represent broken areas. See Chapter 2 for abbreviations.

**isch**), the pubic symphysis (**Fig. 5.38: pubs**) and the acetabular lip are missing. The suture lines are still visible.

The left innominate bone MPZ 2017/47 is elongated and narrow with a total length of 240 mm (**Fig. 5.37, Table 5.13**). The ilium is rod-like and triangular in cross section (**Fig. 5.37: il**). It has a well differentiated lateral spine that appears abruptly (**Fig. 5.37: lilsp**). The ventrolateral surface of the spine is narrow (6 mm wide) and flattened, and tapers towards the anterior edge of the ilium. On the medial side, the sacroiliac articular surface is large (**Fig. 5.37: sac, Table 5.13**), rugose and slightly concave. This surface is well delimited by an irregular lip. There is a blunt ridge in the middle of this surface parallel to the dorsoventral borders. The ilium narrows towards its anterior edge, which is triangular in outline, slightly concave and rugose. On the dorsal (external) side of the ilium, at the level of the posterior edge of the lateral spine, there is a protuberance projecting dorsally, identified as the posterior iliac spine (**Fig. 5.37: pilsp**) in Díaz-Berenguer et al. (2018a). This is composed of three isolated and blunt protuberances forming an isosceles triangle. The ilium widens towards the acetabulum. On the ventral margin of the innominate and anterior to the acetabulum, the iliopectineal eminence (**Fig. 5.37: ie**) (or iliopubic eminence according to Getty and Sisson, 1975) for the attachment of the *pectineus* muscle is present. It projects ventrally and shows a slightly depressed and rugose surface. Just anterior to the acetabulum, there is a roughened subtriangular depression for muscle attachment. This probably corresponds to the area for the origin of the *m. rectus femoris*.

The acetabulum is rounded, large and deep (**Table 5.13**). The anterior border of the acetabular lip is sharp and high, whereas the dorsal and ventral borders are low and the dorsal one slightly concave. The acetabular notch is broad (18 mm wide) and opens posteroventrally. The lunate surface is circular in outline and well-defined. It overhangs the acetabular notch dorsally. In its anterior part, there is a shallow hollow. The acetabular fossa (**Fig. 5.37: af**), for the attachment of the round ligament, is very well marked and subtriangular in shape. The obturator foramen is opened and large (**Fig. 5.37: of, Table 5.13**). Its outline is D-shaped and its longer axis is anterodorsally-posteroventrally oriented. In medial view, there is a groove at the point where the anterior pubic ramus and the ischial ramus join, which ends at the pointed anterior border of the obturator foramen. This is probably the obturator groove, related to the obturator nerve and vessels. The distance between the proximal edge of the obturator foramen and the beginning of the sacroiliac joint is 70 mm. The ischium is broad, flattened, curved dorsally and directed dorsolaterally with respect to the long axis of the innominate. It forms an angle of 160° with the long axis of the ilium, and 140° with that of the pubic bone in medial view. The ischium is 94 mm long as measured from the center of the acetabulum, and its maximum dorsoventral breadth is 45 mm (**Table 5.13**). The dorsoventral thickness of the ischial ramus behind the obturator foramen is 23 mm. Its medial and lateral sides are smooth, except at its distalmost edge, where it shows striations which are considered scars of muscle attachments. The distal edge is swollen and asymmetrical in outline. Its surface is slightly concave and rugose. The pubis



**Figure 5.38.** Right innominate bone (MPZ 2017/48) of *Sobrarbesiren cardieli* in lateral (a) and medial (c) views; and interpretative sketches of lateral (b) and medial (d) views (modified from Díaz-Berenguer et al., 2019). Black dashed lines represent broken areas and grey dashed lines represent suture lines. See Chapter 2 for abbreviations

is long and flattened (**Fig. 5.37: pub**). The pubic ramus posterior to the obturator foramen is flat in lateral view and rounded in medial view. Its dorsoventral thickness is 24 mm (**Table 5.13**). The pubic ramus in front of the obturator foramen is oval in cross-section and narrower than the other ramus (13 mm wide). The pubic bone is strongly turned ventromedially. The partially preserved symphysis is long, with an estimated length of 35 mm. It is straight and rugose, as expected for a symphyseal fibrocartilage attachment.

The general morphology of the right innominate MPZ 2017/48 (**Fig. 5.38**) is similar to that of MPZ 2017/47 but shows some differences. The posterior iliac spine is flattened, triangular and pointed, with a rugose external border lacking the blunt protuberances observed in MPZ 2017/47. The ischium is directed posteriorly with no deviation from the long axis of the innominate. The acetabulum is rounded and large (**Table 5.13**) and the lunate surface is circular. The anterior and higher part of the acetabular lip is missing, so its real depth is not clear. It measures 14 mm in depth from the preserved border of the lip to the acetabulum surface. The acetabular notch measures 17 mm. The roughened, subtriangular depression anterior to the acetabulum, for the origin of the *m. rectus femoris*, is more marked in this specimen (**Fig. 5.38: mrf**). There is a rounded protuberance on the lateral side of the ischial



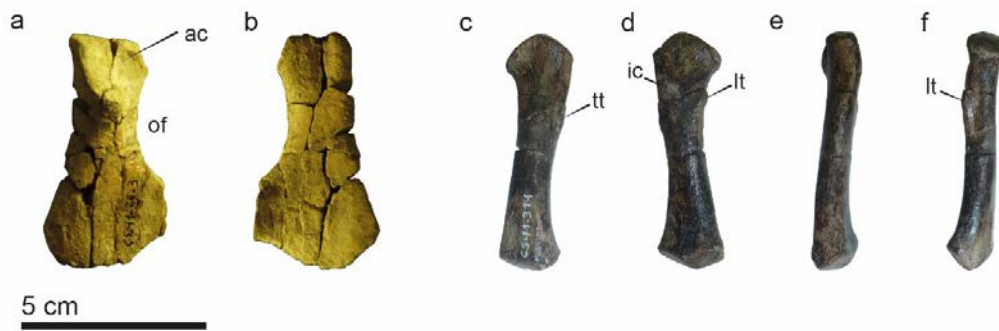
ramus at the level of the distal end of the obturator foramen, which is absent in MPZ2017/47.

**Juvenile ischia.** MPZ 2017/49-50 are two isolated right ischia assigned to juvenal individuals (**Fig. 5.39**). They are very small (**Table 5.13**) and the structures of the ischium are very poorly marked on them.

MPZ 2017/49. This ischium has a total length of 59 mm (**Fig. 5.39, a-b, Table 5.13**). Its anterior edge (i.e. the surface for the ilium and pubis) is inclined ventrally and rugose. A prominent lip surrounds half of the acetabulum. A smooth lunate surface and the acetabular notch can be distinguished, and the acetabular fossa is not developed yet. The dorsal border of the obturator foramen indicates a large foramen as that of mature specimens. The ischium expands dorsoventrally towards its posterior end, but it is short compared with adult individuals. It is lateromedially flattened, and the medial and lateral surfaces are smooth and the medial one gently concave. The posterior end is rounded and its surface is rugose. The beginning of the ramus behind the acetabulum is present but broken.

MPZ 2017/50. This ischium is the smallest ischia recovered. Its general morphology is similar to MPZ 2017/49, though all the structures are less developed in this specimen. It is 49 mm in total length (**Table 5.13**). The acetabulum lip is visible but very low, and the lunate surface is flattened, still not developed, whereas the acetabular fossa is incipient. The posterior end of the bone is thinner than in MPZ 2017/49, and circular in outline without signal of the inflexion point that marks the beginning of the pubic ramus in the other ischia, and this part is still shorter than in the other juvenal ischium recovered. The posterior edge is narrow and rugose.

**Comparisson.** The *Sobrarbesiren cardieli* **innominate bones** resemble those of the other basal sirenians, the “prorastomids” and protosirenids, in having a deep acetabulum, a large obturator foramen and a long pubic symphysis (**Fig. 5.40**). The exception is *Protosiren sattaensis* (**Fig. 5.40, d**), which has a pointed pubic bone and lacks a pubic symphysis (Gingerich et al., 1995). However, there are important differences among the quadrupedal sirenian innominates. *Sobrarbesiren* has an autapomorphic lateral iliac spine (“crista lateralis” in Abel, 1904 and “dorsal iliac spine” in Gingerich et al., 1995 and Zalmout and Gingerich, 2012) that appears abruptly on the lateral surface of the ilium and presents a flattened and rugose ventrolateral surface (**Fig. 5.40, b**). In the process of reduction and modification of the sirenian innominates, the ilium become narrower lateromedially and expand dorsoventrally, and the proximal iliac crest turns into the lateral spine present in *Sobrarbesiren*. This spine is also present in protosirenids (**Fig. 5.40, c-e**; Abel, 1904; Gingerich et al., 1995). The *Pezosiren* ilia are thin, flattened dorsoventrally and lateromedially expanded, especially on their anterior edge, which is pointed and ventrolaterally directed (**Fig. 5.40, a**). *Pezosiren* preserves a well-developed iliac crest like that of terrestrial mammals, with a flattened and rugose proximal surface. This surface is similar to that observed on the lateral iliac spine of



**Figure 5.39.** Innominate and femur of juvenil individuals of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-b**, MPZ 2017/49, right ischium in lateral (**a**) and medial (**b**) views. **c-f**, MPZ 2017/54, left femur in anterior (**c**), posterior (**d**), lateral (**e**) and medial (**f**) views. See Chapter 2 for abbreviations.

*Sobrarbesiren*. By contrast, the protosirenid lateral iliac spine rises gradually from the iliac surface and lacks a flattened dorsal surface, at least in *P. fraasi* and *P. smithae*. This structure is broken in *P. sattaensis*. *Protosiren fraasi* has a lateral iliac spine that begins just anterior to the acetabulum, whereas it begins in the middle of the iliac ramus in *P. smithae*, *P. sattaensis* and *Sobrarbesiren* (**Fig. 5.40, b-e**). The lateral spine is absent in Eocene dugongids (e.g., Zalmout and Gingerich, 2012, figure 77).

Another autapomorphic feature of the *Sobrarbesiren* ilia is the presence of a posterior iliac spine (**Fig. 5.37, b: pilsp**; Díaz-Berenguer et al., 2018a). This spine probably corresponds to the sacral tuber in Getty and Sisson (1975), or “epine iliaque dorso-caudal” in Barone (1976), a structure related to the sacral articulation present in extant mammals such as horses, pigs and dogs (Getty and Sisson, 1975), proboscideans (Shil et al., 2013) or humans (Barone, 1976). In pigs and dogs, the sacral tuber articulates directly with the sacrum and it is divided into two eminences in the latter, and in horses, it is the dorsal-most part of the skeleton and does not make contact with the sacrum (Getty and Sisson, 1975). This structure thus shows great morphological variability. However, the sacral tuber is the attachment area of some accessory ligaments to the sacroiliac articular surface, though not directly connected with this surface; examples include the dorsal sacroiliac ligament that joins the sacral tuber to the top of the sacral spines (Getty and Sisson, 1975). Therefore, although the exact role of the posterior iliac spine in *Sobrarbesiren* is not clear, its presence reinforces the idea of a strong connection between the innominates and the sacrum of this stem sirenian. The posterior iliac spine is absent in all other sirenians.

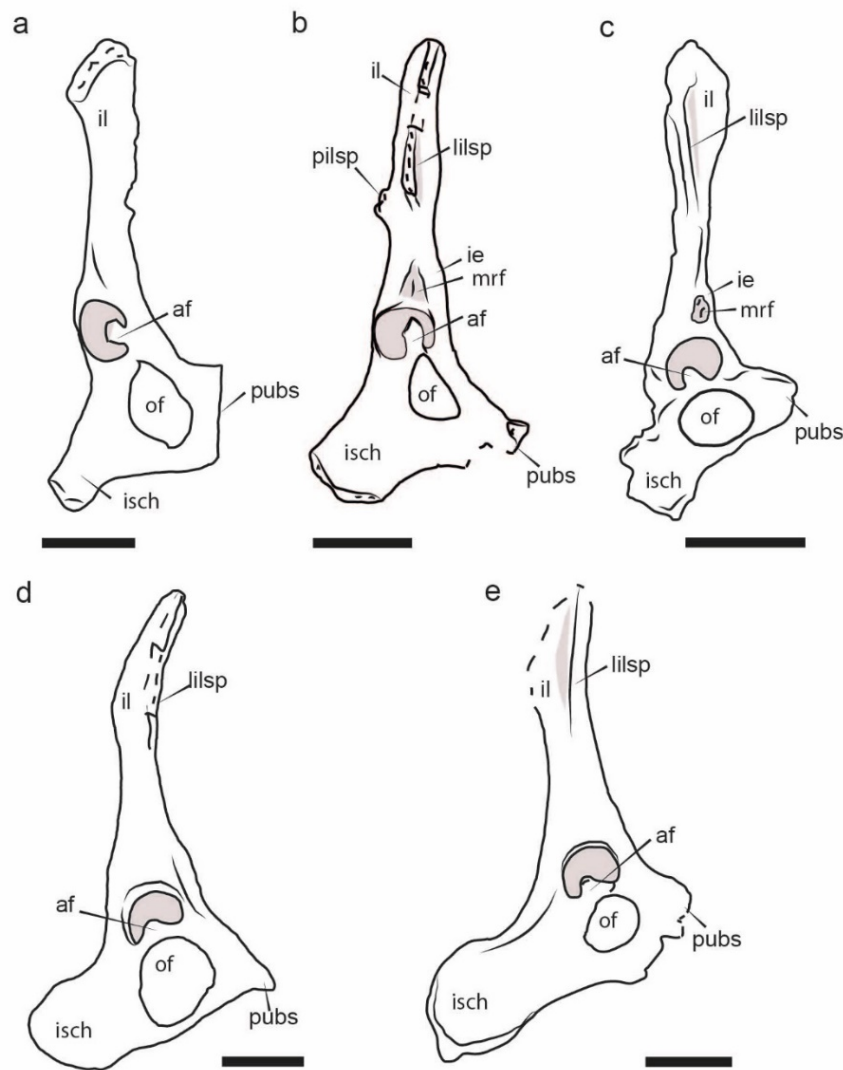
The sacroiliac articular surface of the Eocene sirenian innominates is reduced in the process of adaptation to aquatic life, as is the number of sacral vertebrae. *Sobrarbesiren* has a large and rugose sacroiliac articular surface, and the distance between this surface and the obturator foramen is similar to that in *Pezosiren* (Díaz-Berenguer et al., 2018a). The amphibious “prorastomid” *Pezosiren* has a sacroiliac joint similar to that of terrestrial mammals (Domning, 2001b), but it lacks a posterior iliac spine like that in *Sobrarbesiren*. Instead, the medial side of

the *Pezosiren* ilium bends and expands mediolaterally at the level of the base of the sacroiliac articular surface and continues to the anterior edge of the ilium. Protosirenids have already lost the sacroiliac articulations (Gingerich et al., 1995), although the holotype of *Protosiren sattaensis* (**Fig. 5.40, d**) shows a marked expansion of the dorsal margin of the proximal part of the ilium in medial view, and the innominate of *Protosiren smithae* shows a gentle deviation of the dorsal border of the ilium near its distal edge at the level of the beginning of the lateral iliac spine (**Fig. 5.40, e**). These are probably a remainder of the sacroiliac surface observed in the bent ilia of *Pezosiren*. Gingerich et al. (1995) argued that despite the absence of a sacroiliac joint, the *P. sattaensis* ilia were probably connected to the transverse processes of the sacral vertebrae via ligaments attached to the rugose surface of the anterior edge of the ilium. This rugose surface is also present in the *Sobrarbesiren* ilia, so there is an extra connection between the ilia and the sacral vertebrae in addition to the sacroiliac joint in the Spanish taxon. Eocene dugongids lack well-developed sacroiliac articular surfaces, with the exception of the late Eocene Egyptian taxon *Eotheroides clavigerum*, which has a concave and rugose sacroiliac articular surface, indicating a robust attachment between the ilia and the sacral vertebra through ligaments and cartilage (Zalmout and Gingerich, 2012).

The *Sobrarbesiren* innominates preserve the iliopectineal eminence on the ventral surface of the bone, just anterior to the acetabulum (**Fig. 5.37, b: ie**). Abel (1904, plate 7, figure 1) describes the iliopectineal eminence (or “tuberculum iliopectinum”) on the innominate of *Protosiren fraasi*. It is more pronounced and pointed in *P. fraasi* than in *Sobrarbesiren* (**Fig. 5.40, b-c**). *Protosiren sattaensis* shows a distinct gentle bulge on the ventral side of the innominate, just anterior to the acetabulum, which is probably a reduced iliopectineal eminence, but it lacks rugosities for muscle insertion or a lateral projection (**Fig. 5.40, d**). The iliopectineal eminence is not present on the innominate of any other sirenian, including the Eocene quadrupedal *Pezosiren* and *Protosiren smithae*. It is also present in fossil and extant proboscideans (Andrews, 1906; Smuts and Bezuidenhout, 1994).

The subtriangular roughened area for the attachment of the *m. rectus femoris* observed in the *Sobrarbesiren* innominate bones, especially in the specimen MPZ 2017/48, is also present in the protosirenid *Protosiren fraasi* and *Protosiren smithae* (**Fig. 5.40, c, d**). However, its presence or absence in the innominates of *Pezosiren* is not clear. Andrews (1906) described the presence of a roughened area for the attachment of the *rectus femoris* muscle on the innominate of the Eocene dugongid *Eosiren libyca*, but it has not been possible to confirm its presence, on account of the preservation of the specimen. This area is also present in extant proboscideans (Smuts and Bezuidenhout, 1994).

With respect to the acetabulum, *Sobrarbesiren* has a very deep acetabulum that is rounded in shape and with a horizontal acetabular surface similar to the *Pezosiren* acetabulum. However, its lip is very high in its anterior part and low in the dorsal and ventral parts, as in *Protosiren fraasi* (Hautier et al., 2014), whereas it maintains the same height throughout its perimeter in *Pezosiren*. As a result of this acetabulum morphology with its elevated lip, *Sobrarbesiren* would



**Figure 5.40.** Comparative interpretative sketches of different Eocene sirenian innominate bones. **a**, *Pezosiren portelli* right innominate bone (USNM 517464). **b**, *Sobrarbesiren cardieli* left innominate bone (MPZ 2017/47, inverted). **c**, *Protosiren fraasi* (from Abel (1904, table 7, figure 1). **d**, *Protosiren sattaensis* right innominate bone (cast GSP-UM 3001). **e**, *Protosiren smithae* right innominate bone (cast USNM 94810 (CGM 42292)) (taken from Díaz-Berenguer et al., 2019). Dashed lines represent broken areas. For anatomical abbreviations see Chapter 2. **a**, **b**, **d** and **e** have been studied at first hand. Scale bar 5 cm.

have had the proportionally deepest acetabulum of all basal sirenians. Protosirenids also show a higher acetabular lip in their anterior part, but the acetabulum is shallower (ratio between the acetabulum depth and the acetabulum diameter is 0.37 in *P. fraasi* (measurements in Abel 1904), 0.36 in *P. smithae* and *P. sattaensis*, 0.60 in *Pezosiren* and 0.65 in *Sobrarbesiren*) and exhibits a crescent-shaped morphology with its longer axis directed anteroventrally-posterodorsally, except in *P. fraasi*, which also has a rounded acetabulum. *P. sattaensis* shows the most opened acetabular notch, with a ratio of “acetabular notch width to acetabulum diameter” of 0.68. In *P. fraasi* and *P. smithae* the ratio is 0.54, as in *Sobrarbesiren*. Nevertheless, the *Sobrarbesiren* acetabular fossa is larger than that of protosirenids and occupies almost the

whole anteroposterior diameter of the acetabulum. Among protosirenids, *P. fraasi* shows the largest acetabular fossa. The acetabular notch separating the ends of the lunate surface within the acetabulum thus tends to be more opened, and the acetabular fossa is less clearly defined and anteroposteriorly lower, a condition consistent with the loss of the fovea capitis observed in protosirenid femora (see below for comparison of femora). Further, the acetabular surface is angled towards the obturator foramen in protosirenids. All these features are also observed in Eocene dugongid innominates, which show a crescent-shaped acetabulum with a higher anterior part of the lip, a shallow acetabulum, an acetabular fossa that is barely marked or is lost, and an acetabular surface that is almost vertical in lateromedial direction. The latter feature is especially marked in the late Eocene Hungarian innominate MÁFI V.15366, belonging to *Sirenavus* sp.

One of the structures that undergo the greatest changes in the process of reduction of the innominates is the obturator foramen. Other marine mammals that also modify the pelvis, such as cetaceans or pinnipeds, show a tendency to enlarge the obturator foramen, at least in the basal taxa (Bebej et al., 2015; Berta and Ray, 1990; Uhen, 2014). In contrast, sirenians reduce this foramen to the point of disappearance. *Pezosiren* has an obturator foramen whose greatest diameter is directed anterodorsally-posteroventrally (**Fig. 5.40, a**), as in many terrestrial mammals, such as deer, goats, rhinoceroses, horses, buffaloes and pigs (Pales and Lambert, 1971). The teardrop-shaped morphology of the large *Sobrarbesiren* obturator foramen is similar to that of *Pezosiren*, but proportionally reduced in size (**Fig. 5.40, a-b**). In addition, in *Sobrarbesiren* the pointed anterior margin of the obturator foramen and the presence of the obturator groove provide evidence that the obturator nerve and vessels are still present in this taxon. Protosirenids show a different morphology. The maximum diameter of the obturator foramen is directed dorsoventrally as a horizontal oval in *Protosiren fraasi*; it is anteroposteriorly directed in *P. sattaensis* and anteroventrally-posterodorsally in *P. smithae* (**Fig. 5.40, c-e**). The *Sobrarbesiren* obturator foramen is proportionally smaller than that of *P. fraasi* and *P. sattaensis*, and bigger than that of *P. smithae* (**Fig. 5.40, b-e; Table 5.13**). In the innominates of the Eocene dugongids, the obturator foramen is reduced to a tiny hole.

The innominate of *Pezosiren* has narrow ischia. This bone tends to expand dorsoventrally in protosirenids (Zalmout and Gingerich, 2012). *Sobrarbesiren* also has an expanded ischium, but its general morphology resembles that of *P. fraasi*, with a straight distal border, unlike the rounded ischium edge of *P. smithae* and *P. sattaensis* (**Fig. 5.40, d-e**). The ischia of the Eocene dugongids are more elongate and narrower.

Gingerich et al. (1995) highlight differences in the width of the pubic ramus behind the obturator foramen in the *Protosiren* spp. The pubic ramus is very thin in *Protosiren sattaensis* and *Protosiren fraasi* and much broader and more robust in *Protosiren smithae* (**Fig. 5.40, c-e**). The *Sobrarbesiren* pubic ramus is even broader than that of *P. smithae*, but the pubic ramus in front of the foramen is more gracile in the Spanish taxon (**Fig. 5.40, b**). The posterior pubic

**Table 5.13.** Measurements (in millimeters) of the innominate bones of *Sobrarbesiren cardieli*. (-) Not measurable. \*Erroneously considered the minimum mediolateral thickness in Díaz-Berenguer et al. (2019).

	Measurements	MPZ 2017/47	MPZ 2017/48	MPZ 2017/49	MPZ 2017/50
1	Total length	240	212	59	49
2	Ilium length from the center of acetabulum to proximal end	147	121	-	-
3	Ilium dorsoventral diameter at midshaft	23	23	-	-
4	Ilium mediolateral diameter at midshaft	25	29	-	-
5	Ilium circumference at midshaft	76	87	-	-
6	Symphysis length	35	-	-	-
7	Pubic line length from center acetabulum to pubic symphysis	78	-	-	-
8	Pubic ramus thickness in front of the obturator foramen	12	13	-	-
9	Pubic ramus thickness behind the obturator foramen	24	21	-	-
10	Acetabulum diameter	32	28	-	-
11	Acetabulum external diameter	32	31	-	-
12	Acetabulum depth	21	14	11	-
13	Obturator foramen length	34	35	-	-
14	Obturator foramen height	21	23	-	-
15	Ischium length from center of the acetabulum to distal end	94	91	59	49
16	Ischial ramus thickness dorsoventrally	23	48	21	16
17	Ischial ramus thickness mediolaterally	12	11	9	6
18	Maximum dorsoventral length of the distal end of the ischium	45	-	26	32
19	Maximum mediolateral thickness of the distal end of the ischium	18*	-	7	5
20	Distance between the inner posterior edge of the obturator foramen and the ischial tuberosity	56	52	37	26
21	Length of the sacral articulation surface with the sacrum (anteroposterior length of the oval articulation)	69	68	-	-
22	Height of the sacral articulation surface with the sacrum (dorsoventral height of the oval articulation)	23	29	-	-
23	Maximum height of the proximal end of the ilium dorsoventrally	31	29	-	-
24	Maximum width of the proximal end of the ilium mediolaterally	34	35	-	-

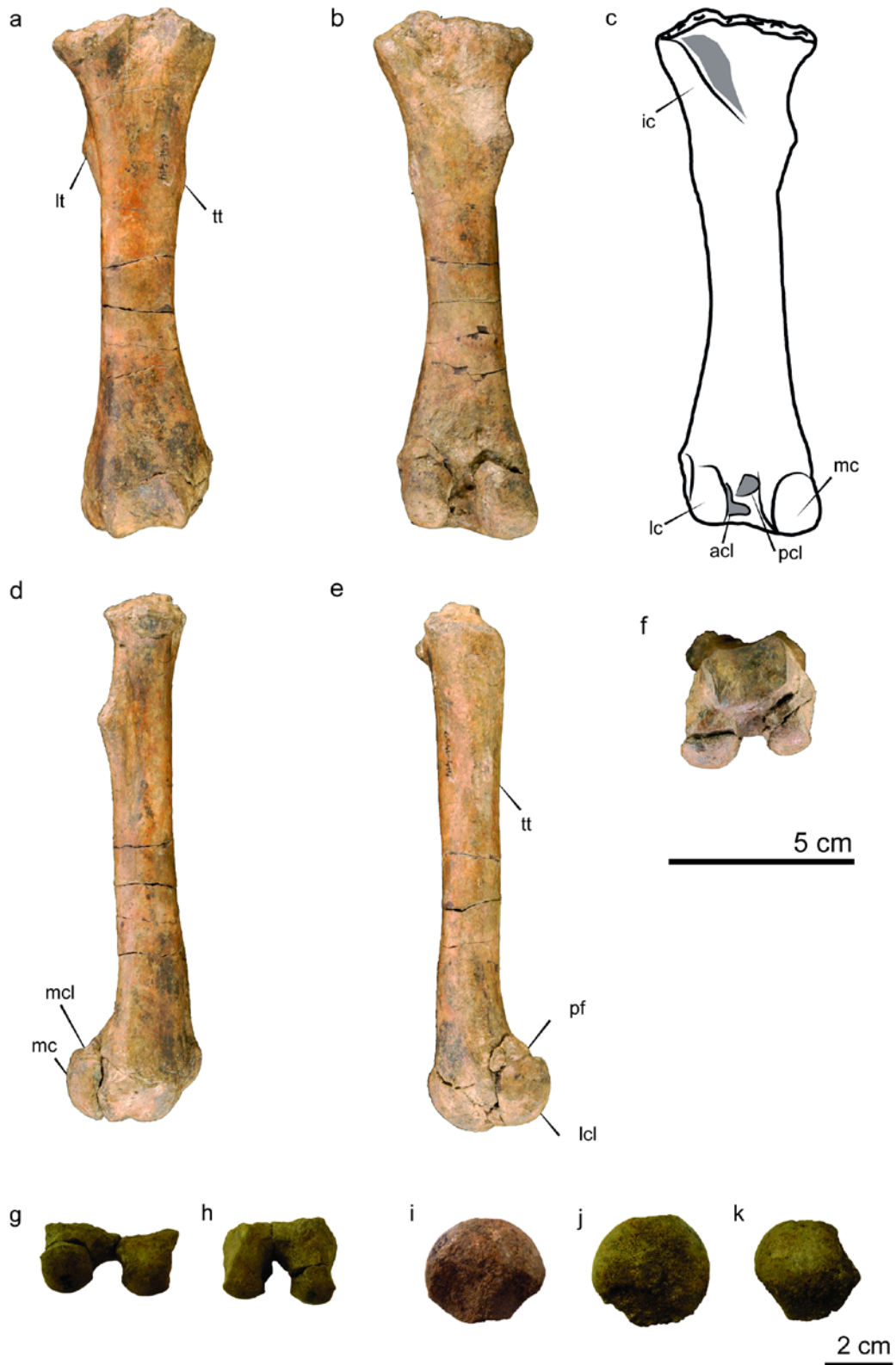
ramus is also wider than the anterior one in Eocene dugongids such as *Eotheroides* spp. and “*Halitherium*” *taulannense*, in spite of their greatly reduced obturator foramen. The *Sobrarbesiren* pubic bone is dorsoventrally expanded and elongated in the space where the two pubic rami contact, more so than in *Pezosiren* and in the *Protosiren* spp. The *Sobrarbesiren* pubic symphysis is long and rugose, as expected for a symphyseal fibrocartilage attachment. The *Sobrarbesiren* innominates would probably thus have been strongly connected to one another, and probably also in *P. fraasi* and *P. smithae*. By contrast, the end of the pubic bone is pointed in *P. sattaensis* and there is no pubic symphysis, indicating that the connection between the two innominates would have been weak (Gingerich et al., 1995).

The *Sobrarbesiren cardieli* innominates are very primitive compared with those of Eocene dugongids. The innominates of *Sobrarbesiren* differ from the latter mainly in having a well-developed and deep acetabulum, a large obturator foramen and an elongate pubic symphysis.

**Femora.** The most complete femur (MPZ 2017/53; **Fig. 5.41, a-f**) corresponds to a subadult-young adult individual (**Ch. 217 (0)** of Vélez-Juarbe and Wood (2019)). It lacks the proximal epiphysis, which was not fused, and the distal epiphyseal suture is still conspicuous. MPZ 2017/55 (**Fig. 5.41, i-k**) and MPZ 2018/520 (**Fig. 5.41, g-h**) are an isolated femoral head and a distal epiphysis, respectively. MPZ 2017/54 is a femur of an infantile (**Fig. 5.39, c-f**).

MPZ 2017/53. This robust femur has a total length of 134 mm (**Table 5.14**). The lesser trochanter (**Fig. 5.41: lt**), for the insertion of the *iliopsoas* muscle, is prominent, flange-like, pointed and directed posteromedially. Parallel and anterior to this trochanter, and in medial view, there is a deep elongated furrow (25 mm long) that extends to the midshaft. A rudimentary third trochanter (**Fig. 5.41: tt**) is present (**Ch. 218 (0)** of Vélez-Juarbe and Wood (2019)) for the insertion of the *gluteus superficialis* muscle, according to Getty and Sisson (1975), or the *gluteus medius* muscle, according to Murie and Mivart (1865). It is a swelling 10 mm long on the lateral surface of the shaft and is situated slightly below the level of the lesser trochanter. A protuberant intertrochanteric crest (**Fig. 5.41: ic**) encloses a deep trochanteric fossa. The shaft is straight and slightly flattened anteroposteriorly. Its cross section is subrectangular at midshaft and expands towards the distal end. In lateral view, a very low lateral keel is present just below the midshaft, which could correspond to the insertion for the *m. adductor magnus* (sensu Bebej et al., 2012). The distal part of the shaft bulges anteriorly slightly and shows a torsion of 14° directed medially with respect to the frontal plane of the proximal shaft. The patellar surface is angled toward the lateral condyle. It is 20 mm wide and covers the anterior and distal portion of the epiphysis. The lateral epicondyle (**Fig. 5.41: lc**) is slightly projecting laterally. It has one small rounded fossa, probably for the insertion of the lateral collateral ligament, and underneath, which there is an elongated fossa following the distal border of the epicondyle, probably the popliteal fossa for the *popliteus* muscle (**Fig. 5.41: pf**). The medial epicondyle has a suboval fossa (9 mm in width), probably for the insertion of the medial collateral ligament (**Fig. 5.41: mcl**). The ventral surface of the trochlea





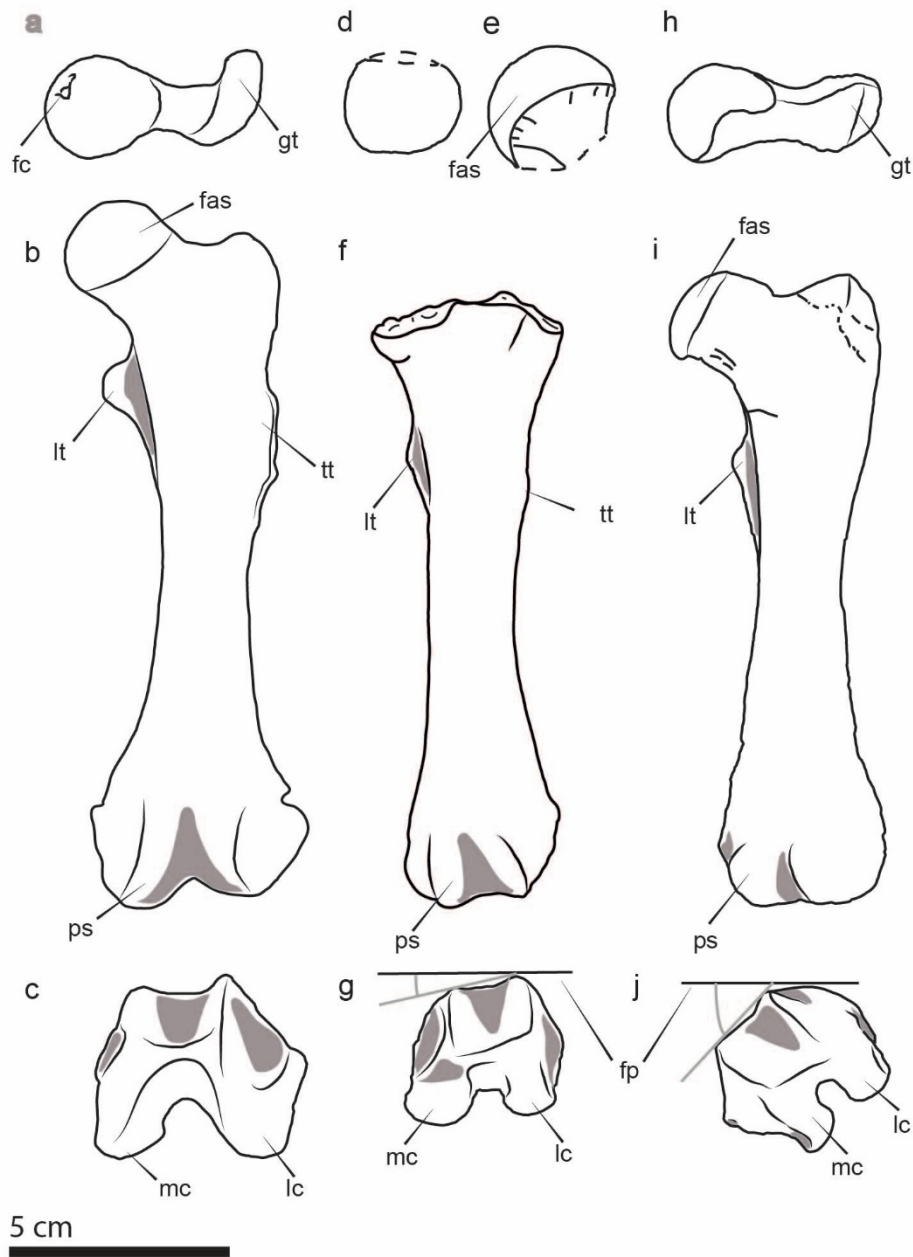
**Figure 5.41.** Femora of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-f**, MPZ 2017/53, left femur in anterior (**a**), posterior (**b**), medial (**d**), lateral (**e**) and distal (**f**) views (**c** as interpretative sketch of the posterior view). **g-h**, MPZ 2018/520, distal epiphysis of a right femur in posterior (**g**) and distal (**h**) views. **i-k**, MPZ 2017/55, femoral head in anterior? (**i**), proximal (**j**) and ?medial (**k**) views (taken from Díaz-Berenguer et al., 2019). See Chapter 2 for abbreviations.

**Table 5.14.** Measurements (in millimeters) of the femora of *Sobrarbesiren cardieli*. (-) Not measurable.

	MPZ 2017/53	MPZ 2017/55	MPZ 2018/520	MPZ 2017/54	
1	Greatest length	134	-	-	61
2	Total length from the femoral head	-	-	-	-
3	Head height	-	23	-	-
4	Head length anteroposteriorly	-	20	-	-
5	Head with mediolaterally	-	27	-	-
6	Greatest proximal width	42	-	-	-
7	Length of the femoral body	134	-	-	61
8	Width across the second trochanter	27	-	-	13
9	Minimum width of the diaphysis	19	-	-	10
10	Minimum circumference of the diaphysis	59	-	-	31
11	Minimum width of the distal end	30	-	24	-
12	Greatest width of the distal end	33	-	32	18
13	Width between the external ends of the distal lateral condyles	22	-	18	-
14	Internal distance between the lateral condyles	9	-	7	-

is inclined 12 degrees with respect to the shaft axis. The condyles are well developed. The medial femoral condyle is larger (18 mm in proximo-distal height x 14 mm in medio-lateral width) than the lateral condyle (17 mm in proximo-distal height x 11 mm in medio-lateral width) and extends further posteriorly. The articular surfaces of the condyles are convex to flat and face posteriorly relative to the femoral shaft. The intercondyloid fossa is deep (13 mm, measured from the posterior end of the patellar trochlea to the posterior surface of the condyles) and has two deep oval depressions. The larger depression takes up the medial part of the lateral condyle. This structure is interpreted as the insertion of the anterior cruciate ligament (**Fig. 5.41: acl**), which attaches to the medial surface of the lateral femoral condyle and inserts on the intercondylar eminence of the tibia. The smaller depression is situated in the upper part of the fossa, close to the lateral side of the medial condyle, coinciding with the expected insertion point of the posterior cruciate ligament (**Fig. 5.41: pcl**), which is attached to an eminence at the popliteal notch of the tibia and ends in the anterior part of the intercondyloid fossa of the femur.

MPZ 2018/520. This specimen is identified as a right distal epiphysis because of the size of the condyles (**Fig. 5.41: g-h; Table 5.14**). The medial condyle (17 mm in proximo-distal height x 11 mm in medio-lateral width) is larger than the lateral (14 mm in proximo-distal height x 11 mm in medio-lateral width) and extends further posteriorly, as in MPZ 2017/53.



**Figure 5.42.** Comparative interpretative sketches of the different Eocene sirenian femora. **a-c**, *Pezosiren portelli*: left femur (USNM 517465) in proximal (**a**) anterior (**b**) and distal (**c**) views. **d-g**, *Sobrarbesiren cardieli*: femoral head (MPZ 2017/55) in proximal (**d**) and medial? (**e**) views, and left femur (MPZ 2017/53) in anterior (**f**) and distal (**g**) views. **h-j**, *Protosiren smithae*: right femur (cast USNM 94810 (CGM 42292) inverted) in proximal (**h**), anterior (**i**) and distal (**j**) views (taken from Díaz-Berenguer et al., 2019). Dashed lines represent broken areas. For anatomical abbreviations see Chapter 2. Abbreviations: **fp**, frontal plane of proximal edge of femur.

The dorsal surface of the bone is rugose, and its profile is consistent with the conspicuous fusion line observed in MPZ 2017/53. Its general morphology is like that of MPZ 2017/53 but MPZ 2018/520 is smaller, and the muscle scars on the medial and lateral epicondyles,

though present, are less marked, in accordance with what would be expected for an individual younger than MPZ 2017/53.

MPZ 2017/55. This specimen is an isolated femoral head (**Fig. 5.42, i-k**). The articular surface of the head is symmetrical and rounded. It is 9 mm in height (**Table 5.14**). This femoral head is the right size to articulate with the acetabulum of the innominate MPZ 2017/47 and MPZ 2017/48 described above. The presence of a *fovea capitis* is not clear, because the area where it would be located has been eroded by plants, hampering its identification. Nevertheless, the large and strongly marked acetabular surface of the innominate indicates that the round ligament anchoring the femoral head in the acetabulum was probably present.

**Juvenile femur.** MPZ 2017/54 lacks the epiphyses, not fused, and it is assigned to a juvenile individual (**Fig. 5.39, c-f**). Its general morphology is like that of MPZ 2017/53, but the femoral structures are less developed. The lesser and third trochanters are present but less pronounced than in mature individuals. The intertrochanteric crest is very low and the intertrochanteric fossa very shallow. The outline of the femur proximal and distal edges are v-shaped and the surface for the fusion of the epiphyses are smooth. The distal shaft shows a torsion of 27 degrees with respect to the proximal shaft.

**Comparisons.** The *Sobrarbesiren* hind limbs are reduced in size compared to their forelimbs. The ratio between the total length of the humerus and the length of the femoral body is 0,84 in *Pezosiren*, 1,42-1,5 in *Sobrarbesiren* and 1,33 in *Protosiren smithae*, evidencing a reduction of the femur size in the non-prorastomid basal sirenians. Nevertheless, the *Sobrarbesiren* and the *Pezosiren* specimens were recovered as isolated fossils from different individuals (Domning, 2001b; Díaz-Berenguer et al., 2018a). Besides, the humeri of *Sobrarbesiren* (MPZ 2017/44 and MPZ 2017/45) have their epiphysis fused, meanwhile the femur lacks the proximal epiphysis and the suture line of the distal epiphyses is still visible, thus, they pertain to individuals in different ontogenetic stages. So, this ratio must be considered with caution. The general morphology of the *Sobrarbesiren* femora resembles that of basal sirenians, such as the “prorastomid” *Pezosiren portelli* and the protosirenid *Protosiren smithae*, in having a pronounced lesser trochanter, a prominent intertrochanteric crest, a deep trochanteric fossa, a distal epiphysis with robust condyles and a wide patellar surface (**Fig. 5.42**). Nevertheless, there are important differences between the bones of the three taxa. The isolated femoral head MPZ 2017/55 of *Sobrarbesiren* is hemispherical (**Fig. 5.42, d-e**), with an articular surface 12 mm in proximodistal height. The *Pezosiren portelli* femur (USNM 517465; **Fig. 5.42, a-c**) has a spherical femoral head and the articular surface is taller proximodistally than in the Spanish taxon. By contrast, the holotype femur (cast, USNM 94810) of *Protosiren smithae* has an asymmetrical head that narrows towards the notch between the head and the greater trochanter (**Fig. 5.42, h-i**). It is very flattened and has a proportionally smaller (5 mm in height) articular surface. When observed in anterior view, this articular surface is limited to the more medio-dorsal part of the head, but in posterior



**Figure 5.43.** Patellae of *Sobrarbesiren cardeli*. **a-c**, MPZ 2017/51, patella in anterior (**a**), lateral (**b**) and posterior (**c**) views. **d-f**, MPZ 2017/52, patella in anterior (**d**), lateral (**e**) and posterior (**f**) views (taken from Díaz-Berenguer et al., 2019). See Chapter 2 for abbreviations.

view, the articular surface occupies almost the entire surface from the notch that separates it from the greater trochanter to the medial border of the head. It is clearly displaced medially and posteroproximally in comparison with the dorsomedially directed femoral head of *Pezosiren*. The *Pezosiren* femoral head preserves the fovea capitis, as is the case in many terrestrial mammals, and is separated from the shaft by a prominent neck, whereas the *P. smithae* femur lacks the fovea capitis and has a short neck. Furthermore, the femoral head extends proximal to the greater trochanter in *Pezosiren* and it is at the same level as the trochanter in *P. smithae* (**Fig. 5.42, a-b, h-i**). According to Gingerich et al. (1997), the general morphology of the femur of the protosirenid *Protosiren sattaensis* is similar to that of *P. smithae*, apart from its more slender and longer diaphysis. This taxon also has a femoral head positioned above the greater trochanter, although in this case it is because the trochanter is reduced and the notch between the femoral head and the trochanter is very low (Gingerich et al., 1997, figure 13B), as in the femora of Eocene dugongids. This feature is unknown in *Sobrarbesiren*. The lesser trochanter of *Sobrarbesiren* is of the same size as that of *P. smithae*, but it is more pointed (**Fig. 5.42, f, i: lt**). Both are relatively smaller than the enlarged sheet of bone that forms the lesser trochanter in the femur of *Pezosiren* (**Fig. 5.42, b: lt**). The lesser trochanter of *P. sattaensis* is broken but present (Gingerich et al., 1997, figure 13B). The third trochanter is a small protuberance in *Sobrarbesiren* (**Fig. 5.42, f: tt**), very reduced compared with the sheet-like laterally expanded third trochanter of *Pezosiren* (**Fig. 5.42, b: tt**). It is absent in the *Protosiren* spp. (**Fig. 5.42, i**; Domning and Gingerich, 1994; Gingerich et al.,

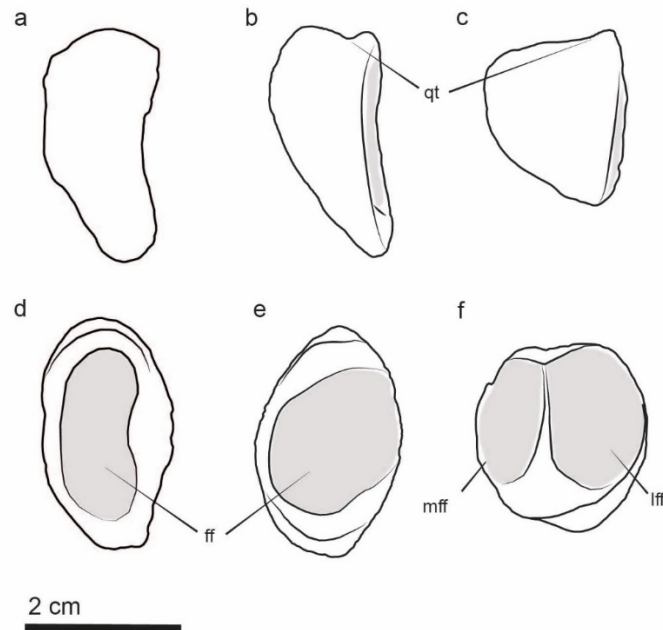
1997). The intertrochanteric crest is low in *Sobrarbesiren* and *P. smithae* and is prominent in *Pezosiren*. The trochanteric fossa is significantly shorter and deeper in *Pezosiren* than in the other basal sirenians.

In *Sobrarbesiren*, the midshaft of the **femora** is rounded and narrow at the level of the lesser trochanter like that of *Pezosiren* and maintains a constant diameter as far as its distal edge, where it broadens. The shaft of *P. smithae* has an hourglass-like general morphology in anterior view and is broad and anteroposteriorly very flattened at the level of the lesser trochanter, narrows just in the midshaft, and broadens again toward the distal edge. The femoral shaft of *Sobrarbesiren* shows a medial torsion of the distal end of 14° with respect to the frontal plane of the proximal edge. This torsion is more pronounced (50°) in the femur of *P. smithae* (**Fig. 5.42, g, j**) and seems also to be present in the *P. sattaensis* femora (Gingerich et al., 1997, figure 13 B). However, *Pezosiren* has a straight femoral shaft (**Fig 5.42, c, g, j**).

Although the patellar trochlea and condyles are well developed in the *Sobrarbesiren* and *P. smithae* femora, there is a clear decrease in the size of the distal epiphysis compared with the proximal one (**Table 5.14**). By contrast, the proximal and distal extremities are of approximately the same size in *Pezosiren* (**Fig. 5.42, a-c**). In addition, there are some differences with respect to the femur distal extremity of the non-prorastomid taxa. The width of the distal end is proportionally greater in *P. smithae* (length of the femoral body: 139 mm; greatest width of the distal end: 42 mm) than in *Sobrarbesiren* because of the presence of a very pronounced medial epicondyle that projects posteromedially in *P. smithae*, which is scarcely marked in *Sobrarbesiren* (**Fig. 5.42, g, j; mc**). Moreover, the patellar trochlea of *P. smithae* significantly protrudes anteriorly in lateral view in comparison with the trochleae of the other quadrupedal sirenians. The internal distance between the condyles (the width of the intercondyloid fossa) is proportionally greater in *Pezosiren* (the ratio between the width of the intercondyloid fossa and the length of the femoral body is 0.11) than in *Sobrarbesiren* (0.06) and slightly smaller in *P. smithae* (0.05) (**Table 5.14**). The medial condyle is larger than the lateral one in the femur of *Sobrarbesiren* (**Fig. 5.42, g**) as in extant proboscideans (Weissengruber et al., 2006). Both condyles are similar in size in the *Pezosiren* femur. In the *P. smithae* femur the lateral condyle is the largest one.

The femur of *Sobrarbesiren* is very different from the reduced femora of the Eocene dugongids (e.g., Zalmout and Gingerich, 2012, figure 64). It differs in having a well-developed head, a prominent lesser trochanter, a third trochanter and an intertrochanteric crest, a deep trochanteric fossa and a still functional distal extremity.

**Patellae.** Two patellae (MPZ 2017/51 and MPZ 2017/52) are preserved (**Fig. 5.43; Table 5.15**). They are large and pointed-oval to teardrop-shaped in anterior view. The proximal edge (or patellar base) is higher anteroposteriorly than the distal edge, making the bone wedge-shaped in lateral view. In both patellae, the base has a deep furrow parallel to the posterior border, probably for the attachment of the quadriceps tendon (**Fig. 5.43: qt**).



**Figure 5.44.** Comparative interpretative sketches of the Eocene sirenian patellae. **a** and **d**: *Pezosiren portelli* patella DPD UNNUM in lateral (**a**) and posterior (**d**) views. **b** and **e**: *Sobrarbesiren cardieli* patella MPZ 2017/52 in lateral (**b**) and posterior (**e**) views. **c** and **f**: *Protosiren smithae* patella cast USNM 94810 (CGM 42292) in lateral (**c**) and posterior (**f**) views (taken from Díaz-Berenguer et al., 2019). For anatomical abbreviations see Chapert 2

The apex is thin and rounded. There is a horizontal notch in the apex, interpreted as an insertion area for patellar ligaments that connect the patella with the tibial tuberosity. The posterior (femoral) side is gently concave, with a single femoral facet (**Fig. 5.43, c, f: ff**). There is a narrow furrow on this side, which surrounds the distal border, probably for the attachment of the articular cartilage. Although the two patellae are similar in shape, they show some differences. MPZ 2017/52 is larger than MPZ 2017/51 (**Table 5.15**), and the perimeter of the femoral facet is better marked and slightly protuberant in this patella. Its articular surface is oval, with the larger axis directed diagonally (20 mm in height x 15 mm in width) and occupies almost the whole posterior side of the patella. By contrast, this facet is proportionally smaller (14 mm in height x 13 mm in width) and rounded and positioned more dorsally in MPZ 2017/51. These differences are interpreted as the result of ontogenetic variability; the smaller patella, MPZ 2017/51 (**Fig. 5.43, a-c**), is assigned to a younger individual, with scars for the attachment of the articular cartilage and the femoral facet less marked.

**Comparisons.** The patellae are known in the three quadrupedal sirenians under consideration (**Fig. 5.44**). The general morphology of the *Sobrarbesiren* patella MPZ 2017/52 is similar to DPD UNNUM of the Jamaican taxon *Pezosiren portelli*. Both bones are teardrop-shaped in anterior view and have a concave posterior side in lateral view (**Fig. 5.44, a, d and**



**b, e**). Nevertheless, the patella of *Pezosiren* is trapezoidal in lateral outline, with a thicker and more rounded apex than that of *Sobrarbesiren*. In *Pezosiren*, the femoral facet is elongated, covering the entire length of the posterior side, and very concave, which is different from the more rounded and flattened femoral facets of *Sobrarbesiren* and *Protosiren smithae* (**Fig.**

**Table 5.15.** Measurements (in millimeters) of the patellae of *Sobrarbesiren cardieli*.

	MPZ 2017/51	MPZ 2017/52
1 Total length	25	29
2 Maximum height anteroposteriorly	14	13
3 Maximum width mediolaterally	14	18

**5.44, d-f**). The *Sobrarbesiren* and *Pezosiren* patellae are very different from the holotype patella CGM 42292 (cast, USNM 94810) of *P. smithae*. This patella is rounded in outline (**Fig. 5.44, c, f**), with its total length equal to its maximum width, and its posterior side is slightly convex in lateral view. Further, the articular surface of the *P. smithae* patella is divided into two clearly discernible femoral facets, one bigger than the other, separated by a low ridge (**Fig. 5.44, f: mff, lff**), whereas there is a single femoral facet in *Sobrarbesiren* and *Pezosiren* (**Fig. 5.44, d, e: ff**). In addition, *Sobrarbesiren* has a dorsal furrow for the attachment of the quadriceps tendon, which is absent in *Pezosiren*. *P. smithae* shows a dorsal flange, but not a furrow, probably also related to the quadriceps tendon (**Fig. 5.44, b, c: qt**). The patella of proboscideans is elongated more similar to that of *Sobrarbesiren* and *Pezosiren* than to *P. smithae*, but it is divided in two femoral facets by a median ridge as in *P. smithae* (Smuts and Bezuidenhout, 1994; Shil et al., 2013). The dorsal furrow for the attachment of the quadriceps tendon is absent in extant proboscideans as in the *Pezosiren* patella (Smuts and Bezuidenhout, 1994).

**Fibula.** MPZ 2017/56 is a left fibula that lacks the epiphyses (**Fig. 5.45, a-e**), and MPZ 2018/521 is the proximal diaphyseal fragment of a right fibula that also lacks the epiphysis (**Fig. 5.45, f-i**). MPZ 2017/56 is a slender bone and has a total length of 65 mm (**Table 5.16**). The proximal surface is rugose for the fusion of the proximal epiphysis, and although slightly broken, it preserves a subrectangular shape. The proximal edge shows a small blunt protuberance on the medial side, followed by a shallow depression located towards the posterior side. This depression is limited by a posterolaterally projected crest, which disappears gradually towards the midshaft. The lateral side has a low ridge, which is more developed in MPZ 2018/521. The fibular shaft is arched in anterior view (**Fig. 5.45, a**). The proximal midshaft is broad and lateromedially flattened. It gets narrower towards the distal midshaft, which is anterolaterally rotated with respect to the sagittal plane of the proximal midshaft. In addition, the distal midshaft is triangular in cross-section, with the long side flattened. In posterior view, the distal edge of the fibula broadens slightly and has an elongated shallow furrow bordered by a prominent distolateral crest, which is 10 mm and

was interpreted as the *processus lateralis fibulae* in Díaz-Berenguer et al. (2018a) (**Fig. 5.45: plf**). In distal view, the fibula shows a triangular rugose surface anteriorly angled.



**Figure 5.45.** Fibulae of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-e**, MPZ 2017/56, left fibula in anterior (**a**), lateral (**b**) with (**c**) as interpretative sketch, posterior (**d**) and medial (**e**) views. **f-i**, MPZ 2018/521, the proximal diaphysis fragment of a right fibula in anterior (**f**), lateral (**g**), posterior (**h**) and medial (**i**) views (taken from Díaz-Berenguer et al., 2019).

**Comparisons.** The fibulae described in *Sobrarbesiren* (MPZ 2017/56, MPZ 2018/521) are the oldest sirenian fibulae known (Díaz-Berenguer et al., 2018a). Domning and Gingerich (1994: figure 11G) figured the fibula of the protosirenid *Protosiren smithae* from the Bartonian- Priabonian of Egypt, but no other fibulae are known from the sirenian fossil record. The general morphology of both fibulae is similar, although there are differences between them. In the holotype right fibula of *P. smithae* (cast, USNM 94810), the cross-section is rounded throughout the shaft, whereas in the *Sobrarbesiren* fibula MPZ 2017/56 (**Fig. 5.45, a-e**) it is lateromedially flattened in the proximal midshaft and triangular in its distal part. Accordingly, the distal surface of the fibula is rounded in *Protosiren* and triangular in *Sobrarbesiren*, with the medial side flattened. The posterolateral crest present at the proximal end of the *Sobrarbesiren* fibula MPZ 2017/56 is less marked in the *Protosiren* fibula, but the

Egyptian specimen has a low keel along its medial side. However, the *processus lateralis fibulae* described in *Sobrarbesiren* (Díaz-Berenguer et al., 2018a) is absent in *P. smithae*.

**Table 5.16.** Measurements (in millimeters) of the fibulae of *Sobrarbesiren cardieli*. (-) Not measurable.

		MPZ 2017/56	MPZ 2018/521
1	Total fibular length	65	-
2	Width of the proximal end mediolaterally	8	9
3	Length of the proximal end anteroposteriorly	11	11
4	Width at the midshaft mediolaterally	6	-
5	Length at the midshaft anteroposteriorly	8	-
6	Width of the distal end mediolaterally	7	-
7	Length of the distal end anteroposteriorly	9	-

### 5.2.1.3. Intraspecific variations of *Sobrarbesiren cardieli*. Osteological ontogenetic development and sexual dimorphism.

The specimens assigned to *Sobrarbesiren cardieli* do not show strong intraspecific variations, but some differences arise when comparing some of the assigned specimens.

#### Ontogenetic development

The sirenian fossils recovered in the CS-41 fossil site include cranial and postcranial bones of individuals in different ontogenetic stages, from juvenile to young adult individuals. Nevertheless, no associated or articulated elements have been found, and the juvenile skull fragments recovered consists in isolated bones that do not allow to infer different patterns of development. Furthermore, dental elements associated with bones are only recovered in the type skulls. Thus, sound inferences about the ontogenetic development of *Sobrarbesiren* cannot be asserted, but some observations can be made.

#### Cranial skeleton

The holotype skull MPZ 2017/1 is considered an adult individual because the basisphenoid-basioccipital suture is obliterated, but the M<sup>3</sup> is only slightly worn, so, probably represents a young adult. In the MPZ 2017/2 paratype skull on the one hand, the basioccipital is not preserved, but the surface for contact between the basisphenoid and the basioccipital is observable. The M<sup>3</sup> is erupted but not worn. Both are considered features of

subadult individuals (see Chapter 2, Methodology). On the other hand, the posterior border of the zygomatic process is at the level of the M<sup>2</sup> considered a feature of adults. Thus, this skull probably pertained to an individual in the limit between subadult and adult stage. In addition, MPZ 2017/2 is slightly smaller in size than MPZ 2017/1 and CS-41-427 (see **Table 5.1** for measurements). The skull CS-41-427 is larger in size than the other skulls (**Table 5.1**). The criteria based in the fusion of the sutures of the skull are difficult to apply in this case. The only sutures clearly observable are the interparietal suture, which is totally closed, and the interpremaxilla suture, which is totally opened due to taphonomical processes. The interfrontal suture is obscured due to the restoration of the specimen. Criteria based on the dentition can neither be applied. Nevertheless, in the base of the size of the skull, CS-41-427 can be considered a subadult-adult individual.

The three complete to partially complete skulls recovered (MPZ 2017/1, MPZ 2017/2 and CS-41-427) show a different development of the temporal crests. Meanwhile the temporal crests are joined in the MPZ 2017/1 and CS-41-427, they are slightly separated in MPZ 2017/2. Intraspecific variations in the development of the temporal crests have been described in different sirenian taxa as “*Halitherium*” *taulannense*; *Kaupitherium gruelli* *Metaxytherium floridanum* (Domning, 1988; Sagne, 2001a; Voß and Hampe, 2017), and have been sometimes related to different ontogenetic stages (Voß and Hampe, 2017). This could support the hypothesis that the MPZ 2017/2 represents a slightly younger individual than MPZ 2017/1 and probably CS-41-427.

The most abundant sirenian skull element in the CS-41 fossil site is the frontal bone. It is present in the type skulls (MPZ 2017/1 and MPZ 2017/2) and in the partially complete skull CS-41-427. In addition, four immature and complete frontals and several fragments are known. These frontals assigned to juvenile individuals, allow to discern some features of the ontogenetic development of this bone. The left and right frontals CS-41-582 and CS-41-601 have a similar size, meanwhile CS-41-119.E and CS-41-614 are smaller and interpreted as younger individuals (**Fig. 5.5, Table 5.1**). The temporal crests are not present in the juvenile specimens, and the bulge observed in the posterior side of the supraorbital process is incipient in CS-41-582 and CS-41-601, and it is absent in CS-41-119.E and CS-41.614. The specimens CS-41-582 and CS-41-601 show well developed supraorbital processes, meanwhile these processes are very small, almost indistinguishable in dorsal view, in the younger specimens CS-41-119. E and CS-41-614. The lateral side of the frontal is almost straight, without the common lateral deviation of the frontal. In addition, the interfrontal surface is very reduced in size and softer than in the CS-41-582 and CS-41-601 specimens. The surface of contact with the parietals and the concavities of the ventral surface are less marked and more subtle in CS-41-119. E and CS-41-614 than in the other juvenile frontals. They are proportionally shorter anteroposteriorly than other specimens, although very thick. Besides, there is a transverse deep groove between the lateral wall of the frontal and the rest of the bone, which turns medially towards the medial wall of the frontal. Thus, CS-41-119.E and CS-41-614 are interpreted as perinatal specimens.

One of the main differences observed between the subadult frontals and the specimens assigned to juvenile individuals is the absence of the temporal crests in the latter. According to Sagne (2001a), the development of the temporal crests above the frontal and the parietal varies during the growth. Sagne (2001a) studied skulls in different ontogenetic stages of the late Eocene French taxon “*Halitherium*” *taulannense* and concluded the following: the temporal crests are thin and prominent in the frontal and absent in the parietal in the new born skulls, blunt above the frontal and thin in the parietal in older but young specimens, and they are marked both in the frontal and the parietal in older subadult and adult skulls. Thus, at least in “*Halitherium*” *taulannense*, the temporal crests originate in the frontal and further develops into the parietals during ontogeny.

In the skulls assigned to subadult-adult individuals of *Sobrarbesiren*, the temporal crests are present both in the frontal and in the parietal. However, they are absent in the juvenile frontals but present in the parietal bone of the CS-41-21 skullcap. Thus, the ontogenetic development of the temporal crests in *Sobrarbesiren* is different from that of “*Halitherium*” *taulannense*. In addition, Sagne (2001a) proposed that the ontogenetic development of the temporal crest is comparable to the phylogenetical development, being the state of the new-born individuals of “*Halitherium*” similar to the primitive condition in sirenians, and the state in adults similar to the derived condition. The pattern of development of the temporal crests of *Sobrarbesiren* contradicts this hypothesis.

Another intraspecific variation is the presence/absence of emissary foramina. Emissary foramina are only present in the skull roof of the holotype skull MPZ 2017/1 (**Fig. 5.6**). This variation is also observed in the cranial specimens of “*Halitherium*” *taulannense*, *Metaxytherium floridanum* and *Nanosiren garciae* (Domning, 1988 and Domning and Aguilera, 2008), without any ontogenetic or sexual constrain. *Hydrodamalis gigas* and *Dugong dugon* possess an emissary foramen in the parietal bone, meanwhile it is absent in the genus *Trichechus* (Kaiser, 1974). Nevertheless, personal observations on *Trichechus manatus* skulls indicates also a variation in the presence (MNHN 1921-122) and absence (MB.MA. 48858) in this taxon.

### Postcranial skeleton

Domning and Buffrenil (1991) study numerous skeletons of calf and adult individuals of *Trichechus manatus* and propose that the pachyosteosclerosis develops with the ontogeny in extant sirenians. According to these authors, the ribs show a positive allometry in weight meaning that these bones growth disproportionately with respect to the whole skeleton. These differences in weight are mainly due to the development of pachyostosis than to osteosclerosis, which is already present in a high degree in juvenile individuals. A similar situation can be described for *Sobrarbesiren*. The ribs assigned to juvenile individuals show a very dense bone in their diaphysis, but these are much slenderer (**Fig. 5.25**) than in

the adult ones (**Fig. 5.24**), indicating also a positive allometry in weight during the growth of this taxon.

In general, in the postcranial skeleton the muscle scars, crests and/or processes are less marked in the juvenile individuals (e.g. in the scapula, humerus and femora). With respect to the appendicular skeleton, it should be noted that the juvenile humerus CS-41-629 is much more robust than the juvenile femur MPZ 2017/54, as happens with the subadult bones.

With respect to the innominate bone, the posterior spine is present in both *Sobrarbesiren* innominates MPZ 2017/47 and MPZ 2017/48, but they show different morphologies (**Figs. 5.37 and 5.38**). MPZ2017/47 has a posterior spine composed of three isolated and blunt protuberances forming an isosceles triangle that is consistent with a syndesmotomic articulation, whereas MPZ 2017/48 has a flattened, triangular and pointed posterior spine. This difference is interpreted as an intraspecific variation in an element that is undergoing a process of modification.

One interesting question is the pattern of ossification of the autopodial bones of *Sobrarbesiren*. Many terrestrial mammals such as bulls, goats, rabbits, pigs, dogs or cats show only one epiphysis in the autopodial bones: the distal one in the metacarpals, and the proximal one in the phalanx (Barone, 1976). Extant sirenians show proximal and distal ossified epiphyses in their autopodial bones (Todd and Todd, 1938), i.e., two centres of ossification of the bone, similar to other marine mammals as cetaceans (Cooper, 2018). All the complete metacarpals of *Sobrarbesiren* have the proximal epiphysis fused meanwhile the distal one is unfused, or the suture line is clearly visible. This condition is common in fossil sirenians (Zalmout and Gingerich, 2012). In this situation, two hypotheses are exposed. The first one is that the sirenian subadult-young adult metacarpals recovered in CS-41 site have their proximal epiphysis fused but not the distal ones, according to the proximo-distal gradient of ossification of sirenians (see Chapter 2, methodology). However, in the case of phalanx all the distal epiphyses are fused but not the proximal ones, contrary to what would be expected. The suture line of the proximal epiphysis of these metacarpals and the distal one of the phalanxes is totally obliterated and indistinguishable. This supports a second hypothesis. The suture lines are not obliterated in the metacarpals and phalanx of *Sobrarbesiren*, but absent, being this a plesiomorphic condition observed in basal sirenians and some terrestrial mammals.

### **Sexual dimorphism**

With respect to the sexual dimorphism, extant sirenians show little sexual differences in their external morphology (Marsh et al., 2011). Nevertheless, some differences are found in the skull, the development of the tusks and the scapula of dugongs (Marsh et al., 1984a, 1984b; Nganvongpanit et al., 2017; Spain et al., 1976; Spain and Heinsohn, 1974), and in the pelvic bones of both *Trichechus* and *Dugong* (Domning, 1991; Fagone et al., 2000). Only sexually dimorphic features of the pelvic bone have been also observed to the fossil

sirenian taxa (e.g., Domning and Pervesler, 2001; Vélez-Juarbe and Domning, 2014a; Voß and Hampe, 2017; Zalmout and Gingerich, 2012). These sexual variations are concentrated in the ischium, and unfortunately of the two innominate bones assigned to *Sobrarbesiren* only MPZ 2017/47 preserves a complete ischium. This bone shows a thickened distal edge of the ischium, flared laterally and deflected laterally, which are considered features of males, according to Domning (1991), Zalmout and Gingerich, (2012). Thus, MZP 2017/47 is tentatively assigned to a male individual. Nevertheless, the ischium is not as thickened as in other possible innominate bones of males. Zalmout and Gingerich (2012) argue that the proportions of the ischium of Eocene sirenians can be a proxy for sexual dimorphism. They consider the differences between the maximum mediolateral thickness of the distal end of the ischium and the mediolateral thickness of the ischial ramus (Zalmout and Gingerich, 2012, table 41). After applying a neperian logarithm to normalize the sample they obtain that males range between differences of 0,6-0,8, and between 0,2-0,2 in females (Zalmout and Gingerich, 2012, figure 97). The value obtained for MPZ 2017/47 is 0,326 (**Table 5.17**), not falling within any of the two categories, thus providing an ambiguous result.

**Table 5.17.** Dimensions of the ischium of MPZ 2017/47 of *Sobrarbesiren cardieli* and variation in thickness. Based on measurements of Zalmout and Gingerich (2012, table 41). Measurements in millimeters.

Measurements	MPZ 2017/48
Maximum mediolateral thickness of the distal end of the ischium (isc.T)	17,53
Maximum mediolateral thickness of the ischial ramus (isc.R)	12,85
Ln (isc. T)	2,879
Ln (isc. R)	2,553
<b>Ln (isc.T)-Ln (isc.R)</b>	<b>0,326</b>



### 5.2.2. Discussion

*Sobrarbesiren* is a medium sized quadrupedal stem sirenian (see phylogenetical section in the Chapter 6) that shows a combination of primitive and derived characteristics both in the skull and in the postcranial skeleton.

The rostrum of *Sobrarbesiren* is deflected, although in a low degree, but shows an elongated rostrum shared with some Eocene dugongids and post-Eocene sirenians, such as *Metaxytherium* spp., dugongines and hydrodamalines (Springer et al., 2015, Ch. 3). Apart from this feature, the general morphology of the skull is similar to that of other Eocene sirenians, characterized by having large nasal bones in contact along its midline, a flattened frontal roof with well-developed and thin supraorbital processes, an exoccipital with thin dorsolateral borders, and a jugal that does not contact the premaxilla. The morphology of the squamosal with a *processus retroversus* present, a tapered anterior tip, and a cranial portion that gets the skull roof, is very similar to that of Eocene dugongids, and different from “prorastomids” and protosirenids, except *Libysiren*, which also possesses the *processus retroversus* (Domning et al., 2017). The enlarged sphenopalatine region of *Sobrarbesiren* is similar to that of protosirenids and dugongids. On the other hand, *Sobrarbesiren* preserves the alisphenoid canal, only shared with “prorastomids” and protosirenids, a small infraorbital foramen and a narrow *meatus auditorius*, both considered primitive conditions for sirenians. In addition, *Sobrarbesiren* possess a narrow tympanic arch similar to *Prorastomus*, and narrower than in another fossil sirenians. Holocene sirenians including trichechids, *Dugong dugon* and *Hydrodamalis gigas*, also possess a broad tympanic arch, even broader than in fossil taxa (Kaiser, 1974, plate 35 D-E). Thus, it is possible that exist a tendency to the expansion of the tympanic arch in the sirenian evolution, being a narrow tympanic arch the primitive condition. A relation between the size of the tympanic arch and the aquatic adaptation cannot be discarded.

The endocranium of *Sobrarbesiren* lacks the falx cerebri and the internal protuberance and the *tentorium osseum* are present but faintly marked. These endocranial structures are absent or poorly developed in protosirenids (Domning and Gingerich, 1994; Domning et al., 2017; Gingerich et al., 1994; Sickenberg, 1934), meanwhile they use to be present in dugongids and Trichechids (Domning, 1988; Domning and Aguilera, 2008; Pilleri, 1987; Sagne, 2001a; Sickenberg, 1934; Voß y Hampe 2017, among others). Several authors have proposed this condition as a possibly characteristic of protosirenids and as one of the traditional differences between the protosirenid *Protosiren fraasi* and the dugongid *Eotheroides aegyptiacum* (Domning and Gingerich, 1994; Domning et al., 1982; Gingerich et al., 1994a; Sickenberg, 1934). Nevertheless, Domning et al. (2017) suggest that the absence or almost absence of the endocranial structures could be a primitive condition to Trichechids and Dugongids, because as in protosirenids, these structures are almost absent in the “prorastomid” *Pezosiren portelli*. The low development of the endocranial structures in *Sobrarbesiren* would confirm this assumption.

The upper dental formula of *Sobrarbesiren*, 2.1.5.3, also highlight this mixture of primitive and derived conditions. The dental formula of “prorastomids” and protosirenids is 3.1.5.3 (Abel, 1907; Domning, 2001b; Domning and Gingerich, 1994; Savage et al., 1994). Eocene dugongids shows a reduction in the number of incisors, although some taxa as *Eotheroides lambondrano* still preserve three incisors (Samonds et al., 2009). The European gender *Prototherium* and the *Eotheroides* from Egypt show a loss of the second incisor, although unknown in *E. aegyptiacum*, and “*Halitherium*” *taulannense* only preserve the first incisor (Bizzotto, 1983; Pilleri, 1989; Sagne, 2001b; Zalmout and Gingerich, 2012). The presence of five premolars is considered a synapomorphy of the Order Sirenia (Domning, 1994) and a primitive condition within this order (Domning et al., 1982). *Prorastomus sirenoides*, the most basal sirenian known, preserve a molariform and three-rooted permanent fifth premolar (Savage et al., 1994), which is single rooted in more derived sirenians as *Pezosiren portelli* and protosirenids (Domning, 2001b; Domning and Gingerich, 1994; Sickenberg, 1934). This permanent premolar disappear in Eocene Dugongids, which only preserve a deciduous fifth premolar in adults (Abel, 1913; Sagne, 2001a; Samonds et al., 2009; Zalmout and Gingerich, 2012) or it is totally absent as in *Prototherium* (Balaguer and Alba, 2016; Bizzotto, 1983; Sickenberg, 1934). In this context, the upper dentition of *Sobrarbesiren* also shows a combination of the derived condition in the reduction of the number of incisors and with the permanent fifth premolar still present.

One of the autapomorphies recognized in the skull of *Sobrarbesiren* is the morphology of the basioccipital, but this bone possesses another interesting feature. *Sobrarbesiren* shares with the “prorastomid” *Pezosiren* and the most primitive dugongid *Eotheroides aegyptiacum*, the presence of a low ventral keel along the midline of the basioccipital (basicranium USNM 553590 of *Pezosiren portelli*; Abel, 1913, table (II) XXXI, 2; Savage et al., 1994). Thus, probably this feature could be considered a plesiomorphic condition for sirenians.

With respect to the postcranial skeleton, although none articulated skeleton is known, the numerous bones from the axial skeleton and limbs recovered has allowed to reconstruct a quite complete skeleton to discuss with the other Eocene sirenian known. The total number of vertebrae that compose the vertebral series of *Sobrarbesiren* is unknown, but in comparison with other Eocene sirenians it is assumed being probably C7, Th19-20, L4-6, S >1 and Ca20 (Domning, 2001b; Domning and Gingerich, 1994; Gingerich et al., 1995; Zalmout and Gingerich, 2012). The vertebral series of *Sobrarbesiren* shows backward inclined neural spines in the thoracic vertebrae, and neural spines straight to inclined forward from lumbar to caudal region, being probably one of the last thoracic vertebrae or the first lumbar the anticlinal vertebra. By the moment, such change in the orientation of the neural spines have not being described in Eocene sirenians, and is absent in extant taxa (Buchholtz et al., 2007; Domning, 1977). The vertebral column of *Sobrarbesiren* also shows a combination of primitive and derived characters. On the one hand, the general morphology of the vertebrae of *Sobrarbesiren* resembles that of protosirenids and dugongids in lacking projecting flanges in the neural spines, as that described for the “prorastomid” *Pezosiren* (Domning, 2001b) and in having

anteroposteriorly compressed cervical vertebrae, but without the bifid spine present in protosirenids (Domning and Gingerich, 1994). The lumbar and sacral vertebrae with elongated transverse processes, shortened anteroposteriorly in the sacral vertebra, and in the caudal vertebrae with broad transverse processes and demifacets for the chevrons are also like that of protosirenids and dugongids. In addition, the thoracic vertebrae are similar to that of Eocene dugongids, with thick and massive transverse processes and teardrop shaped neural canals (Zalmout and Gingerich, 2012). The posterior caudal vertebrae show dorsoventrally flattened centra and lacks the neural arch as that of Eocene dugongids (Zalmout and Gingerich, 2012). On the other hand, *Sobrarbesiren* shows primitive characters, such as, an atlas wider than high as that of “prorastomids” (Savage et al., 1994), tall neural spines in the anterior thoracic vertebrae shared with “prorastomids” and protosirenids (Domning, 2001b; Domning and Gingerich, 1994), tall neural spines in the lumbar vertebrae as *Protosiren smithae* (Zalmout and Gingerich, 2012), a multivertebral sacrum shared with the “prorastomid” *Pezosiren portelli*, although totally unfused and with elongated transverse processes in *Sobrarbesiren*, and pierced transverse processes in the caudal vertebrae only shared with *Pezosiren* (Domning, 2001b). According to Goodwin et al. (1998), pierced or bifurcated transverse processes occurs in a variety of derived cetaceans but seem to be characteristic of semiaquatic mammals, which preserve their hind limbs and use their tail to some extent for swimming, and “possibly they represent a stage of incipient enlargement of the caudal muscle attachments that has not yet progressed to the point where perforations for the segmental arteries are precluded”. Some examples are the sea sloth *Thalassocnus* (Amson et al., 2015a; Muizon and McDonald, 1995) or protocetid Archeocetes (Uhen, 2014, figure 8). The caudal vertebrae of *Sobrarbesiren* possess broad transverse processes indicative of the presence of at least incipient horizontal fin, but if this fin is a real fluke as that of derived dugongids is not clear. The dugongids *Eotheroides sandersi* and *Eotheroides clavigerum* from the Priabonian of Egypt are the first sirenians considered to have a fluke (Zalmout and Gingerich, 2012), because their caudal vertebrae show a tendency to narrowing transversely in the peduncle region and then broadening and tapering again to the tip of the tail as that of extant dugongids (Ch. 207 in the matrix character of Springer et al., 2015). The caudal vertebra CS-41-524 of *Sobrarbesiren* is interpreted as a posterior one because of the absence of a neural arch, but probably it is positioned anterior to the fluke, because preserve the demifacets for the transverse processes. Besides, the presence of foramina in the transverse processes could be indicative of a pre-peduncle position, because the caudal vertebrae with foramina present in archaeocetes are located anterior to the fluke (Uhen, 2014, figure 8). CS-41-524 is transversely narrower than MPZ 2017/21 (**Table 5.4**), which is considered a medial caudal vertebra, but these specimens probably pertain to different individuals so, this difference in size must be taken with caution. Thus, by now, the presence or not of a fluke in *Sobrarbesiren* cannot be determined based on the available specimens. Besides, the lumbar, sacral and caudal vertebrae of *Sobrarbesiren* show unlevelled anteroposterior articular surfaces, i.e. the dorsal edge of the anterior articular surface is above the dorsal edge of the posterior articular surface. Unleveled anterior and posterior articular surfaces in the caudal vertebrae

has been also described in other marine mammals as the marine sloth *Thalassocnus* (Amson et al., 2015a) and in some protocetids as *Peregocetus* and *Georgiacetus* (Hulbert, 1998; Lambert et al., 2019), but in these cases this condition is only present in the anterior caudal vertebrae. Lambert et al. (2019) propose that this indicates that “the tail was ventrally bent just behind the sacrum, leading to a tail not as horizontal as in fully aquatic cetaceans”. Nevertheless, the interpretation of the unlevelled articular surfaces from lumbar to posterior caudal vertebrae in *Sobrarbesiren* is not clear.

The ribcage of *Sobrarbesiren* has anterior very swollen banana-shaped ribs as that of the *Eotheroides* spp. (Zalmout and Gingerich, 2012). Between the Eocene sirenians, pachyosteosclerotic ribs have been described in *Prorastomus*, *Pezosiren*, *Eotheroides*, *Prototherium* and *Libysiren* (Bizzotto, 1983; Domning, 2001b; Domning et al., 2017; Savage et al., 1994; Zalmout and Gingerich, 2012). In contrast, *Protosiren* have osteosclerotic but not pachyostotic ribs. The anterior swollen ribs of *Sobrarbesiren* become thinner in the series to posterior slender ribs, following a similar pattern as described for dugongids, and on the contrary of the pattern of protosirenids and trichechids, which show larger rib cross-sectional areas from front to back (Zalmout and Gingerich, 2012). The sternal element of *Sobrarbesiren* is also different to the block-like sterna of protosirenids and more similar to the long and narrow sternebrae of *Eotheroides* (Domning and Gingerich, 1994; Zalmout and Gingerich, 2012).

The forelimb of *Sobrarbesiren* is more similar to that of *Eotheroides clavigerum* and *Eotheroides sandersi* from the Priabonian of Egypt than to any other Eocene sirenian. *Eotheroides* preserve a primitive humerus with the proximal and distal epiphysis similar in width as that of the protosirenid *Protosiren smithae* and *Sobrarbesiren*, and different from the humerus with reduced distal epiphysis of other Priabonian taxa as “*Halitherium*” *taulannense* and *Prototherium* (Pilleri et al., 1989; Sagne, 2001a; Sickenberg, 1934). In addition, in both *Sobrarbesiren* and the *Eotheroides* spp., the bicipital groove forms a “cul de sac” (Sickenberg, 1934, figure 4b; Zalmout and Gingerich, 2012). Nevertheless, two main differences arise between the forelimb bones of *Sobrarbesiren* and that of the Priabonian *Eotheroides*: the straight and long olecranon coaxially aligned with the main axis of the ulnar shaft, with a cranial side convex and short phalanx that lack elongated protuberances in the diaphysis. The morphology of the olecranon of *Sobrarbesiren* is different to that of the other sirenian taxa with the exception of one ulna (USNM 214596) from the Eocene of North Carolina (Domning et al., 1982) assigned to the genus *Eotheroides* by Zalmout and Gingerich (2012) in base to other associated remains. Thus, again, at least the stylopod and zeugopod of *Sobrarbesiren* are more similar to that of *Eotheroides* spp. than to any other Eocene sirenian.

With respect to the *Sobrarbesiren* autopodial bones, the Spanish taxon shows a combination of elongated metacarpals with short phalanx, different to the short metapodial and phalanx described for quadrupedal amphibious *Pezosiren* (Domning, 2001b), and different from the autopodial bones of the protosirenid *Protosiren smithae* that, curiously, shows the contrary condition to *Sobrarbesiren*, short metacarpals combined with proportionally elongated

phalanges that possess an elongated process in the shaft (Domning and Gingerich, 1994, figure 10, I). Domning and Gingerich, (1994) highlight these differences arguing that metacarpals “resemble metacarpals of Condylarthra in terms of proportion and mode of articulation” meanwhile phalanx “are flattened and more suggestive of sirenian phalanges”. So, probably the modifications of the forelimb of protosirenids in the process of aquatic adaptation was different to that of Eocene dugongids. *Sobrarbesiren* would represent an intermediate stage in the modification of the forelimb into a paddle like extremity between the short autopodial bones of “prorastomids” and the elongated bones of dugongids.

The hind limbs of *Sobrarbesiren* probably retain the most primitive characteristics of its skeleton. The general morphology of the innominate bone, the presence of the third trochanter in the femur and the morphology of the patella resemble more the “prorastomid” *Pezosiren* than any other sirenian. The presence of the fibula and the *processus lateralis fibulae* supports the idea of the existence of the foot (see Chapter 7), and probably although reduced in size in comparison to the forelimbs, the hind limbs of *Sobrarbesiren* were still functional and employed at least during swimming. A detailed study of the functional morphology and the locomotion capabilities of the quadrupedal sirenians, including *Sobrarbesiren*, is developed in the Chapter 7, which is published in Díaz-Berenguer et al. (2019).





# POSICIÓN FILOGENÉTICA DE *SOBRARBESIREN* *CARDIELI*

6

## *Contenido*

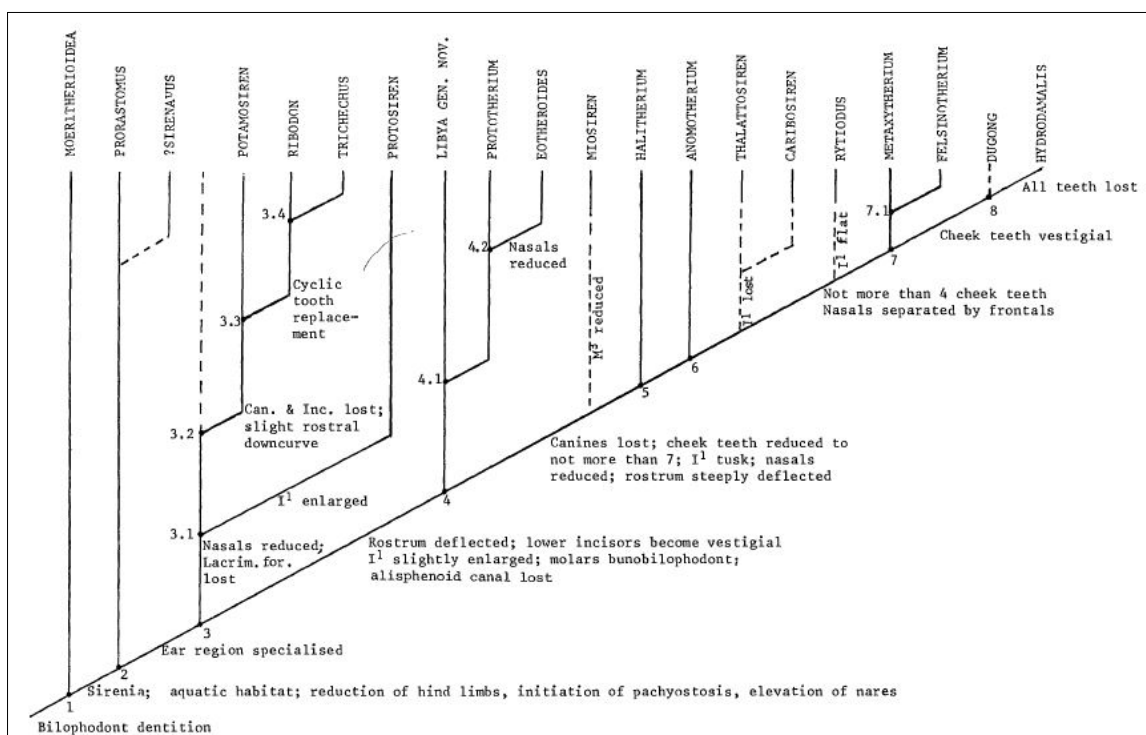
6.1. Introducción.....	241
6.2. Metodología .....	244
6.2.1. Análisis filogenético 1 .....	244
6.2.2. Análisis filogenético 2.....	246
6. 3. Resultados .....	250
6.3.1. Análisis filogenético 1 .....	250
6.3.2. Análisis filogenético 2.....	252
6.4. Discusión .....	252





## 6.1. Introducción

El primer cladograma para el Orden Sirenia lo realizó Savage (1976) utilizando como grupo externo el taxón de proboscídeos Moeritherioidea (**Fig. 6.1**). Savage (1976) obtiene un Orden Sirenia monofilético en el que por un lado *Prorastomus*, y probablemente *Sirenavus*, aparecen como un grupo monofilético, y por otro recupera dos clados hermanos, uno formado por *Trichechus*, *Protosiren*, *Ribodon* Ameghino, 1883, y *Potamosiren* Reinhart, 1951, (**Fig. 6.1**, nodo 3), y otro formado por sirenios del Eoceno como *Prototherium*, *Eotheroides*, el sirenio de Libia (posteriormente definido como *Libysiren sickenbergi*, Domning et al., 2017), y el resto de sirenios post-eocenos conocidos en ese momento incluyendo a *Miosiren* Dollo, 1889, (**Fig. 6.1**, nodo 4).



**Figura 6.1.** Cladograma del Orden Sirenia elaborado por Savage (1976).

Tras la publicación de Savage (1976), Domning y colaboradores estudian la filogenia de varios grupos concretos (Domning, 1990; 1989a; 1989b; Domning y Hayek, 1986), pero no es hasta la década de los 90 cuando se realiza un análisis filogenético de todo el Orden Sirenia en el que se incluyen todos los taxones descritos hasta entonces (Domning, 1994). En este último trabajo se desarrolla por primera vez una matriz de caracteres formal que será la base de posteriores análisis cladísticos en los que distintos autores han ido redefiniendo y añadiendo caracteres (p. ej., Bajpai y Domning, 1997; Domning y Aguilera, 2008; Domning et al., 2017; 1994; Springer et al., 2015; Velez-Juarbe et al., 2012; Vélez-Juarbe y Domning, 2014a; Velez-Juarbe y Wood, 2019). El análisis filogenético de Domning (1994) comprende 36 taxones de sirenios y utiliza como grupo externo al proboscídeo *Moeritherium* Andrews, 1901, y al desmostilio *Paleoparadoxia* Reinhart, 1959. Esta propuesta filogenética recupera a *Prorastomus* como el taxón hermano del resto de sirenios y propone a Prorastomidae y Protosirenidae como grupos parafiléticos. A su vez, Dugongidae también es una familia

parafilética (**Fig. 6.2**, nodo 3), en la que se incluye a la familia Trichechidae (**Fig. 6.2**, nodo 9). Dentro del grupo “Dugongidae”, Domning diferencia a los dugóngidos corona (**Fig. 6.2**, nodo 16) en el que se incluyen los taxones post-eocenos.

Sagne (2001a) en su Tesis Doctoral inédita, elabora una matriz de 78 caracteres a partir de la cual codifica 30 taxones de sirenios, tomando como grupo externo a los proboscídeos basales *Numidotherium* Mahboubi et al., 1986, y *Moeritherium*, y al desmostilio *Paleoparadoxia*. En su memoria, esta autora presenta un árbol bien resuelto cuya topología se diferencia principalmente de la de Domning (1994) en que recupera, por un lado, el clado Dugongidae, y por otro, un grupo monofilético formado por Protosirenidae y Trichechidae (**Fig. 6.3**). Esta hipótesis filogenética sobre el origen de la familia Trichechidae ya había sido preliminarmente sugerida en la propuesta de Savage (1976), con un grupo formado por *Protosiren*, *Trichechus*, *Ribodon* y *Potamosiren*, pero en la que no se incluían otros miembros de la familia Trichechidae como *Miosiren* y *Anomotherium* Siegfried, 1965, y posteriormente por Domning (1982) en su artículo sobre la evolución de los manatíes.

Vélez-Juarbe et al. (2012) realizan un nuevo análisis filogenético, basado en una iteración de la matriz de caracteres de Domning (1994) publicada por Domning y Aguilera (2008). En este análisis incluyen 32 taxones de sirenios y emplean como grupo externo a *Moeritherium* y *Paleoparadoxia*. La topología del árbol obtenido se asemeja a la propuesta por Sagne (2001a) al recuperar el clado Dugongidae como clado hermano de Trichechidae, pero en este caso Protosirenidae es recuperado como el grupo hermano de Trichechidae y Dugongidae (Vélez-Juarbe et al., 2012, figura 3). Los árboles filogenéticos publicados por Vélez-Juarbe y Domning (2014a y 2015) presentan una topología muy similar a la propuesta en su trabajo anterior para los grupos del Eoceno (Vélez-Juarbe et al., 2012), pero mejor resuelto. Balaguer y Alba (2016) incluyen taxones del Eoceno ausentes en la matriz de Vélez-Juarbe y Domning (2014a), como *Prototherium* spp., *Eosiren* spp. y *Eotheroides lambondrano*, y obtienen un árbol de consenso con una topología similar a las anteriores.

Springer et al. (2015) utilizan una versión expandida de la matriz de caracteres de Vélez-Juarbe et al. (2012) que consta de 74 caracteres. A diferencia de los anteriores análisis filogenéticos, Springer y colaboradores utilizan únicamente taxones de proboscídeos como grupo externo descartando a los desmostilios. En esta propuesta filogenética Prorastomidae y Protosirenidae son recuperados como grupos parafiléticos, mientras que Dugongidae constituye un grupo monofilético y es el clado hermano de Trichechidae (**Fig. 6.4**).

Domning et al. (2017) incorporan el protosirénido *Libysiren sickenbergi* a la matriz de datos de Springer et al. (2015) y presentan un árbol filogenético con una topología diferente a la de Vélez-Juarbe et al. (2012), Vélez-Juarbe y Domning (2014a, 2015) y Springer et al. (2015). En este caso, Protosirenidae y Trichechidae forman un grupo monofilético (Domning et al., 2017, figura 16), al igual que en la propuesta de Sagne (2001a). Díaz-Berenguer et al. (2018a) también realizan un análisis filogenético basado en la matriz de Springer et al. (2015), en el que incluyen el nuevo sirenio del Eoceno medio (Luteciense) del yacimiento Castejón de Sobarbe-41 (CS-41) *Sobrarbesiren cardieli*. En esta propuesta filogenética se recupera el clado Protosirenidae, pero a diferencia de la propuesta de Domning et al. (2017), Trichechidae

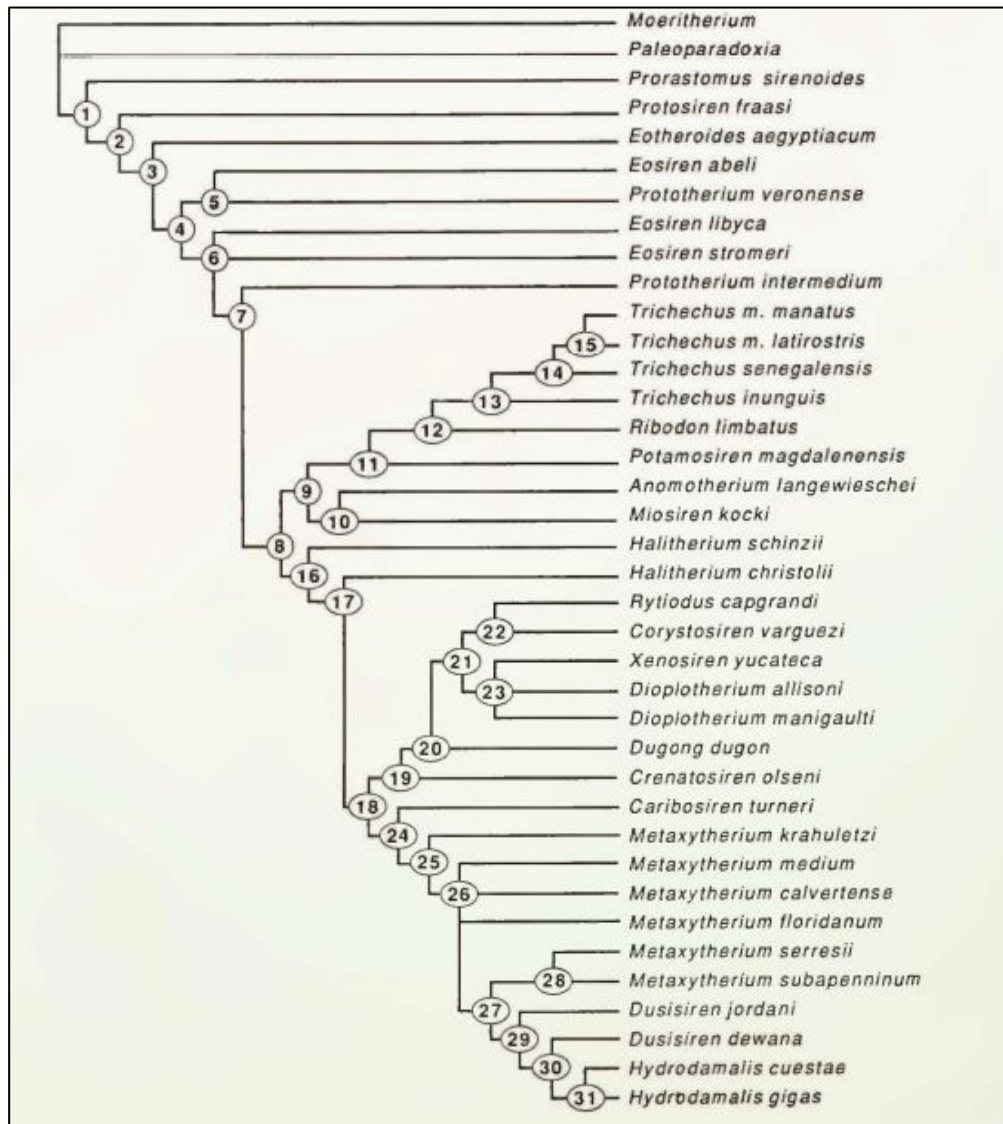


Figura 6.2. Propuesta filogenética para el Orden Sirenia de Domning (1994).

aparece anidado dentro del grupo “Dugongidae” (Fig. 6.6). La metodología y los resultados obtenidos en este análisis se detallan en los siguientes apartados de este capítulo.

Vélez-Juarbe y Woods (2019) completan la matriz de caracteres de Springer et al. (2015) con caracteres craneales propuestos anteriormente por Vélez-Juarbe et al. (2012) y añaden nuevos caracteres del esqueleto postcraneal. A partir de esta matriz, codifican 60 taxones de sirenios, pero a diferencia de Springer et al. (2015), continúan utilizando como grupo externo un proboscídeo y un desmostilio. Además, aplican una restricción (*constrain*) al análisis en la que fuerzan la relación filogenética próxima entre *Dugong* e *Hydrodamalis*, de acuerdo con los datos moleculares propuestos por Springer et al. (2015). La topología del árbol obtenido por estos autores es totalmente diferente a las anteriores (Fig. 6.5). En su propuesta filogenética definen el grupo Pan-Sirenia que incluye al “grupo corona sirenia y su correspondiente grupo troncal”, mientras que el grupo Sirenia es definido como el “grupo corona compuesto por el último ancestro común de *Trichechus manatus* y *Dugong dugon*”; es decir, incluiría únicamente a Trichechidae y Dugongidae, definiendo Dugongidae como el “clado que incluye al último

ancestro común de *Hydrodamalis gigas* y *Dugong dugon* y cualquier taxón más cercano a ellos que a *Trichechus manatus*".

Además de los análisis filogenéticos detallados anteriormente, existen otras matrices de sirenios inéditas elaboradas en Tesis Doctorales, como son Sorbi (2007) y Voß (2013). Voß (2013) presenta una propuesta filogenética diferente al resto, en la que Trichechidae e Hydrodamalinae forman un grupo filogenéticamente alejado de *Dugong* (Voß, 2013, figura 75). Sin embargo, de acuerdo con Springer et al. (2015), los datos moleculares indican que Hydrodamalinae es un grupo más cercano a *Dugong* que a *Trichechus*. Por otro lado, Furusawa (2004) y Orihuela et al. (2019) han elaborado propuestas filogenéticas específicas para la subfamilia Hydrodamalinae.

## 6.2. Metodología

A continuación, se detalla la metodología utilizada en los análisis filogenéticos que la doctoranda expone en esta Memoria. Una de las propuestas fue publicada en Díaz-Berenguer et al. (2018a) en el que se describió la especie *Sobrarbesiren cardieli*. Para evaluar la posición filogenética de esta especie se utilizó la matriz de Springer et al. (2015) (**Anexo 4.1**). Este análisis se ha denominado "Análisis filogenético 1" en los siguientes apartados. Vélez-Juarbe y Woods (2019) incluyen a *Sobrarbesiren* en su matriz de datos en la que aparecen nuevos caracteres con respecto a Springer et al. (2015). A partir de los nuevos especímenes que se han asignado a *Sobrarbesiren* en esta Tesis Doctoral (Capítulo 5.2, especímenes referidos), se han recodificado algunos caracteres y se ha incluido en la matriz de datos también el sirenio del Eoceno de Hungría *Sirenavus hungaricus*. La metodología seguida en este caso se detalla en el "Análisis filogenético 2".

### 6.2.1. Análisis filogenético 1

Para evaluar la posición filogenética de *Sobrarbesiren*, se utilizó la matriz de datos de Springer et al. (2015). Además de los taxones incluidos en la matriz de datos por Springer y colaboradores, se añadieron las siguientes especies del Eoceno para evaluar sus posibles afinidades con *Sobrarbesiren*:

- *Libysiren sickenbergi*, protosirénido del Luteciense de Libia. *Libysiren* se codificó siguiendo las descripciones de Domning et al. (2017) y las fotografías del cráneo holotipo facilitadas por la doctora Ainara Badiola.
- *Eotheroides lambondrano*, dugónguido del Luteciense de Madagascar. Este taxón se codificó siguiendo las descripciones de Samonds et al. (2009) y a partir de la réplica del cráneo consultada en el Museo Nacional de Historia Natural de Washington (Estados Unidos).

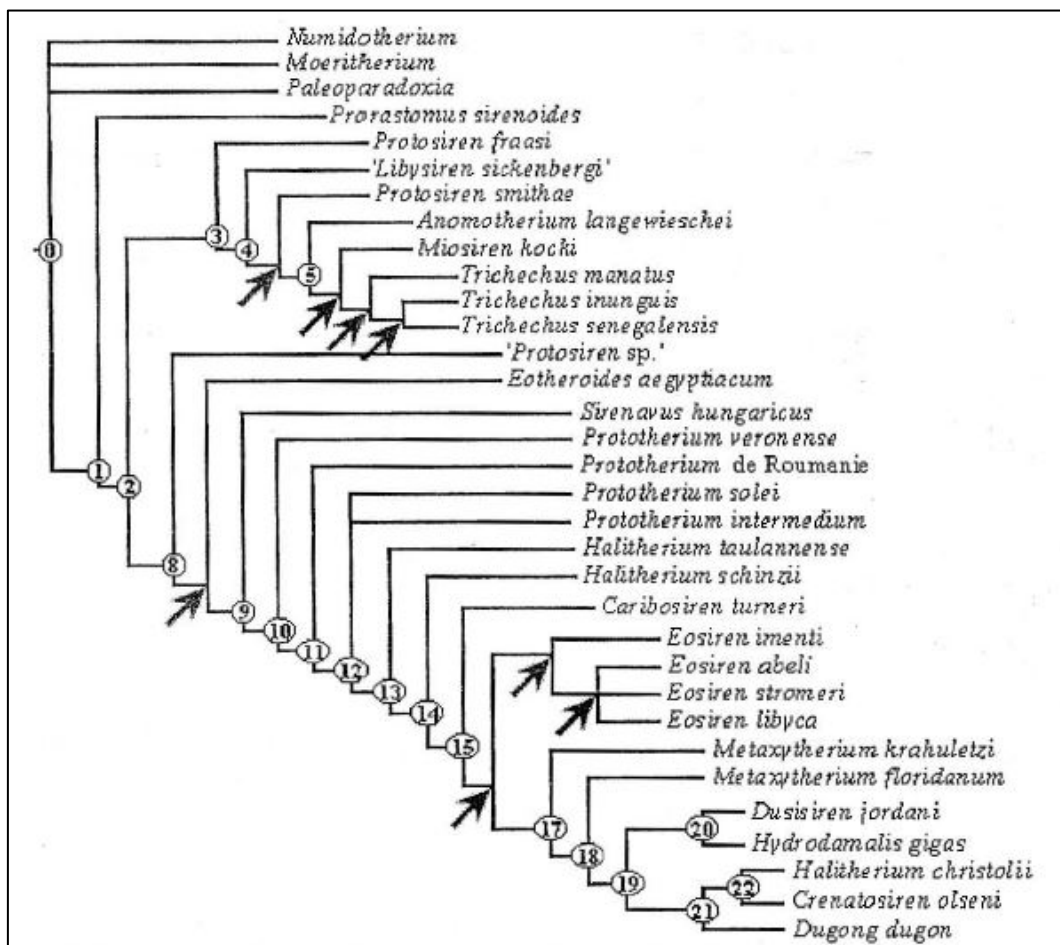


Figura 6.3. Cladograma para el Orden Sirenia propuesto por Sagne (2001a).

- *Eotheroides sandersi* y *Eotheroides clavigerum*, dugónguidos del Priaboniense inferior de Egipto. La codificación de estos taxones se realizó a partir de las descripciones de Zalmout y Gingerich (2012) y de las fotografías de los cráneos holotipos facilitadas por el Dr. Iyad S. Zalmout.
- *Prototherium veronense*, dugónguido del Bartonense de Italia. Este taxón se codificó a partir de la descripción de Sickenberg (1934), Domning (1994) y Balaguer y Alba (2016).
- *Prototherium ausetanum*, dugónguido del Bartonense de España. Este taxón se codificó de acuerdo con las descripciones de Balaguer y Alba (2016).
- *Prototherium intermedium*, dugónguido del Priaboniense de Italia. Se codificó de acuerdo con las codificaciones de Domning (1994) y Balaguer y Alba (2016).

La matriz resultante se compone de 50 taxones, entre los que se incluyen 48 sirenios (Díaz-Berenguer et al., 2018a, supplementary information; Anexo 4.2). Como grupo externo se utilizaron el proboscídeo *Phosphatherium esculliei* Gheerbrant et al., 1996, y el grupo multitáxico Elephantidae (Anexo 4.2, matriz de datos). Siguiendo a Springer et al. (2015), de los 74 caracteres parsimoniosamente informativos codificados (Anexo 4.1, lista de caracteres), los caracteres 1, 6, 7, 16, 31, 36, 38, 44, 49, 50, 51, 60, 65, 67, 68, 70 y 71 fueron

tratados como caracteres aditivos, es decir, ordenados, mientras que pasos relativos entre los estados de los caracteres 10, 27 y 47 se definieron mediante matrices de pasos. El nombre “*Halitherium*” *schinzii* fue reemplazado con respecto a la matriz de Springer et al. (2015) por *Kaupitherium gruelli*, de acuerdo con la revisión de este taxón llevada a cabo por Voß y Hampe (2017). Para simplificar la lectura de los resultados, se intercalaron en la matriz original una serie de caracteres ficticios, no informativos parsimoniosamente, con objeto de alterar la secuencia de números de caracteres para que fueran similares a los propuestos por Domning (1994). Esta secuencia de números heterodoxa se ha mantenido en subsiguientes trabajos (p. ej., Domning et al., 2017; Springer et al., 2015; Vélez-Juarbe y Domning, 2014a) con el propósito de ser consistentes. Esta matriz de datos modificada genera exactamente los mismos resultados que la primera matriz, pero simplifica la interpretación de los resultados con relación a trabajos previos (**Anexo 4.2**).

La matriz fue analizada usando la versión 1.5 del software TNT (Goloboff y Catalano, 2016). Para cada matriz se realizó una búsqueda heurística con 1.000 réplicas, usando árboles de Wagner como árboles iniciales, seguido de un *branch swapping by tree-bisection-reconnection* (TBR) y manteniendo diez árboles por replicación. Se aplicó una ronda adicional de TBR usando los árboles existentes como árboles iniciales, pero este proceso no recuperó más árboles. El software TNT no permite utilizar múltiples grupos externos, sin embargo, permite re-enraizar los árboles a un grupo externo formado por múltiples taxones, usando la opción *Taxonomy* después de la búsqueda. Este procedimiento fue aplicado para acercar la topología del árbol obtenido al árbol consenso publicado por Springer et al. (2015). Como advierte el manual incluido junto al software TNT, cuando se utilizan matrices de pasos, existe la posibilidad de que al re-enraizar los árboles con un grupo externo taxonómico esto influya en los valores de los árboles, pero ese no ha sido el caso en la matriz de datos utilizada. Los valores de soporte de las ramas fueron calculados utilizando índices de Bremer, calculados con la secuencia de comandos incluida en TNT y 1.000 réplicas de análisis *bootstrap*. El árbol de consenso resultante recupera a *Sobrarbesiren cardieli* como el taxón hermano del grupo parafilético “Dugongidae”, que incluye a la familia Trichechidae anidado como grupo hermano del clado que incluye a *Kaupitherium*, *Priscosiren* Vélez-Juarbe y Domning, 2014b, *Caribosiren* Reinhart, 1959, *Metaxytherium* Christol, 1840, Hydrodamalinae y Dugonginae Simpson, 1932, (**Fig. 6.6**). Para aumentar la resolución del árbol, *Eotheroides lambdrano*, conocido únicamente por un cráneo parcial y recuperado como taxón comodín, fue podado a posteriori del árbol de consenso. Las posibles posiciones de este taxón en el árbol obtenido se han marcado con estrellas en la **Figura 6.6**.

### 6.2.2. Análisis filogenético 2

Para realizar el análisis filogenético 2, se ha tomado la matriz de caracteres y la matriz de datos propuesta por Vélez-Juarbe y Woods (2019). En el análisis filogenético de estos autores, además de los taxones presentes en la matriz de datos de Springer et al. (2015), incluyen a *Sobrarbesiren* y a 18 taxones más. Además, Vélez-Juarbe y Woods (2019) añaden nuevos caracteres tomados de la matriz de caracteres de Vélez-Juarbe y Domning (2014a)



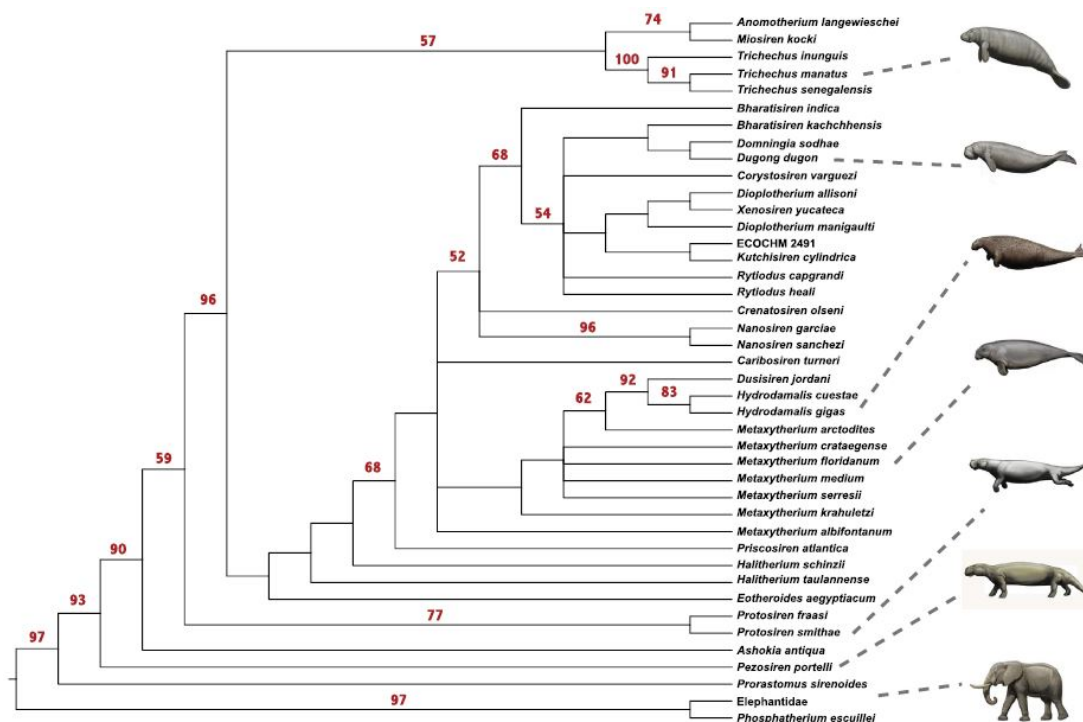


Figura 6.4. Cladograma de consenso propuesto por Springer et al. (2015) para el Orden Sirenia.

(Ch. 7, 9, 21, 67, 147 y 150) y nuevos caracteres relacionados con el esqueleto postcraneal (Ch. 203, 206, 217 y 218) (ver **Anexo 4.3**, para la definición de los caracteres). El carácter 138 de la matriz de Springer et al. (2015) es eliminado en la propuesta de Vélez-Juarbe y Woods (2019).

Con respecto a la codificación de los caracteres para *Sobrarbesiren* realizada por Vélez-Juarbe y Woods (2019), se han modificado algunas codificaciones de acuerdo con los nuevos especímenes de *Sobrarbesiren* estudiados en esta Tesis Doctoral. Los cambios realizados se detallan a continuación. Ch. seguida por un número es la abreviación del carácter discutido siguiendo la matriz de Vélez-Juarbe y Woods (2019) y el número entre paréntesis hace referencia al estado de carácter. La matriz de datos obtenida se incluye en el **Anexo 4.4**.

- **Ch. 7. Proceso nasal del premaxilar: (0)**

Este carácter no estaba incluido en la matriz utilizada por Díaz-Berenguer et al. (2018a), por lo que fue codificado como indeterminado en Vélez-Juarbe y Woods (2019).

La longitud del proceso nasal del premaxilar (79mm) es  $>$  que  $\frac{1}{2}$  de la longitud total de la sínfisis premaxilar (105 mm) en el cráneo holotipo MPZ 2017/1, en el cual se conserva el premaxilar más completo recuperado (Ch.7 (0)).

- **Ch. 64. Supraoccipital: (0)**

Este carácter se codificó como indeterminado (?) en Díaz-Berenguer et al., (2018a), dado que el supraoccipital está mal conservado en el cráneo holotipo MPZ 2017/1 y parcialmente

preservado en el cráneo paratipo MPZ 2017/2. Sin embargo, el supraoccipital del espécimen juvenil CS41-21 ha permitido ver que este hueso es más ancho en su mitad dorsal que en las extremidades ventrales de sus bordes laterales (**Fig. 5.8, c-d**), condición común para los dugónquidos del Eoceno, salvo en *Prototherium ausetanum* (Balaguer y Alba, 2016). Sin embargo, al tratarse de un espécimen juvenil este carácter debe ser considerado con cautela.

- **Ch. 67. Fosa supracondilar: (0,1).**

Este carácter no estaba incluido en la matriz de Díaz-Berenguer et al. (2018a), por lo que fue codificado como indeterminado por Vélez-Juarbe y Woods (2019).

La presencia de fosas supracondilianas en el exoccipital de *Sobrarbesiren* no está clara, pero en el caso de estar presentes, éstas serían poco profundas y se situarían en la parte dorsal del cóndilo, de acuerdo con la morfología del exoccipital del cráneo holotipo MPZ 2017/1. Se descarta entonces que las fosas fueran profundas y el Ch. 67 se ha codificado como (0,1).

- **Ch.85. Proceso ventral del yugal: (0,1)**

Vélez-Juarbe y Woods (2019) codifican este carácter como (0), es decir, el proceso ventral del yugal se situaría posterior a la órbita. Sin embargo, los huesos yugales de los cráneos tipo de *Sobrarbesiren* están fracturados y colapsados debido a las deformaciones sufridas durante su proceso de fosilización, por lo que su forma original no está clara. Por ello, este carácter se codificó como indeterminado en la matriz inicial. Entre los especímenes referidos de *Sobrarbesiren* se incluye un fragmento de yugal mejor preservado que en los cráneos, pero en el que la extremidad ventral no está preservada (CS41-320B, **Fig. 5.10, 1-o**). Sin embargo, al comparar este fragmento de yugal con la morfología del yugal izquierdo del cráneo MPZ 2017/1, puede descartarse que el proceso ventral del yugal se situara ventral a la órbita.

- **Ch. 97. Borde posterior del palatino: (0,1).**

El borde posterior del palatino no se conserva completo en ninguno de los cráneos tipo y es difícil interpretar su morfología exacta. En la matriz inicial este carácter fue codificado como indeterminado. No obstante, la porción conservada del palatino (**Fig. 5.9, c**) muestra que el borde posterior se situaría, al menos, posteriormente al borde anterior del M<sup>3</sup>, por lo que se descarta que el borde posterior del palatino estuviera profundamente incidido llegando al nivel del M<sup>1</sup>.

- **Ch. 115. Periótico: (1).**

El periótico es únicamente visible en el cráneo paratipo MPZ 2017/2 y no está bien preservado. El contacto entre este hueso y el alisfenoide no está claro y este carácter se codificó como indeterminado en la matriz inicial. Entre los nuevos especímenes atribuidos a *Sobrarbesiren*, se incluye un *tegmen tympani* aislado (CS41-380, **Fig. 5.11, b,c**) en el que no se observa ninguna superficie de rotura o superficie de contacto que indique la presencia de una sutura entre este hueso del periótico y el alisfenoide.

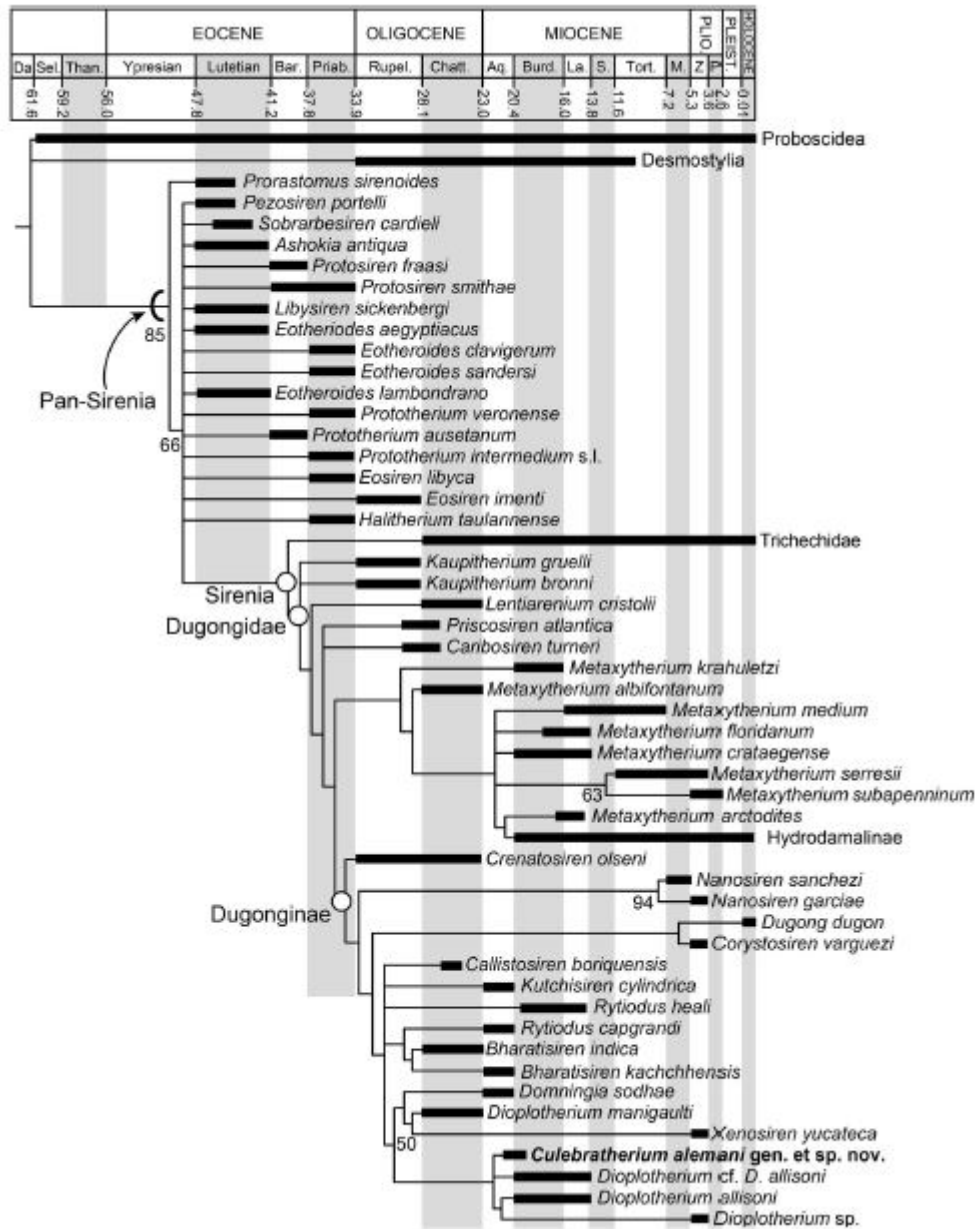


Figura 6.5. Cladograma de consenso para el Orden Sirenia propuesto por Vélez-Juarbe y Woods (2019).

- **Ch. 137. Primer incisivo superior: (0).**

Este carácter aparece codificado como indeterminado para *Sobrarbesiren* en la matriz de Vélez-Juarbe y Woods (2019). Sin embargo, un I1 aislado (MPZ 2017/4, Fig. 5.14, a-b) presenta esmalte en la corona, pero no en la raíz dental, por lo que se mantiene la codificación inicial Ch. 137 (0).

- **Ch. 206. Caudales anteriores: (1)**

Se trata de un carácter nuevo y fue codificado como indeterminado por Vélez-Juarbe y Woods (2019). Las vértebras caudales anteriores de *Sobrarbesiren* carecen de forámenes en los

procesos transversos, aunque sí aparecen en las vértebras caudales posteriores. Por lo tanto, este carácter se ha codificado como 1, es decir, procesos transversos de las vértebras caudales anteriores elongados y sin perforaciones.

- **Ch. 220. Tibia presente: (0)**

Vélez-Juarbe y Woods (2019) codifican este carácter como indeterminado para *Sobrarbesiren*. No se ha recuperado ninguna tibia de *Sobrarbesiren* en el yacimiento de CS-41, pero la epífisis distal del fémur de este sirenio posee unos cóndilos bien desarrollados (**Fig. 5.41, a-f**). Este hecho, junto con la existencia de la fibula, permite inferir que *Sobrarbesiren* poseía una tibia. Se mantiene la codificación inicial (Ch. 220 (0)) de Díaz-Berenguer et al. (2018a).

- **Ch. 222. Proceso deltoide del húmero: (0,1)**

El proceso deltoide (o tuberosidad deltoide) no se conserva en su totalidad en los húmeros atribuidos a *Sobrarbesiren* (MPZ 2017/44 y 45, **Fig. 5.30**), pero la parte preservada llevó a codificar el Ch. 222 (1). Sin embargo, la morfología del húmero de juvenil CS41-629 (**Fig. 5.31**) indica que esta tuberosidad podría ser baja y roma, en lugar de prominente, apuntada y recurvada como se interpretó en Díaz-Berenguer et al. (2018a). No obstante, al tratarse de un individuo juvenil puede que esta estructura cambie durante la ontogenia. Por el momento, y a falta de especímenes de adultos mejor preservados, este carácter se codifica como (0,1).

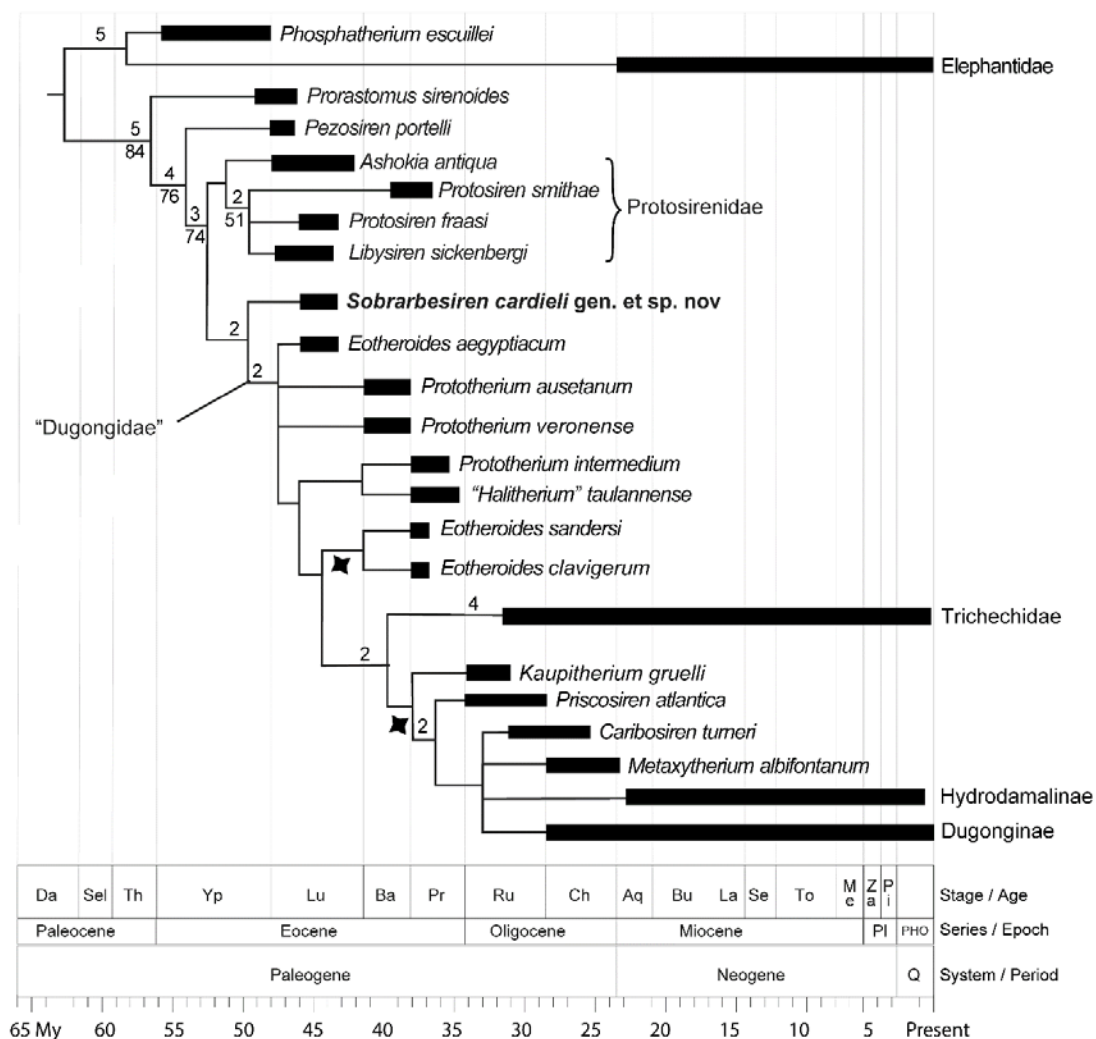
En la matriz de datos del análisis filogenético 2 se han añadido las modificaciones arriba mencionadas y también la codificación del sirenio del Eoceno de Hungría *Sirenavus hungaricus*, realizada a partir de la descripción de Kordos (2002) y el estudio del holotipo en Budapest (cráneo MTM V.60.1712 y mandíbulas MTM V.83.42, Anexo 2). En esta matriz se han incluido 63 taxones de sirenios, más el grupo externo, formado por el proboscídeo basal *Phosphatherium* y el desmostilio *Cornwallius sookensis* Cornwall, 1922.

La matriz fue analizada usando la versión 1.5 del software TNT (Goloboff y Catalano, 2016). Para cada matriz, se realizó una búsqueda heurística con 1.000 réplicas usando árboles de Wagner como árboles iniciales, seguido de un TBR manteniendo diez árboles por replicación, seguido de una ronda adicional de TBR. Siguiendo la metodología utilizada por Vélez-Juarbe y Woods (2019), se ha aplicado una restricción (*constrain*), forzando la relación entre Hydrodamalinae y *Dugong dugon* (**Fig. 6.7 b**), de acuerdo con los resultados obtenidos en el árbol molecular de Springer et al. (2015). Todos los caracteres utilizados han sido tratados como no aditivos.

## 6. 3. Resultados

### 6.3.1. Análisis filogenético 1

El análisis filogenético realizado recuperó los 96 árboles más parsimoniosos con un total de 268 pasos (Índice de Consistencia, CI: 9,433; Índice de Retención, RI: 0,776; Índice de Consistencia Reescalada, RC: 0,036). *Sobrarbesiren* aparece en la base del clado que incluye



**Figura 6.6.** Relaciones filogenéticas de *Sobrarbesiren cardieli* con los principales clados de sirenios. Tomado de Díaz-Berenguer et al. (2018a). Los números que aparecen sobre las ramas representan valores de soporte de Bremer sobre 1. Los números bajo las ramas representan valores de Bootstrap sobre 50. Las estrellas bajo las ramas indican las posibles localizaciones de *Eotheroides lambdrano*.

a todos los sirenios excepto *Prorastomus sirenoides*, *Pezosiren portelli* y el clado Protosirenidae, y como el taxón hermano de todos los dugónguidos y los triquéquidos. La topología general del árbol se asemeja a las obtenidas por otros autores como Springer et al. (2015), pero existen importantes diferencias. Primero, Protosirenidae es recuperado como un grupo monofilético formado por los géneros *Protosiren*, *Libysiren* y *Ashokia*, aunque poco soportado. Segundo, Trichechidae vuelve a una posición más derivada, quedando anidado en Dugongidae, como el grupo hermano del clado más exclusivo que incluye a *Kaupitherium*, Dugonginae e Hydrodamalinae. Otro resultado notable de este análisis es que los géneros *Eotheroides* y *Prototherium* no componen un grupo monofilético. Esta topología fue obtenida tras una poda a posteriori de *Eotheroides lambdrano*, identificado como un taxón comodín.

Aunque en general los valores de soporte de Bremer son bajos, dentro del grupo Sirenia, estos valores son más altos (valores de soporte de Bremer  $\geq 4$ ) en los nodos de la base del árbol y en Trichechidae, que en el resto de los nodos donde los valores oscilan entre 1 y 2

(Fig. 6.6). En cuanto a los valores del Bootstrap, se repite la misma situación que en el caso anterior. Los valores sólo superan el 50% en los nodos de la base del árbol, pero son menores en el resto de las ramas, salvo en el nodo que relaciona a *Protosiren* y *Libysiren*.

### 6.3.2. Análisis filogenético 2

Este análisis obtuvo los 50.000 árboles más parsimoniosos con un total de 292 pasos (Índice de Consistencia, CI: 0,433; Índice de Retención, RI: 0,784; Índice de Consistencia Reescalada, RC: 0,348). La topología del árbol de consenso estricto obtenido es exactamente igual al cladograma recuperado por Vélez-Juarbe y Woods (2019). *Sobrarbesiren* forma una politomía con el resto de los sirenios del Eoceno, excepto *Prorastomus*, que es recuperado como el taxón hermano de este conjunto. Por lo tanto, *Sobrarbesiren* se mantiene dentro del grupo Pan-Sirenia definido por Vélez-Juarbe y Woods (2019). La única diferencia entre ambos cladogramas se encuentra en los valores del Bootstrap de los nodos basales, que proporcionan unos valores más altos en el análisis aquí realizado que en el propuesto por los anteriores autores.

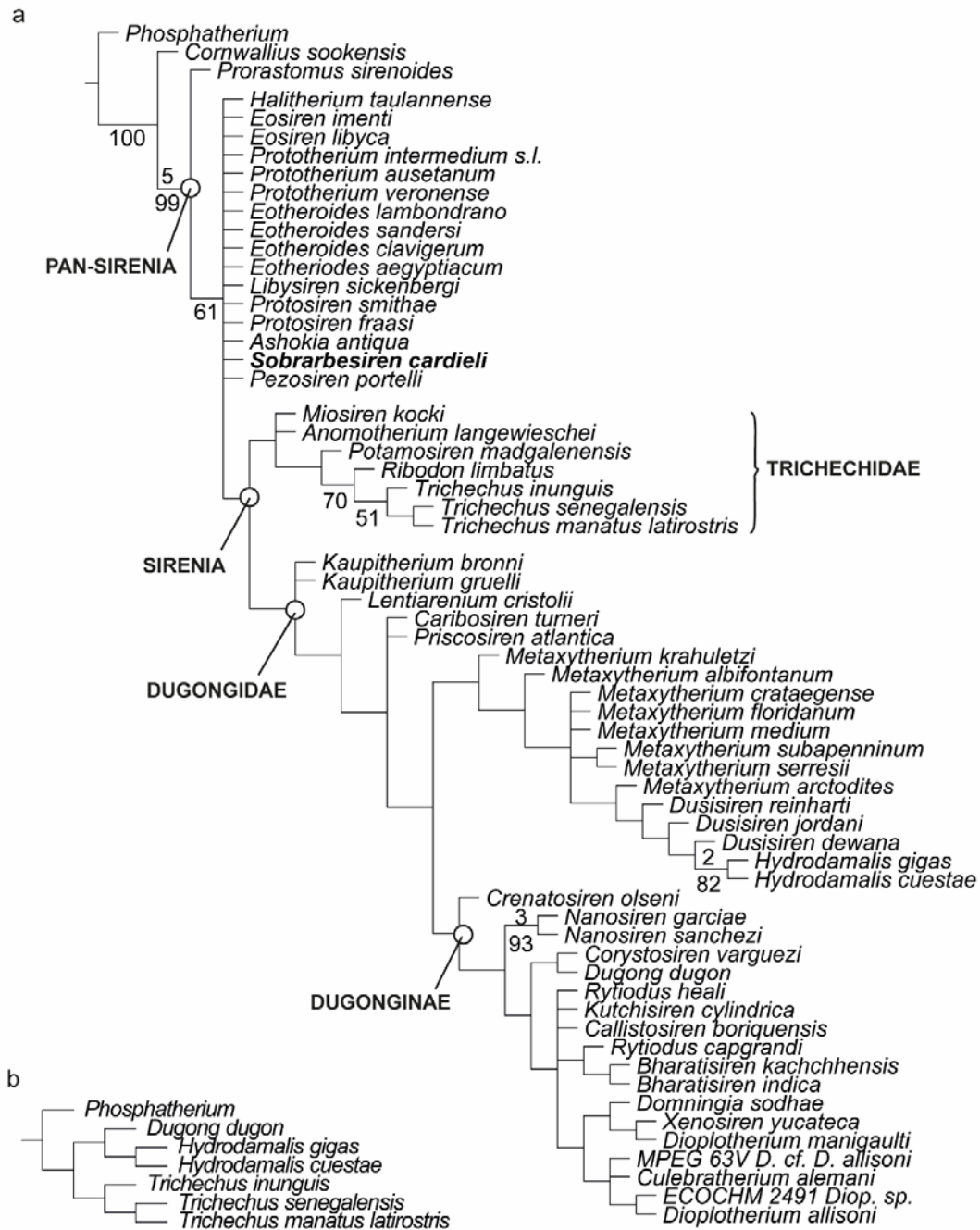
El sirenio del Eoceno *Sirenavus* se ha incluido en la matriz de caracteres, pero ha sido podado a posteriori para una mejor resolución del árbol. En cualquier caso, al incluirlo en el cladograma, *Sirenavus* pasaba a formar parte de la politomía en la que se incluyen los taxones del Eoceno, excepto *Prorastomus*.

## 6.4. Discusión

En los dos análisis filogenéticos, la posición de *Sobrarbesiren* como sirenio basal se mantiene estable, bien como taxón hermano de un grupo Dugongidae en el que queda anidado Trichechidae, o bien como parte de la politomía compuesta por taxones del Eoceno y *Eosiren imenti* dentro del grupo Pan-Sirenia definido por Vélez-Juarbe y Woods (2019). La resolución para los sirenios del Eoceno es mayor en el análisis filogenético 1 que en el análisis filogenético 2. Sin embargo, en ambos casos los índices de consistencia, los valores de soporte de Bremer y los valores del Bootstrap son bajos y la topología del árbol es susceptible de cambiar al añadir nuevos taxones de sirenios.

Aunque *Sobrarbesiren* es recuperado como el grupo hermano de Dugongidae en el análisis filogenético 1, no ha sido atribuido a esta familia por dos razones principales: primero, porque la definición de Dugongidae se basa en apomorfías y requiere que los miembros de este clado carezcan del P<sup>5</sup> y del canal alisfenoidal, ambos presentes en *Sobrarbesiren*, así como una reducción del pubis y la pérdida de las capacidades locomotoras terrestres (Domning, 1994). Aunque probablemente *Sobrarbesiren* carecía de una capacidad de locomoción terrestre *sensu stricto*, aún conserva un pubis bien desarrollado y unas extremidades posteriores funcionales (ver Capítulo 7 de esta Tesis Doctoral), a diferencia de las especies de dugongíidos que se conocen hasta el momento. Segundo, porque los árboles de consenso obtenidos tienen poco soporte, por lo que la topología del árbol sufre grandes cambios al

POSICIÓN FILOGENÉTICA DE SOBRARBESIREN CARDIELI



**Figura 6.7. a,** Árbol de consenso estricto obtenido en el análisis filogenético 2, que está basado en la matriz de caracteres de Vélez-Juarbe y Woods (2019). Los números que aparecen sobre las ramas representan valores de soporte de Bremer sobre 1. Los números bajo las ramas representan valores de Bootstrap sobre 50. **b,** Árbol que representa la restricción aplicada al análisis.

incluir nuevos taxones como queda evidenciado en la propuesta filogenética de Vélez-Juarbe y Woods (2019). El colapso de los nodos basales en esta propuesta filogenética, y la definición del grupo Pan-sirenia, pone de manifiesto la necesidad de una revisión de los taxones eocenos, especialmente en el caso de las especies europeas entre las que existen numerosas controversias, como la pertenencia o no de *Prototherium intermedium* a este género, si *Prototherium solei* y *Prototherium montserratense* son especies válidas, pertenecen a *Prototherium*



*intermedium* o son subespecies de este taxón, tal y como han propuesto algunos autores (Balaguer y Alba, 2016; Bizzotto, 2005; Domning et al., 1994), o la relación de la especie húngara *Sirenavus hungaricus* con el resto de taxones europeos. *Sirenavus* únicamente aparece incluido en los cladogramas de Sagne (2001a) y Voß (2013). En la propuesta filogenética de Sagne (2001a) es recuperado como taxón hermano del clado que incluye a *Prototherium*, “*Halitherium*” y los dugóngidos post-Eocenos, mientras que en la propuesta de Voß (2013) se encuentra en una posición más basal, siendo el taxón hermano de *Eotheroides aegyptiacum*. Al incluirlo en el análisis filogenético 2, *Sirenavus* genera el colapso del grupo sirenia, así que la posición de este taxón en el árbol filogenético de los sirenios continúa sin resolverse.

El origen de la familia Trichechidae es otra de las cuestiones que también permanecen sin resolverse dentro del Orden Sirenia. La hipótesis de que Trichechidae evolucionó a partir de Protosirenidae ha sido planteada por diversos autores (Domning et al., 2017; Domning y Hayeck, 1986; Sagne, 2001a; Savage, 1977), pero su posición continúa variando en función de las propuestas filogenéticas. Trichechidae aparece como clado hermano de Dugongidae o anidado en un Dugongidae parafilético (p. ej., Díaz-Berenguer et al., 2018a; Domning, 1994; Springer et al., 2015; Velez-Juarbe et al., 2012; Vélez-Juarbe y Domning, 2014a; Velez-Juarbe y Wood, 2019). El registro fósil de Trichechidae comienza en el Oligoceno superior de Europa con el miosirerino *Anomotherium* Siegfried, 1965, de manera que existe un gap en el registro fósil entre este grupo y las familias del Eoceno. La inclusión de *Sobrarbesiren* en las matrices de datos no ha permitido resolver esta incógnita, ya que en la propuesta filogenética de Díaz-Berenguer et al. (2018a) Trichechidae vuelve a anidarse en un Dugongidae parafilético, y tanto en la propuesta de Vélez-Juarbe y Woods (2019), como en el análisis filogenético 2, *Sobrarbesiren* forma parte de una politomía junto con el resto de los taxones del Eoceno y *Eosiren imenti*, excepto *Prorastomus*, que es recuperado como taxón hermano.

La inclusión de nuevas especies en las matrices de datos podría permitir establecer una división más clara entre Dugongidae y Trichechidae, y obtener más datos sobre el origen de Trichechidae y sobre las relaciones filogenéticas de los sirenios del Eoceno. En cualquier caso, en ese hipotético escenario, *Sobrarbesiren* probablemente se mantendría como un sirenio basal.



# PALAEOCOLOGY OF *SOBRARBESIREN CARDIELI*

# 7

## *Contents*

7.1. Introduction .....	257
7.2. Palaeoecological inferences of the axial skeleton and forelimb.....	258
7.3. Functional morphology of the hind limbs of <i>Sobrarbesiren</i> .....	261
7.3.1. Background on the sirenian hind limb bones .....	261
7.3.2. Functional morphology .....	262
7.3.3. Basal sirenians swimming modes .....	268
7.4. Microanatomical features .....	273
7.4.1. Background on the histology and microanatomy of the sirenian skeleton	273
7.4.2 Materials and methodology .....	274
7.4.3. Results and comparison .....	274
7.4.4 Discussion .....	277



## 7.1. Introduction

The Eocene basal sirenian *Sobrarbesiren cardieli* has been described from 173 bones including skulls, vertebrae, ribs, and bones of the limbs of at least eight individuals in different ontogenetic stages, which have allowed to approximate a good idea of the overall appearance of this animal (**Fig. 7.1**). *Sobrarbesiren* is a medium-sized quadrupedal sirenian that shows clear adaptations to life in water, such as pachyosteosclerotic bones, retracted nares, a shortened neck, an unfused sacrum, a rod-like ilium, relatively short hind limbs with respect to the forelimbs, and an almost incipient flattened tail, which are combined with terrestrial characters, such as well-developed hind limbs which preserve a strong sacroiliac connection. In this morphological frame, some questions arise: what can be inferred about its feeding behaviour?, what is the role of the *Sobrarbesiren* hind limbs in locomotion?



**Figure 7.1.** Life restoration based on cranial and postcranial bones of the middle Eocene (Lutetian) sirenian *Sobrarbesiren cardieli* (Díaz-Berenguer et al., 2018a), and other palaeontological and geological data of the CS-41 fossil site. *Sobrarbesiren*, from the northeastern Atlantic coast (Bay of Biscay, Spain), is the first adequately-known quadrupedal sirenian from Eurasia, which inhabited near a deltaic plain. Paleoreconstruction by Rosa Alonso. Reproduced with permission of the Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza.

Based on the descriptions included in the Chapter 5 of Systematic Palaeontology of this doctoral thesis, some paleoecological inferences are developed, with special interest in the functional morphology of the hind limb bones. Furthermore, the bone microanatomy of the innominate bone and femur of *Sobrarbesiren* is described. Part of the results here discussed are based on the two previous works published by the author of this doctoral thesis (Díaz-Berenguer et al., 2018a, 2019).

## 7.2. Palaeoecological inferences of the axial skeleton and forelimb

### Feeding behaviour

One of the characteristics of sirenians is the presence of a deflected rostrum, a feature related with bottom feeding (Domning, 2001a). In the transition from a land habitat to marine environments, sirenians probably exploited freshwater plants as feeding resources before acquiring a seagrass-based diet (Domning, 2001a; Savage et al., 1994). The basal sirenian “prorastomids”, which show a minimal rostral deflection, are hypothesized as not being specialized in bottom feeding and instead on floating plants in rivers, lakes or estuarine environments (Savage et al., 1994). *Sobrarbesiren* shows a deflected rostrum (32°), although low compared with other basal sirenians (see comparisons in Chapter 5), supporting that it was specialized in bottom feeding.

The width of the rostrum and the mandibular symphysis have been also proposed as good indicators of diet (Domning, 2001a; Savage et al., 1994). A broad rostrum and mandibular symphyses, as present in protosirenids, are related with less selective seagrasses consumers, meanwhile narrow ones as that of “prorastomids” and basal dugongids are characteristic of selective browser animals (Domning, 2001a; Savage et al., 1994). “Prorastomids” and basal dugongids probably fed in freshwater, which required a selective browsing behaviour to feed on a highly diverse vegetation (Domning, 2001a; Savage et al., 1994). Nevertheless, isotopic data show that seagrasses are already an important component in the diet of basal sirenians as protosirenids and Eocene dugongids (Clementz et al., 2009). According with Domning (2001a), trichechids, which use to feed in freshwater plants, have broader symphyses than basal sirenians, but they combined it with prehensile lips. In addition, the presence of the complete sirenian dental formula (3.1.5.3) in basal sirenians is also related with grasping food and intraoral manipulation, whose role is replaced in younger taxa with a reduced dental formula from the plesiomorphic sirenian condition, for vibrissae, enlarged tips and symphyseal masticating pads (Savage et al., 1994).

Despite the morphology of the mandibulae of *Sobrarbesiren* is unknown, its rostrum is narrow, suggesting a narrow mandibular symphysis. Besides, *Sobrarbesiren* possess a small infraorbital foramen that, as proposed by Savage et al. (1994, p: 447), implies “a less massive sensory-

nerve and blood supply to the vibrissae and snout muscles, and hence less development and dexterity of the upper lips that provide modern manatees with such fine manipulative ability". In addition, the dental formula proposed for *Sobrarbesiren* (2.1.5.3) shows a reduction in the number of incisors but preserving all the check tooth.

The rostral deflection has been proposed as an ecomorphological tool which, combined with other proxies as the body size and the tusk morphology, allows to obtain more precise ecological inferences (Domning, 2001a; Velez-Juarbe et al., 2012). *Sobrarbesiren* is a medium sized sirenian, with lens-shaped tusk and a low rostral deflection compared with non-"prorastomid" sirenians. According to its body size, *Sobrarbesiren* could feed in relatively shallow waters as proposed for other similar in size fossil sirenians (Vélez-Juarbe and Domning, 2012), but its low rostral deflection probably indicates that *Sobrarbesiren* was not capable of maintaining a horizontal position of its body during feeding, contrary to sirenians with a very high angle of deflection (Vélez-Juarbe and Domning, 2012). Domning and Beatty (2007) suggest that a low rostral deflection is present in taxa that stay in one spot and dig for feeding, rather than displacing continuously forward while feeding. A similar behaviour can be inferred for *Sobrarbesiren*.

The existence of seagrasses in the Ainsa Basin during the Eocene is confirmed by the presence of some species of benthonic foraminifera associated with this kind of angiosperms (Mateu-Vicens et al., 2012). Thus, *Sobrarbesiren* probably fed mainly on seagrasses, but in a less efficient manner than extant sirenians, and was a more selective browser.

### **Aquatic features of the postcranial axial skeleton**

The vertebral column of *Sobrarbesiren* is modified from the plesiomorphic condition of "prorastomids". The narrow anteroposteriorly cervical centra of *Sobrarbesiren* indicates that its neck is shortening, interpreted as an aquatic adaptation of non-prorastomid sirenians (Domning, 2000), with the most extreme example being the reduction of the number of cervical vertebrae in extant manatees from seven to six (Buchholtz et al., 2007). This shortening of the neck happens at the same time that the reduction of the hind limb begins, both related with hydrodynamic and hydrostatic control of the body, and simultaneously the tail enlarges (Domning, 2000). *Sobrarbesiren* combines all these features, as evidenced by the anteroposteriorly compressed cervical vertebrae, the diminished size of the hind limbs compared with the forelimbs, and the enlarged transverse processes of the caudal vertebrae that indicate and at least incipient horizontal tail.

The post-thoracic vertebrae of *Sobrarbesiren* have straight to directed forward neural spines, indicating the presence of an anticline vertebrae, not described in any other sirenian. In addition, the unlevelled centra of these post-thoracic vertebrae probably results in an inclined tail. More vertebrae are needed to understand the configuration of the vertebral column and tail of *Sobrarbesiren*.

Sirenians develop swollen and dense bones (i.e. pachyosteosclerotic bones) as a hydrostatic adaptation to life in water (Domning and Buffrenil, 1991) (see section 7.4 about microanatomy of the sirenians bones). The ribcage of *Sobrarbesiren* is composed by swollen and dense bones. This condition is related to herbivorous shallow swimmers that do not need to get high speeds for feeding and live at water depths above 10 metres, where the lungs do not collapse at its necessary a ballast to remain submerged (Domning, 2000). On the contrary, other basal sirenians such as protosirenids, possess osteosclerotic but not pachyostotic ribs without synovial joints, which have been related to a different breathing mechanism (Sickenberg, 1934), and a capability of swimming at greater depths (Zalmout and Gingerich, 2012). In addition, *Sobrarbesiren* possess very swollen anterior banana-like ribs combined with thinner medial and posterior ribs. This kind of structure of the ribcage evidence that, on the contrary of extant sirenians, primitive taxa have not yet developed a horizontal diaphragm and elongated lungs (Domning, 2000).

### **Aquatic features of the forelimbs**

The shortening of the neck above mentioned is related to the transformation of the forelimbs in paddle-like limbs, which work as hydrodynamic control surfaces and which efficacy improve when the forelimb displaces far from the buoyancy centre (Domning, 2000). Thus, probably the forelimbs of *Sobrarbesiren* are displaced anteriorly in the body as shown in **Figure 5.1**.

As discussed in the Chapter 5, the sickle-shaped scapula and the humerus of *Sobrarbesiren* are similar in shape to some Eocene dugongids as *Eotheroides*, which are considered obligately aquatic animals with paddle like forelimbs (Zalmout and Gingerich, 2012). In addition, the metacarpals of *Sobrarbesiren* are elongated as in non-prorastomids sirenians (Domning, 2001b), but not the phalanx. Thus, the forelimbs of *Sobrarbesiren* are probably paddle-like but slightly different from that of Eocene dugongids. Although a deep study is necessary to hypothesize about the role in swimming or displacing of the forelimb of *Sobrarbesiren*, some hypothesis can be raised. Extant sirenians use their limbs mainly for steering and paddling short distances along the sea floor (Cooper, 2018). *Dugong* have short acromion processes (Kaiser, 1974, figure 58 D-E) meanwhile extant manatees have elongated acromion processes projected forward, a condition specially marked in *Trichechus manatus* in which this process extends further the glenoid cavity (Kaiser, 1974, figure 58 F-I). Domning (1977) suggests that the elongated acromion process of manatees can be related to a greater ability to abduct the forelimb than that of dugongids. According to Domning (1977), this together with a larger lesser tuberosity than the greater tuberosity of the humerus, and wider manubrium, can be related to a major capability of manoeuvring with the flippers in restricted bodies of water. *Sobrarbesiren* lacks the features of the manubrium and humerus present in manatees, but it shows an autapomorphic hook-shaped acromion process of the scapula, which extends just to the dorsal border of the glenoid fossa, but its extended acromion is directed backwards, contrary to manatees. Trichechids have a short olecranon but it is longer in



*Dugong* (Kaiser, 1974, plate 60) as in *Sobrarbesiren*, and both extant sirenians possess a mobile elbow (Cooper, 2018). Thus, the morphology of the ulna of *Sobrarbesiren* indicates that it had a mobile elbow. So, *Sobrarbesiren* combines an elongated acromion process of the scapula as *Trichechus manatus* with an elongated olecranon as *Dugong*. Further, the hands of *Sobrarbesiren* combines elongated metacarpals as that of extant sirenians, with short phalanx. All these features suggest differences in the capability of movement of the forelimb in displacing either for swimming or for steering on the floor in *Sobrarbesiren* than in living sirenians. Probably, *Sobrarbesiren* combined both fore- and hind limbs for quadrupedal locomotion on the sea floor (see 7.3. Functional morphology of the hind limb bones).

Nevertheless, all these inferences must be taken with caution because quadrupedal basal sirenians have a different body configuration than that of extant sirenians, which lack external hind limbs. In addition, the exclusive features of the post-thoracic vertebrae of *Sobrarbesiren* without modern sirenian analogs hinders the interpretations.

Thus, *Sobrarbesiren* was a slow swimmer that feeds in the seagrasses of shallow waters. The characteristics above exposed indicates a clear aquatic adaptation of the body of *Sobrarbesiren*, though they are combined with some preserved terrestrial characters. The anterior thoracic vertebrae have tall neural spines, indicating the presence of a nuchal ligament that could support the head as proposed for other quadrupedal sirenians as “prorastomids” and protosirenids (Domning, 2001b; Domning y Gingerich, 1994), and the hind limbs are still functional. A study of the implication of the hind limbs of *Sobrarbesiren* in locomotion is developed in the next section.

## 7.3. Functional morphology of the hind limbs of *Sobrarbesiren*

### 7.3.1. Background on the sirenian hind limb bones

Three basal sirenian families are known in the Eocene, including semiaquatic and aquatic quadrupedal (Prorastomidae, Protosirenidae, and *Sobrarbesiren*) and completely aquatic Dugongids.

*Pezosiren portelli* from the Lutetian of Jamaica is the better known “prorastomid” by the most complete skeleton, including the innominates, patella, femur and tibia (Domning, 2001b).

Protosirenid hind limbs have only been described for the genus *Protosiren*. Abel (1904) was the first to describe an innominate of *Protosiren*. This Lutetian fossil, found in Egypt, was first identified as “*Eotherium*” and later assigned to *Protosiren fraasi* (Sickenberg, 1934). Abel (1904) recognized the primitive characteristics of the innominate, including a large and deep acetabulum, and proposed the existence of a still functional femur for this taxon. The most complete known skeleton of *Protosiren* is that of *Protosiren smithae* from the late Bartonian-early Priabonian of Egypt (Domning and Gingerich, 1994). This specimen preserves for the

first time the patella, femur, tibia, and fibula. *Protosiren sattaensis* from the Bartonian of Pakistan, is described from a quite complete vertebral column, ribs, and innominates (Gingerich et al., 1995). Gingerich et al. (1997) published new remains assigned to *P. sattaensis* from the same stratigraphic level as the type specimen, including one innominate and a left femur. The only fossil of the hind limbs of a protosirenid found in the New World is a partial innominate from the Bartonian of the USA (South Carolina) assigned to the genus *Protosiren* (Beatty and Geisler, 2010).

Eocene dugongids are already fully aquatic animals, which lack external hind limbs and used the tail as the main propulsive element for swimming (Domning, 2000). Only vestigial innominates and femora are known for this family. From Africa (Egypt), innominates and femora are known in the early Priabonian species *Eotheroides sandersi* and in the late Priabonian species *Eosiren libyca* (Andrews, 1906; Siegfried, 1967; Stromer von Reichenbach, 1921; Zalmout and Gingerich, 2012). *Eotheroides clavigerum* from the early Priabonian of Egypt, preserves the innominates (Zalmout and Gingerich, 2012). In Europe, sirenian innominates and femora are known in the taxon “*Halitherium*” *taulannense* from the Priabonian of France (Sagne, 2001a), and in *Sirenavus* sp. from the late Eocene of Hungary (Kordos, 2002). Incomplete innominates are also described in *Prototherium intermedium*, from the Priabonian of Italy, and in *Prototherium? montserratense* from the Bartonian of Spain (Bizzotto, 1983; Pilleri et al., 1989). Stromer von Reichenbach (1921) described the innominates of *Prototherium veronense*, from the late Lutetian of Italy, but the origin and age of this material are not clear. From the New World, only the partial left innominate of an Eocene dugongid from North Carolina has been identified as *Eotheroides* sp. (Zalmout and Gingerich, 2012), having previously been assigned to *Protosiren* sp. (Domning et al., 1982).

The hind limbs of sirenians, in particular the innominate bones, are considered to be a key trait in basal sirenian evolution (Domning, 2000; Gingerich et al., 1995; Zalmout and Gingerich, 2012) but comparisons of Eocene sirenian hind limbs are scarce in the literature (e.g., Abel, 1904; Stromer von Reichenbach, 1921; Zalmout and Gingerich, 2012), probably because of the scarcity of non-vestigial (i.e., still functional) elements in the fossil record.

In this section, a morphofunctional interpretation of the *Sobrarbesiren* hind limbs are developed based on the description and comparisons included in the Chapter 5 of this doctoral thesis. The aim of this section is providing key insights into the earliest stages of the evolution of locomotion in these marine mammals. The results here exposed were published in Díaz-Berenguer et al. (2019).

### 7.3.2. Functional morphology

#### Hip Joint

The acetabular fossa and the femoral head of the basal sirenians show important differences related to their capacity for hind limb movement. The innominates of *Sobrarbesiren* preserve a deep acetabulum that is rounded in shape, a large acetabular fossa, and a narrow acetabular notch, in accordance with the rounded morphology of the femoral head MPZ 2017/55 (**Figs. 5.38, a-b and 5.41, i-j**). A hemispherical femoral head suggests that the femur is capable of rotation and provides evidence for broad motion at the hip joint. The hip joint of *Sobrarbesiren* is capable of flexion and extension movements in the parasagittal plane, evidenced by the elevated anterior lip of the acetabulum, and abduction movements, thanks to the low and slightly concave dorsal border of the acetabulum. In turn, protosirenids show a crescent-shaped, shallower acetabulum, except for *Protosiren fraasi* (**Fig. 5.40, c-e**), and a smaller acetabular notch in addition to a flattened femoral head that lacks the fovea capitis. According to Adam (2018: 471), the absence of a fovea capitis femoris is evidence of the loss of the round ligament “which normally maintains the femoral head within the acetabulum of the pelvis in mammals that have weightbearing hip joints.” The absence or reduction of the fovea capitis femoris, like the modification of the acetabular fossa, is an argument broadly used as evidence of adaptation to aquatic life in marine mammals such as Archaeoceti (e.g., Bebej et al., 2015; Gingerich et al., 2001; Gingerich and Cappetta, 2014). Nonetheless, various graviportal mammals, such as desmostylians and proboscideans (Domning, 2002; Shil et al., 2013, respectively), lack the fovea capitis, indicating that it is possible to do without this structure and still support one’s weight on land. However, the absence of the fovea capitis in the femur of *Protosiren smithae* is clearly a derived condition from the femur of the “prorastomid” *Pezosiren*. The fovea capitis is also present in Eocene proboscideans (Court, 1994). In protosirenids, moreover, the reduction in size of the acetabular fossa, where the round ligament is anchored, is evidence of a reduction in the capability of movement of hind limb in this sirenian family. Whether the fovea capitis is present or absent in the femora of *Sobrarbesiren* is unknown, but the acetabular fossa of *Sobrarbesiren* is proportionally bigger than that of protosirenids (**Fig. 5.40, b-e**), occupying almost the entire anteroposterior length of the acetabulum. Therefore, the presence of the round ligament in the Spanish taxon cannot be ruled out.

A different morphology of the femoral head articular surface implies a different capacity for hind limb movements. *Pezosiren* has a spherical femoral head and *Sobrarbesiren* a hemispherical one, and both have deep acetabula (**Fig. 5.42, a-c and d-g**), evidencing a wide hip joint range of motion. By contrast, the femoral head of *P. smithae* is flattened and mediolaterally elongated, in accordance with the acetabular morphology of the innominate (**Fig. 5.42, h, i**). This indicates that *P. smithae* was capable of a smaller variety of limb movements in comparison with *Pezosiren* and *Sobrarbesiren*. Indeed, the morphology of the femoral head of *P. smithae*, together with its inclined acetabulum, its long axis directed anteroventrally-posterodorsally, and its low dorsal and ventral acetabular borders, implies a tendency for movement of the hip joint in one direction. If, as proposed by Gingerich et al. (1997), the morphology of the femur of *Protosiren sattaensis* is similar to that of *P. smithae*, a similar capacity

for limb movement can be inferred. The form of the femoral head in mammals reflects the position of the femoral long axis relative to the body axis (Jenkins and Camazine, 1977). There is a significant difference in the angle formed by the margin of the articular surface of the femoral head with the femoral long axis between *Pezosiren* (56°) and *P. smithae* (36°), indicating a more adducted position of the femur in the latter. The absence of a complete femur in *Sobrarbesiren*, including a femoral head, prevents us from inferring the femur position in relation to the body axis.

In addition, the innominates and femur of *Sobrarbesiren* preserve several insertions for muscle attachment that testify a fully functional hip joint and well control of thigh movements. The roughened area, just anterior to the acetabulum observed in *Sobrarbesiren* (**Fig. 5.37-38**), is the point of origin of the *rectus femoris*, which would be attached to the deep furrow at the base of the patella of *Sobrarbesiren* (**Fig. 5.43**) via the quadriceps tendon (Getty and Sisson, 1975). The *rectus femoris* inserts on the tibial tuberosity in extant proboscideans, which lack a dorsal furrow in the patellar base (Weissengruber et al., 2006).

The iliopectineal eminence also present on the innominates of *Sobrarbesiren* (**Fig. 5.37, a-b: ie**) is where the *pectineus muscle* originates. This muscle attaches to the medial side of the femoral shaft. The presence of the lesser trochanter and a rudimentary third trochanter in *Sobrarbesiren* (**Fig. 5.41, a: tt**) suggests that the iliopsoas and the *gluteus superficialis* or the *gluteus medius muscles* are still present. The *iliopsoas*, the *pectineus*, and the *gluteus superficialis muscles* are involved in the flexion of the hip joint and the *gluteus medius* in its extension, and moreover, the *iliopsoas* takes part in the lateral rotation of the thigh. The *pectineus muscle* also takes part in the adduction of the thigh, and the *gluteus superficialis* and the *gluteus medius muscles* in the abduction of the limb. The presence of the *adductor magnus muscle* is also proposed. According to Bebej et al. (2012), this muscle inserts along the lateral surface of the femur, and it is involved in the extension and adduction of the hip joint. It has been associated with the strong lateral keel observed in the remingtonocetid femora (Bebej et al., 2012). Nevertheless, the *adductor magnus* inserts on the medial condyle of the femur in hyracoids (Murie and Mivart, 1865). The lateral side of the femur of *Sobrarbesiren* has a very small and low lateral ridge (**Fig. 5.42**) in comparison with the strong lateral keel of remingtonocetids, that could be also related to the presence of the *adductor magnus muscle* in *Sobrarbesiren*. However, some of the structures, such as the lesser and third trochanters, where the *iliopsoas* and the *gluteus superficialis muscles* must have inserted, are reduced in size in *Sobrarbesiren* in comparison with the quadrupedal amphibious *Pezosiren* (**Fig. 5.42, a-c**). There is thus a less powerful flexion of the hip joint compared with the Jamaican taxon.

In addition, *Sobrarbesiren* shows an expanded ischium compared with *Pezosiren*, similar to that of protosirenids. In spite of the general reduction in the innominate structures observed in non-prorastomid sirenians, exemplified by rodlike ilia or decrease in size of the obturator foramen, curiously the ischia tend to expand. Bebej et al. (2015) proposed that in semiaquatic

PALAEOECOLOGY OF SOBRARBESIREN CARDIELI

**Table 7.1.** Summary of differences in hind limb morphologies in early sirenians (modified from Díaz-Berenguer et al., 2019).

	<i>Sobrarbesiren cardieli</i>	<i>Pezosiren portelli</i>	<i>Protosiren</i> spp.	
<b>Innominate bone</b>	Ilium	Rodlike ilium	Expanded ilium	Rodlike ilium
	Ilium spines	Lateral spine that appears abruptly with a flattened and rugose surface, and posterior spine present	Dorsal crest with a flattened and rugose surface	Lateral spine that appears softly
	Sacroiliac joint	Present but reduced	Present	Absent
	Acetabulum	Rounded and deep with a flattened acetabular surface	Rounded and deep with a flat acetabular surface	Rounded and shallow in <i>P. fraasi</i> and crescent shaped, shallow with an inclined acetabular surface in <i>P. smithae</i> and <i>P. sattaensis</i>
	Obturator foramen	Reduced in size and teardrop shaped	Large and teardrop shaped	Reduced in size and oval less so in <i>P. sattaensis</i> that is oval but enlarged
	Pubic symphysis	Long	Long	Long, less so in <i>P. sattaensis</i> that is absent
	Ischium	Dorsoventrally expanded	Narrow	Dorsoventrally expanded
<b>Femur</b>	Femoral head	Hemispherical	Spherical with fovea capitis	Flattened, lacks the fovea capitis in <i>P. smithae</i>
	Third trochanter	Present but reduced	Present	Absent in <i>P. smithae</i>
	Femoral shaft	Gentle torsion of the femoral distal edge	Femoral shaft straight	Strong torsion of the femoral distal edge in <i>P. smithae</i>
	Femoral condyles	Medial condyle bigger than the lateral	Femoral condyles similar in size	Lateral condyle bigger than the medial in <i>P. smithae</i>
<b>Patella</b>		Teardrop shaped with one femoral facet	Teardrop shaped with one femoral facet	Rounded with two femoral facets in <i>P. smithae</i>
<b>Tibia</b>	Tibial shaft	Not known	Torsion towards medial	Torsion towards lateral in <i>P. smithae</i>

<b>Fibula</b>	Procesus lateralis fibulae	Present	Not known	Absent in <i>P. smithae</i>
<b>Especimen number</b>		Left and right innominate bones MPZ 2017/47-48, Patellae MPZ 2017/ 51-52, Left femur and femoral head MPZ 2017/53 and 55 and Left fibula MPZ 2017/56	Left and right innominate bone, USNM 517464; left femur, USNM 517465; left tibia, USNM 517466 and patella, unnumbered	<i>Protosiren smithae</i> left and right innominate bone, femur, tibia, fibula and patella casts, USNM 94810 (CGM 42292). <i>Protosiren sattaensis</i> left and right innominate bones casts GSP-UM 3001
	<b>References</b>	This article	Domning (2001b)	Abel (1904); Gingerich et al. (1995); Domning and Gingerich (1994); Gingerich et al. (1997)

archaeocetes an expanded ischiatic table is related to the presence of powerful muscles for the retraction of the hind limbs during swimming. This might also be an explanation for the expansion of the ischia in non-prorastomid quadrupedal basal sirenians.

**Knee Joint.** The small fossae for the insertion of the medial and lateral collateral ligaments, the cruciate ligaments and the *popliteus muscle*, which control the stability of the knee, are present in the femur of *Sobrarbesiren*. This, in conjunction with a broad patellar surface, the presence of a large patella with an insertion area for the patellar ligaments, and the well-developed femoral condyles, indicates that *Sobrarbesiren* had a muscled knee comparable to that of terrestrial mammals.

The articular condyles of the femur are directed posteriorly in *Sobrarbesiren*, *Pezosiren*, and *Protosiren*. This indicates that the knee always remained flexed (Gingerich et al., 1990). According to Court (1994: 324), “in medial view, a line drawn from the posterior-most extent of the inner condyle to its anterior margin, when orientated in the horizontal plane, reflects the position of maximum articular congruence at the knee and the likely habitual posture of the femur.” This method has been used to infer the femur posture in different quadrupedal animals, such as *Numidotherium kobolense* (Court, 1994) and some desmostylians (Domning, 2002), among others. By this criterion, the femur of *Sobrarbesiren* would have habitually inclined about 51° from the vertical in resting posture. Similar angles are recovered for *Pezosiren* (53°) and *P. smithae* (49°), indicating a similar normal resting posture of the femur. *Sobrarbesiren* and *P. smithae* share a feature not observed in the “prorastomid” *Pezosiren*: torsion of the femoral shaft (**Fig. 5.42, c, g and j**). When the femoral head of *P. smithae* is positioned in accordance with the long axis of the acetabulum, then the proximal extremity of the femur is turned laterally, the long axis of the femoral head is directed anteromedially-posterolaterally and the distal extremity laterally deviated. Thus, probably *P. smithae* would have had an abducted knee in the normal resting posture. Other taxa with a distal torsion of the femur

are the marine sloth *Thalassocnus* (Amson et al., 2015b) and the Eocene archaeocete whale *Basilosaurus isis* Andrews, 1904 (Gingerich et al., 1990), in both cases related with an abducted position of the knee. Even in the absence of a complete femur, a similar posture can be inferred for *Sobrarbesiren*. The only dugongid femora that show a torsion are that of *Eotheroides sandersi* and the femur UM 101226 of *Eosiren* sp. (Iyad Zalmout, personal communication).

Tibiae are only preserved in *Pezosiren* and *P. smithae*, but there are also some differences between the tibiae of these taxa. The tibia of *Pezosiren* (USNM 517466) has a prominent and elongated cnemial crest and the shaft shows medial torsion (Domning, 2001b). The cnemial crest of the tibia of *Protosiren* (CGM 42292) is shorter and is limited to the first third of the shaft, and the distal midshaft is directed laterally and shows a lateral torsion relative to the proximal end. By contrast, the distal midshaft of *Pezosiren* is slightly directed medially. This difference in the torsion direction of the tibia, in conjunction with the torsion of the femur of *Protosiren*, highlights a different position of the limb with respect to the sagittal body axis from that in *Pezosiren*. Although the tibia of *Sobrarbesiren* is not known, the fibula shows a lateral torsion of its distal extremity (**Fig. 5.45**). This, together with the lateral torsion of the femora of *Sobrarbesiren*, when it is positioned with its distal extremity parallel to the frontal plane, albeit less strong than in *Protosiren*, suggests a position of the hind limb similar to that of *P. smithae*.

The tibia of *P. smithae* (specimen CGM 42292, cast) is surprisingly long with respect to the femur, considering that the zeugopodium of this animal is in a process of reduction. The estimated ratio between the tibia total length and the femur total length is 0.94, even though the tibia of *Protosiren* lacks the distal epiphyses. If this proportion is accurate, it suggests the hypothesis that prior to the incipient process of reduction in the sirenian zeugopodium, there was an elongation of the tibia in protosirenids related to adaptation to aquatic life. A tibia proportionally longer relative to the femur is a feature found in mammals secondarily adapted to aquatic life, such as marine sloths (Muizon and McDonald, 1995) or pinnipeds (Berta and Ray, 1990). The femur and tibia of *Pezosiren* were recovered as isolated fossils in two different bonebeds from the same stratigraphic section (Domning, 2001b), so they pertain to different individuals and comparisons cannot be made to test this initial hypothesis.

The femoral facet of the patella is subdivided into medial and lateral facets by a more or less salient ridge for articulation with the femur in many mammals, such as proboscideans (Shil et al. 2013), artiodactyls and perissodactyls (Pales and Lambert, 1971), among others. Patellae with a single femoral facet, like those in *Pezosiren* and *Sobrarbesiren* (**Fig. 5.44, d-e**), have been described in the basilosaurid archaeocete whales (Gingerich et al., 1990; Uhen, 2004). Gingerich et al. (1990) described the hind limbs of the Egyptian middle Eocene basilosaurid *Basilosaurus isis*. Unlike in sirenians, this archaeocete had a highly modified distal extremity of the femur, with two well-differentiated positions for the patella separated by a cylindrical ridge that is absent in the sirenian femora. This feature indicates that there was only one alternative position to the normal resting posture (Gingerich et al., 1990). Different



morphologies of the femoral facet of the patellae should be related with different morphologies of the patellar trochlea. Nevertheless, there are not significant differences in the development of the medial and lateral lips of the patellar trochlea between *Pezosiren*, *Protosiren* and *Sobrarbesiren* (**Fig. 5.42, c, g and j**) that can be related with the different morphologies of the patellae. So, its implication for the sirenian knee is unknown.

**Ankle Joint** No elements of the sirenian foot are known, so the characteristics of the sirenian ankle articulation remain unknown. Nevertheless, Díaz-Berenguer et al. (2018a) described the presence of the *processus lateralis fibulae* in the fibula of *Sobrarbesiren* as a plesiomorphy and as evidence of the retention of a mobile foot in this taxon. According to Davis (1964: 118), this process “separates the peroneal tendons into two groups: the long peroneal tendons lie immediately anterior to the process, while tendons of the brevis and tertius lie immediately behind it.” This process is also present in other taxa such as the quadrupedal proboscidean *Numidotherium kobilense* (Court, 1994), ursids and phocines (Berta and Ray, 1990), and in pakicetid whales (Madar, 2007), among others. All of the above are animals with a mobile foot involved in walking and/or swimming. The fibula of *Protosiren smithae* lacks this process, but the presence of a functional foot has also been proposed for this taxon related with the presence of the fibula (Domning and Gingerich, 1994). Nevertheless, this hypothesis could not be tested due to the absence of the distal epiphysis of the fibula, where articular facets with the tarsus are located, or more distal elements, which could clarify whether the animal might have had real control of its foot. The interpretation of the *processus lateralis fibulae* as a plesiomorphy in *Sobrarbesiren* implies that it was also present in more basal sirenians or previous ancestors. Thus, if we consider its absence in *Protosiren* as a derived condition, this indicates less control of the foot in this sirenian.

### 7.3.3. Basal sirenians swimming modes

The comparison between the hind limb bones of *Sobrarbesiren* and the rest of sirenians developed in Chapter 5 of this doctoral thesis, indicates that exists anatomical differences between the three quadrupedal sirenians (*Pezosiren*, *Protosiren* and *Sobrarbesiren*), which are resumed in **Table 7.1**. As exposed in the section 7.3.2., these differences have morphofunctional implications, which probably are related with some variability in the locomotor capabilities of the different taxa during the first stages of the evolution of sirenians.

The “prorastomid” *Pezosiren portelli* exemplify the most primitive condition. It has a normally unfused sacrum (although partly fused in old individuals) composed of three or four vertebrae connected by rigid articulation of the pleurapophyses, a still strong sacroiliac articulation, and caudal vertebrae that lack broad transverse processes. Thus, *Pezosiren* probably had an otter-like tail but with some dorsoventral flattening (Domning, 2001b). “Prorastomids” are considered amphibious quadrupeds that combined dorsoventral spinal

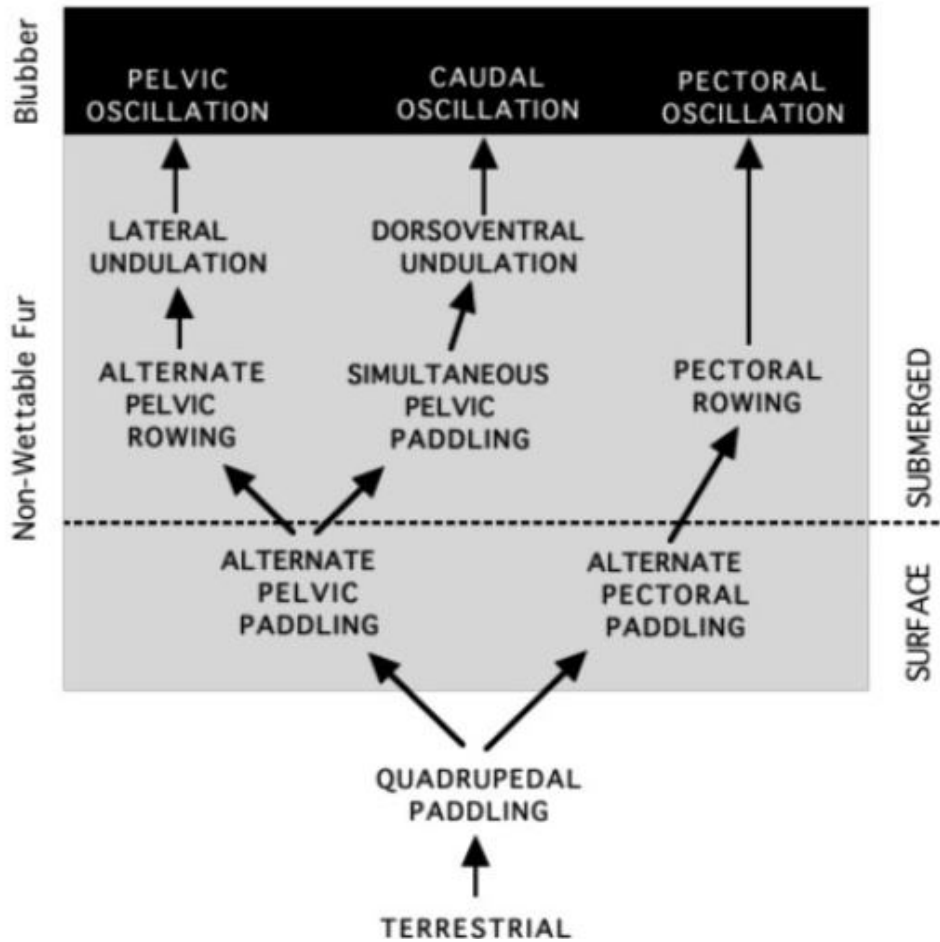
undulation with simultaneous pelvic paddling for swimming (Domning, 2000; 2001b). As proposed by Domning (2000), the next stage is represented by the protosirenid *P. smithae*. Protosirenids have a single sacral vertebra with elongated pleurapophyses, well-developed hind limbs without sacroiliac joint, and caudal vertebrae with broad transverse processes, evidencing the presence of an at least incipient horizontal caudal fin (Domning and Gingerich, 1994; Gingerich et al., 1995). They are interpreted as aquatic quadrupeds that swam by dorsoventral undulation of the enlarged tail and reduced hind limbs (Domning, 2000). The third stage is represented by Eocene dugongids, which lack external hind limbs and are obligate aquatic animals that swim exclusively with the tail (Domning, 2000). The dugongids *Eotheroides sandersi* and *Eotheroides clavigerum* from the Priabonian of Egypt are considered already to have had a tail fluke (Zalmout and Gingerich, 2012). Within this evolutionary framework, an intermediate stage of adaptation to aquatic life between the amphibious “prorastomids” and the aquatic quadrupedal protosirenids was proposed for *Sobrarbesiren* by Díaz-Berenguer et al. (2018a).

*Sobrarbesiren* presents a combination of different morphological features not known in any other sirenian: an unfused sacrum composed of an indeterminate number of sacral vertebrae, with short anteroposteriorly and dorsoventrally expanded pleurapophyses; a strong connection between the sacrum and the ilia; functional hind limbs (Díaz-Berenguer et al., 2018a); and probably a horizontally flattened tail, in accordance with the broad transverse processes of the caudal vertebrae (Fig. 5.23). No extant marine mammal shares this combination of characters. Semiaquatic animals, such as pinnipeds and sea otters, have a sacrum composed of three fused vertebrae and lack broad transverse processes in the caudal vertebrae, because the tail is not employed in swimming, instead they have embedded the hind limb toes in a flipper that they use as the main propulsive organ (Adam, 2018; Berta et al., 2015). Totally aquatic cetaceans have a vestigial innominate, with no bony connection to the vertebrae, and lacks defined sacral vertebrae and external hind limbs (Berta et al., 2015). Nevertheless, sirenians and cetaceans share several morphological traits adapted to a fully aquatic lifestyle, such as a reduction in the number of sacral vertebrae and the loss of the connection between the ilium and the sacrum, among others. The presence or absence of a connection between the sacrum and the ilium is considered evidence of different swimming modes in the archaeocete whales (Uhen, 2014 and references therein). Pakicetids, ambulocetids and remingtonocetids have a multivertebral sacrum that is solidly fused (e.g., Bebej et al., 2012; Madar, 2007; Madar et al., 2002; Thewissen et al., 2001), whereas protocetids show a great variety of stages in the sacral region. Protocetids with a solidly fused sacrum such as *Maiacetus* are considered to swim by alternate pelvic paddling (Gingerich et al., 2009). Protocetids such as *Rodbocetus* and *Natchitochia* Uhen, 1998, with an unfused multivertebral sacrum that is articulated with the innominates, are considered to swim by simultaneous pelvic paddling, in other words, with an active role played by the posterior limbs (Uhen, 2014). This assumption is based on the fact that they possess a strong sacroiliac articulation between the sacral vertebrae and the innominates, independently of the number

of sacral vertebrae (four vertebrae in *Rodbocetus* and two sacral vertebrae and two sacrocaudals in *Natchitochia*). Other protocetids such as *Georgiacetus*, which lacks the sacroiliac articular surface, are considered swimming by dorsoventral pelvic undulation (Uhen, 2014). The more derived basilosaurid archaeocetes have innominates disconnected from the vertebral column and a caudal fluke, and they are considered to have swum by caudal oscillation (Uhen, 2014). The hind limbs of basilosaurids are very small relative to their body size and have been interpreted as copulatory guides (Gingerich et al., 1990). Thus, the features observed in *Sobrarbesiren*, and other basal sirenians, are more similar to the condition described for archaeocete whales than to any extant animal. The similarity of the skeletal modifications between the cetaceans and sirenians in the transition from land to sea correspond to one of the classical examples of convergent evolution. According to Fish (1996 and references therein), in the secondary radiation of mammals into aquatic habitats, the drag-based swimming modes (with pelvic paddling) is considered a previous stage in front of the lift-based swimming modes (**Fig. 7.2**). Thus, regardless of the different uses of habitats among the basal sirenians (*Pezosiren*, *Sobrarbesiren* and *Protosiren*) and cetaceans (archaeocete whales) could have had, the similarity in morphology and swimming mode observed among some of these Eocene quadrupedal mammals would have been associated with similar constraints imposed on animals by the physical environment and with selection for adaptation for effective swimming (Fish, 1996).

The decrease of fusion between sacral vertebrae happens before the loss of the sacroiliac articulation in Eocene cetaceans during the course of their evolution (Buchholtz, 1998). This assumption is also consistent with the evolution of the sacral region in sirenians according to the fossil record. As proposed by Domning (2000), “prorastomids” such as *Pezosiren* possess an unfused multivertebral sacrum like that of the protocetid *Rodbocetus*, and a strong sacroiliac joint, and *Pezosiren* also swam by simultaneous pelvic paddling, though in this case combined with dorsoventral pelvic undulation (Domning, 2001b). Accordingly, when compared with cetaceans, the most primitive sirenians known are in a similar stage of adaptation to aquatic life as derived protocetids, at least in the evolution of the sacral region. When *Sobrarbesiren* is compared with the archaeocete whales, it could also coincide with derived protocetids, which have a reduced number of unfused sacral vertebrae and preserve the sacroiliac articulation as *Natchitochia* does (Uhen, 2014). Nevertheless, the auricular process of the sacral vertebrae of *Sobrarbesiren* is reduced compared with that of protocetids.

A strong sacroiliac articulation, evidenced by a large articular surface and the presence of the posterior iliac spine, thus indicates that *Sobrarbesiren* was capable of simultaneous pelvic paddling. Although the hind limbs of *Sobrarbesiren* are reduced in size compared to their forelimbs, its hip and knee joints testify a strong control of the hind limb and a capacity for making a great variety of movements. In addition, the presence of an unfused multivertebral sacrum in *Sobrarbesiren* is evidence of a flexible lumbocaudal region (Uhen, 2014). The post-sacral vertebrae of *Sobrarbesiren* recovered to date are scarce and it is not possible to



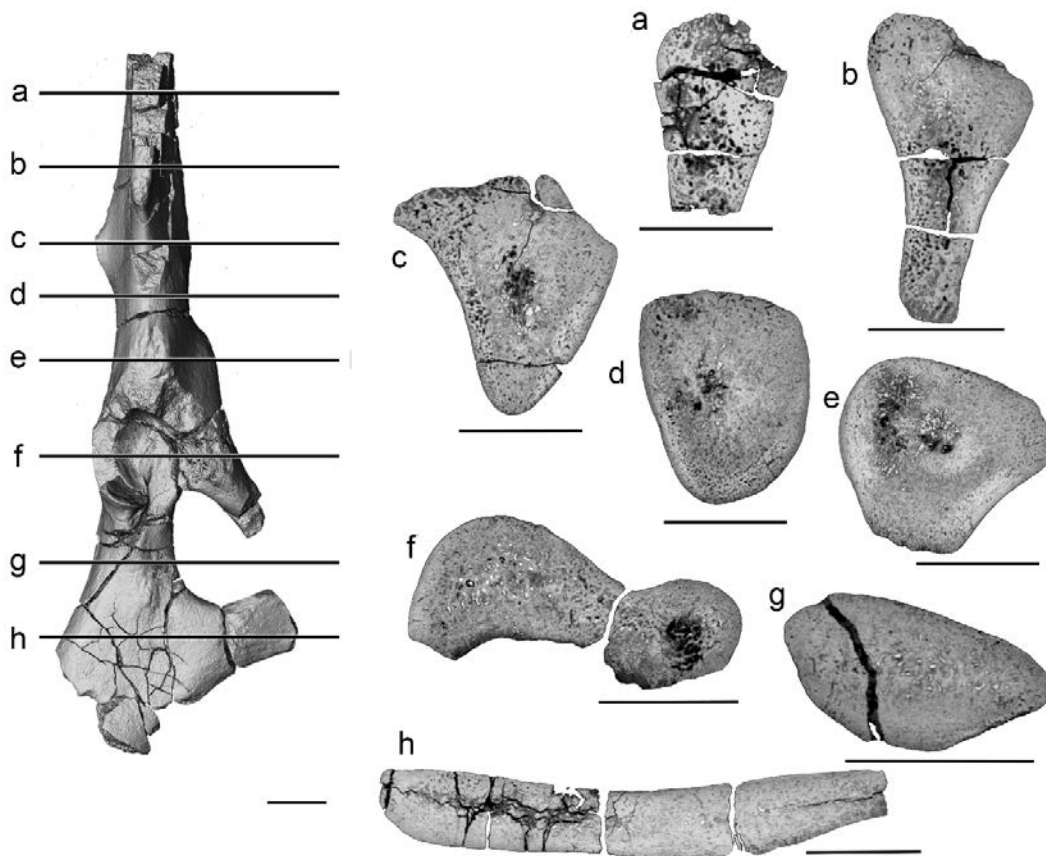
**Figure 7.2.** Sequence of swimming modes in the transition from terrestrial quadruped, drag-based propulsion and lift-based propulsion proposed by Fish (2016). Modified from Fish (2016).

hypothesize about the presence or absence of a fluke. However, the caudal vertebrae show broad transverse processes, indicating that *Sobrarbesiren* had an at least incipient horizontal tail fin. *Sobrarbesiren* probably combined dorsoventral pelvic undulation with simultaneous pelvic paddling to generate propulsion during swimming like other aquatic mammals, such as the river otter (*Lutra canadensis*) (Fish, 1994) or the “prorastomid” *Pezosiren*. If this is so, the development of a horizontal tail fin begins before the loss of the sacroiliac joint in sirenians, by contrast with what happens in the archaeocete whales. Protocetids are thought to have lacked a tail fluke, and the development of tail fins appears in the more derived archaeocetes of the family Basilosauridae (Uhen, 2014 and references therein).

With respect to protosirenids, several previous authors have discussed the theoretical locomotor capabilities of their hind limbs in both terrestrial and aquatic locomotion. Domning and Gingerich (1994: 86) proposed that *Protosiren smithae* was still an amphibious animal, but with functional short limbs relative to its body and a weak sacroiliac joint, which moved on land in a manner similar to pinnipeds and “it merely slid or rested on its belly

when out of the water.” Domning (2000) suggested that the tail was the main propulsive organ in swimming in protosirenids and added that the hind limbs were probably also involved in swimming. Zalmout and Gingerich (2012: 149) argued that a sacrum composed of only one vertebra and the absence of a real sacroiliac articulation implied that *P. smithae* was not an amphibious animal but a quadruped that used its legs “to crawl on the sea bottom while feeding,” reinforcing the hypothesis of dorsoventral caudal undulation as the principal swimming mode of *Protosiren*, and ruling out the idea that hind limbs had an important role in swimming. When compared with *Sobrarbesiren*, protosirenids show less capabilities of movement of their hind limbs. In addition to the absence of the sacroiliac joint, they have a crescent shaped acetabulum (except for *Protosiren fraasi*), a shallower acetabulum, a modified obturator foramen, and a flattened femoral head, evidencing a lesser variety of movements of the limb with movement of the hip joint reduced to only one direction. Furthermore, the absence of the *processus lateralis fibulae* indicates less control of the foot. In the middle Eocene, the locomotor capabilities of protosirenid hind limbs were more reduced than in *Sobrarbesiren*. According to the hypothesis that a lack of sacroiliac articulation rules out an active role of the hind limbs in swimming, as has been interpreted for the protocetid *Georgiacetus* (Uhen, 2014), protosirenids hind limbs would not have been actively employed in swimming. The connection between the protosirenid innominates and the vertebral column has been lost or is limited to a ligamentary connection between the anterior edge of the ilium and the sacral vertebra, as proposed by Gingerich et al. (1995) for *P. sattaensis*. Even though protosirenids show a stage of sacral reduction and a lack of the sacroiliac joint similar to more derived sirenians such as dugongids, they still preserve well developed hind limbs. *Protosiren smithae* shows hind limb features not described to date, such as, a torsion of the distal femoral and tibial shaft and a hypothetical elongated zeugopodium, as suggested by the proportions of the femur and tibia of the CGM42292 specimen. Nevertheless, the autopodial elements of the holotype of *P. smithae*, interpreted as metacarpals and manual phalanges by Domning and Gingerich (1994), show no evidence of the elongation described in other aquatic mammals (Gingerich, 2003). Further, *P. smithae* probably had an at least incipient horizontal tail (Domning, 2000). As discussed previously, the torsion between proximal and distal edges of the femur of *Protosiren* results in the proximal midshaft facing laterally and probably in an abducted position of the knee, with the zeugopodium and the autopodium protruding from the body contour. Together with the elongation of the zeugopodium, this can result in a hind limb whose role is to contribute to increase the propulsive surface of the incipient horizontal tail fin, improving its efficacy and enhancing lift-based propulsion by dorsoventral caudal undulation. *Sobrarbesiren* also shows a torsion of the femur, although less than that observed in *P. smithae*, so the hind limbs probably also complemented the surface of the incipient tail fin. The hind limbs of *P. smithae* were thus involved in swimming, but not with an active role given that there is no real sacroiliac articulation. A similar situation has been proposed for the protocetid *Georgiacetus*, which lacks a connection between the sacral vertebrae and the





**Figure 7.3** Transverse sections of the innominate bone MPZ 2017/48 of *Sobrarbesiren cardieli*. Scale bars equal 10 mm. From Díaz-Berenguer et al. (2019).

innominates but is thought to preserve an elongated femur (Uhen, 2014). The hind limbs of this protocetid contributed to the propulsive surface during swimming and moved thanks to an axial undulatory wave from the post-thoracic vertebrae (Uhen, 2008). Nevertheless, *Georgiacetus* is considered to have swum by pelvic undulation because a horizontal tail fin is absent in this taxon (Uhen, 2014), whereas it is at least incipient in *P. smithae*.

## 7.4. Microanatomical features

### 7.4.1. Background on the histology and microanatomy of the sirenian skeleton

The microanatomy of mammals adapted to aquatic life has been studied in many groups, highlighting the link between bone microstructure and the aquatic lifestyle and locomotion abilities of the taxa, and thus these data are relevant to understanding how the process of return to an aquatic life occurred in the various lineages concerned (Houssaye et

al., 2016 and references therein). According to the fossil record, microanatomical changes in bone tissue occur before the external morphological changes in aquatic amniotes (Gray et al., 2007; Houssaye, 2013). The occurrence of bone mass increase, essentially as pachyosteosclerosis, i.e., the combination of pachyostosis (increase in cortical bone deposits engendering a change in morphology) and osteosclerosis (increase in bone inner compactness), is considered an autapomorphy of the order Sirenia (Buffr enil et al., 2010; Domning and Buffr enil, 1991; Kaiser, 1960; Savage, 1976). This osseous specialization occurs mainly in cephalic and thoracic regions in sirenians and is regarded as enabling hydrostatic control of buoyancy and body trim in poorly active swimmers (Domning and Buffr enil, 1991). According to Buffr enil et al. (2010), pachyostosis is the first process to appear and is already present in middle Eocene sirenian taxa, whereas osteosclerosis is incipient in basal sirenians, such as *Pezosiren*, but not strongly developed until the late Eocene. Protosirenid ribs show osteosclerosis, much stronger than in *Pezosiren*, but not pachyostosis, which is already present in the Jamaican taxon (Buffr enil et al., 2010). The internal structure of extant and fossil sirenian bones has previously been studied for the axial skeleton and forelimb (Astibia et al., 2005; Buffr enil et al., 2008; 2010; Buffr enil and Schoevaert, 1989; Dumont et al., 2013; Gingerich et al., 1994a; Hayashi et al., 2013; Laurin et al., 2011, among others), but nothing is known about the microanatomy of sirenian hind limbs. D iaz-Berenguer et al. (2019) presented for the first time, the results of X-ray computed microtomography ( $\mu$ CT) of a sirenian innominate and femur. The methodology used and results obtained are exposed in the next sections.

#### 7.4.2. Materials and methodology

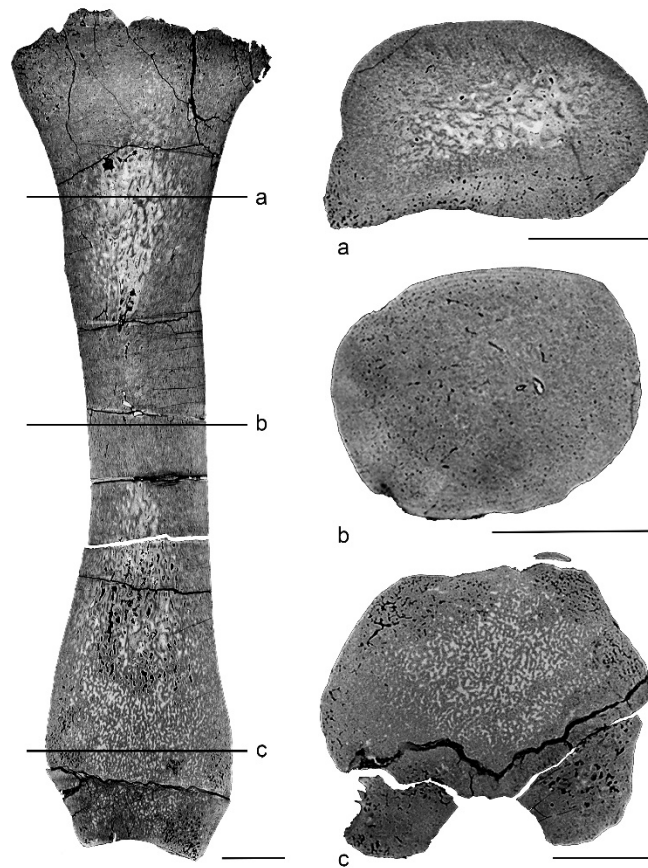
The innominate bone (MPZ 2017/48) and the femur (MPZ 2017/53) of *Sobrarbesiren cardieli* have been studied with X-ray computed microtomography to know their microanatomical features. These elements were scanned using high-resolution computed tomography (GEphoenix|X-ray v|tome|x|s 240) at the AST-RX platform at the Museum National d'Histoire naturelle, Paris (France). Reconstructions were performed using datox/res software. Voxel size is 68.2  $\mu$ m for the innominate and 42.3  $\mu$ m for the femur. Image visualization and virtual thin sections were performed using VGStudioMax 2.2 (Volume Graphics Inc., Heidelberg, Germany).

#### 7.4.3. Results and comparison

##### Results

The innominate MPZ 2017/48 is extremely compact, whereas it is spongy in the other few taxa where microanatomical features are known (e.g., in dogs, Hardt and Jee, 1982; rats, Harrison, 1961; primates, Volpato et al., 2008). We made several transverse sections in order to gain an idea of the distribution of the osseous tissue along this bone (**Fig. 7.3**). The





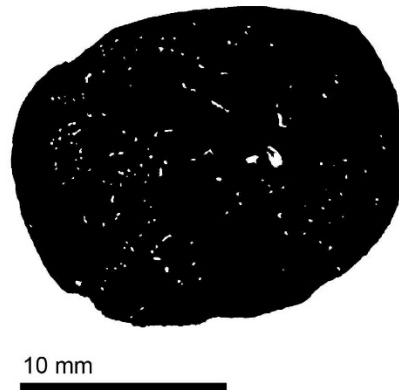
**Figure 7.4.** Femur MPZ 2017/53 of *Sobrarbesiren cardieli* in virtual longitudinal (left) and transverse (right) sections. Scale bars equal 10 mm. From Díaz-Berenguer et al. (2019).

compactness appears rather homogeneous along the bone, with only small-sized cavities rather randomly distributed and with slightly larger ones in the core of the bone. It is indeed the first time that osteosclerosis (see Houssaye, 2009; Ricqlès and Buffrénil, 2001) is observed in an innominate.

The femur is strongly compact, as shown by the longitudinal and transverse sections performed on the bone (**Fig. 7.4**). In this bone, the growth center is at midshaft (central point just above section b in **Fig. 7.4**). Its location is determined following the layers of primary cortical bone, which attain their maximal thickness at the growth center and decrease proximally and distally away from it. The midshaft is strongly compact with a cavity in the core of the section that probably represents the nutrient canal (**Fig. 7.4, b**). Other cavities are just vascular spaces that are much smaller. Around the growth center, in the centralmost part of the bone (constituting about 22% of its diaphyseal length), compactness remains extremely strong. A compactness index of 98.9% can be estimated for the femur mid-diaphyseal section (**Fig. 7.5**). Away from the midshaft the compactness decreases, forming a spongiosa with rather large trabecular spaces surrounded by a compact cortex (**Fig. 7.4, a, c**). Towards the epiphyses, the intertrabecular spaces become smaller and thus more numerous.

## Comparisons

Innominate sections are extremely rare. To our knowledge, the inner structure of innominates has been investigated, beyond in medical research (Hardt and Jee, 1982; Harrison, 1961), mainly in primates (Abel and Macho, 2011; Cunningham and Black, 2009; Volpato et al., 2008), and otherwise only in an archaeocete whale (Hautier et al., 2014). The protocetid archaeocete innominate sections show large inner cavities connected by thin trabeculae (Hautier et al., 2014, figure 4), whereas the cavities are really small in *Sobrarbesiren* and the spongiosa is strongly compacted. An innominate as compact as that of *Sobrarbesiren* has never been described before. Due to the absence of comparative data, especially for taxa displaying a strong increase in bone mass, it is difficult to draw functional inferences based on such a peculiar pattern. Comparisons with other basal sirenians and with other archaeocete whales with an unfused sacrum would be of great interest in order to better document the possible occurrence of this specialization in the innominate in the process of adaptation to an aquatic life. The femur of *Sobrarbesiren* is extremely compact and thus osteosclerotic. Very few longitudinal sections of femurs exist, and comparisons can primarily be drawn with previously published mid-diaphyseal sections, the usual reference plane for transverse sections. The midshaft section is extremely compact, even more so than in other osteosclerotic amniotes. To our current knowledge, it is similar only to what is observed in the aquatic sloth *Thalassocnus carolomartini* McDonald and Muizon, 2002, and the phocid *Nanophoca vitulinoides* Van Beneden, 1876 (Amson et al., 2014; Dewaele et al., 2018; Houssaye et al., 2016) and, based on the compactness values available in the supplementary information of Quemeneur et al. (2013) in the cryptodiran turtle *Trachemys scripta* Schoepff, 1792 (96.3%) and the penguin *Aptenodytes patagonicus* Miller, 1788 (95.4%). Unfortunately, no section is available for these two taxa and only mid-shaft transverse sections are available for *Thalassocnus* and *Nanophoca*. Longitudinal sections would be required to verify if this high compactness is general to the bone as in *Sobrarbesiren*, or only limited to the region surrounding the growth center, as in the sea otter. Indeed, the latter shows an extremely compact femoral mid-shaft as in *Sobrarbesiren* but the whole compactness of the bone is much lower (Houssaye and Botton-Divet, 2018). The conspicuous variations along the shaft in *Sobrarbesiren*, rare in terrestrial mammals but recently highlighted in several aquatic amniotes (Houssaye et al. 2016), evoke what is observed in the femora of the protocetid whales *Rodhocetus* Gingerich et al., 1994b and *Maiacetus* Gingerich et al., 2009, and the sea otter, but with a clearly higher compactness (Houssaye et al., 2016, 2015; Houssaye and Botton-Divet, 2018). Indeed, *Rodhocetus* shows a strongly compact cortex at midshaft, but the medullary area displays an open medullary cavity surrounded by small cavities, unlike the extremely compact structure observed in *Sobrarbesiren*. Similarly, away from the growth center, the medullary area is much lighter. The midshaft section of the whale *Maiacetus* is more compact than in *Rodhocetus* but also shows a much lighter organization than in *Sobrarbesiren*. The extremely compact inner structure of the femur of *Sobrarbesiren* thus documents the strongest osteosclerosis observed so far in an amniote femur. This feature can be shared with other



**Figure 7.5.** Schematic drawing of the transverse section of the midshaft of the MPZ 2017/ 53 femur of *Sobrarbesiren cardieli*. From Díaz Berenguer et al. (2019).

taxa, such as *Thalassocnus*, *Nanophoca*, *Aptenodytes* and *Trachemys*, but 3D investigations would be required to ascertain this hypothesis.

#### 7.4.4. Discussion

As regards the microanatomical features of *Sobrarbesiren*, the micro-CT analysis of its innominate and femur reveals an extremely strong osteosclerosis in the hind limb bones of this middle Eocene (middle Lutetian) basal sirenian; these bones are extremely compact, even though they are involved in a process of reduction through their disappearance.

The microanatomical features of *Sobrarbesiren* suggest an exclusively aquatic lifestyle based on the major increase in mass observed in these bones. Indeed, compact bones are brittle (Watkins, 1999) and thus not adapted for terrestrial locomotion. This is notably highlighted by the absence of trabecular organization in the innominate and femur at the level of their articulation that enables to absorption of impacts in terrestrial locomotion. The degree of osteosclerosis in the femur of *Sobrarbesiren* is much greater than in pinnipeds (except the peculiar case of *Nanophoca*, Dewaele et al., 2018) or even than in the sea otter, which is almost exclusively aquatic and whose terrestrial locomotion is uneasy (Bodkin, 2001). It is also much greater than that of the protocetid whales *Rodhocetus* and *Maiacetus*. The comparison of the microanatomical characteristics of the femur of *Sobrarbesiren* with those of these protocetids is in accordance with our observations on its gross morphology, which reveal that the Spanish taxon was at a stage of adaptation to aquatic life similar to some derived protocetids that exhibit unfused sacral vertebrae but a still strong sacroiliac connection. For the moment, microanatomical data on femora of protocetids are only known for *Rodhocetus* and *Maiacetus*. New data about the femora of more derived protocetids such as *Natchitochia* or *Georgiacetus* would be very useful for comparisons.

The microanatomical data of *Sobrarbesiren* also support the question previously mentioned: changes in inner bone structure may appear prior to changes in the bone's outer shape during an ecological shift (Gray et al., 2007; Houssaye, 2013). This probably results significantly from the plasticity of the inner bone structure enabling local or systematic adjustment to functional and/or physiological requirements. A taxon may thus show limited changes in its gross anatomy, but more marked changes microanatomically. In such cases, that is when gross morphology remains unclear, microanatomy provides a very efficient tool in amniotes for drawing ecological inferences and highlighting the various steps in a process, such as adaptation to an aquatic lifestyle. In the present case, pronounced osteosclerosis in the innominate (the first observation of this osseous specialization in this element in amniotes) suggests an exclusively aquatic lifestyle, but the absence of comparative microanatomic data prevents more precise inferences about the locomotor abilities of *Sobrarbesiren*. Microanatomical comparisons with other sirenians, such as “prorastomids,” protosirenids, and Eocene dugongids, as well as archaeocetes, including derived protocetids, would be required in order to further discuss this morphofunctional question.

Díaz-Berenguer et al. (2018a) proposed that *Sobrarbesiren* shows a combination of aquatic adaptations, such as retracted nares, pachyosteosclerotic ribs, and an unfused sacrum, with terrestrial features, such as a strong sacroiliac joint and an anterior thoracic vertebra with a long neural spine. Accordingly, an amphibious lifestyle was proposed for this taxon. The morphofunctional interpretations undertaken in the present doctoral thesis reveal that, though reduced in size, the posterior hind limbs of *Sobrarbesiren* were functional and capable of a great variety of movements when swimming, exemplifying a stage of evolution similar to some semiaquatic archaeocete whales, whereas the microanatomical data obtained from the innominate and femur of *Sobrarbesiren* could suggest a higher degree of aquatic adaptation than the one proposed based in the gross morphology of this sirenian, with notably an inability to move with its hind legs on earth.



# CONCLUSIONES

# 8

## *Contenido*

8.1. Conclusiones .....	281
8.2. Conclusions .....	284



## 8.1. Conclusiones

1. La presente Tesis Doctoral contribuye al conocimiento de la paleobiodiversidad de las faunas de vertebrados del Eoceno de la península ibérica, y principalmente del registro fósil de mamíferos sirenios de los Pirineos. Hasta el comienzo de esta Tesis Doctoral, se desconocía la riqueza en fósiles de vertebrados de la cuenca de Aínsa (Complejo Deltaico de Sobrarbe, Huesca), que abarcan un rango temporal desde el Ypresiense superior-Luteciense inferior hasta el Priaboniense medio, y que son especialmente abundantes en las facies de llanura deltaica de la Fm. Sobrarbe.

El registro fósil de sirenios de la península ibérica se concentra en Cataluña, Navarra y la provincia de Huesca para el Eoceno (Ypresiense superior-Luteciense inferior al Priaboniense), en las costas este y oeste de la península para el Mioceno, y en el sureste de España para el Plioceno. Todos los restos pertenecen a dugónguidos, con la excepción de los fósiles recuperados en el yacimiento de Castejón de Sobrarbe (CS-41) en la Fm. Sobrarbe.

2. Se han encontrado y catalogado 40 puntos fosilíferos con vertebrados del Eoceno en la cuenca de Aínsa, de los cuales 22 contienen fósiles de sirenios. CS-41 es el más importante por la abundancia y buena conservación de los fósiles. Se localiza en la parte superior de la Fm. Sobrarbe, de edad Luteciense medio (C19r chron, SBZ15). El nivel fosilífero se compone de 79 cm de margas limolíticas, interpretado como el relleno de un canal distributivo de la llanura deltaica y depositado durante un único evento.

3. La asociación fósil de vertebrados de CS-41 comprende, al menos, 14 taxones distintos: el sirenio *Sobrarbesiren cardieli*, un roedor teridomido y un primate omomíido, un lacértido indeterminado, los crocodilios *Asiatosuchus* sp., cf. *Diplocynodon* y un tomistomino indeterminado, la pleurodira *Eocnochelus eremberti*, una criptodira indeterminada, un selacimorfo, dos batoideos y al menos dos especies de osteíctios, además del ootaxón Testudoolithidae.

En CS-41 se ha recuperado el único caparazón completo del mundo de *Eocnochelus eremberti* (Pleurodira, Testudines), lo que ha permitido ampliar su distribución paleobiogeográfica y apoyar la hipótesis de que se trata de una especie litoral.

Las cáscaras de Testudoolithidae de CS-41 son el primer registro mundial de cáscaras de testudinos del Eoceno. Su gran abundancia y preservación se deben a la existencia de un área de nidificación en el entorno del yacimiento.

4. El estudio tafonómico (fase bioestratinómica) de los macrofósiles de vertebrados de CS-41 indica que la mayor parte son parautóctonos, a excepción de los escasos restos de criptodira, cf. *Diplocynodon* y *Asiatosuchus*, que son alóctonos. La mezcla de organismos terrestres (escamosos, roedores y primates), dulceacuícolas (*Asiatosuchus* y cf. *Diplocynodon*) y marinos costeros (*Eocnochelus*, *Sobrarbesiren*, el tomistomino y condriictios) es coherente con



un ambiente de llanura deltaica con influencia fluvial que recibe aportes desde áreas costeras, así como continentales transportados por los ríos.

5. CS-41 representa una acumulación múltiple de individuos tanto de *Sobrarbesiren* (NMI= 8), taxón monodominante, como de *Eocenocheilus eremberti* (NMI= 4). Esta acumulación fue generada por un proceso hidrodinámico, aunque el factor desencadenante fue biogénico. La acción de acumulación es pasiva (no hay evidencias de transporte acusado ni selección fluvial) y el proceso desde la producción de los restos hasta su enterramiento fue corto. Estos resultados sumados al patrón de edad de los individuos de *Sobrarbesiren* (de perinatales a adultos jóvenes) son coherentes con un evento de mortalidad en masa.

6. En el transcurso de esta Tesis Doctoral se ha descrito el taxón basal *Sobrarbesiren cardieli*, primer sirenio con extremidades posteriores funcionales de Eurasia y el sirenio más antiguo del oeste de Europa. Se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres (autapomorfías marcadas con un \*): fórmula dental 2.1.5.3 ( $I^2$  ausente); fosa pterigoidea presente que se extiende por encima del techo de las narinas internas; canal alisfenoide presente; basioccipital rectangular y elongado\*; proceso acromial de la escápula en forma de gancho que se extiende hasta el borde dorsal o vertebral de la fosa glenoide\*; presencia de una espina iliaca posterior en la pelvis\*; espina iliaca lateral que aparece abruptamente en la superficie lateral del ilion y presenta una superficie ventrolateral aplanada\*.

La morfología general del cráneo de *Sobrarbesiren* es similar a la de otros sirenios del Eoceno, pero presenta algunos rasgos anatómicos interesantes, como son la ausencia de *falx cerebri*, que apoya la hipótesis de que sea la condición plesiomórfica de Sirenia, un arco timpánico estrecho similar al de *Prorastomus* y diferente al del resto de sirenios, y una quilla ventral en el basioccipital también presente en *Pezosiren* y *Eotheroides aegyptiacum*, pudiendo ser también plesiomorfías.

La columna vertebral de *Sobrarbesiren* presenta una combinación única de caracteres: sacro sin fusionar formado por más de una vértebra con una fuerte conexión con el ilion, y vértebras caudales con procesos transversos expandidos. Además, *Sobrarbesiren* posee las siguientes apomorfías: presencia de una vértebra anticlinal; cuerpos vertebrales asimétricos en vista lateral en las vértebras post-torácicas; y forámenes en los procesos transversos de las caudales posteriores.

La serie costal de *Sobrarbesiren* se compone de costillas anteriores con un alto grado de paquiosteosclerosis que se estrechan posteriormente, siguiendo un patrón similar al descrito para dugónquidos y diferente del de protosirénidos y triquéquidos.

Los huesos de las extremidades anteriores de *Sobrarbesiren* son similares a los de *Eotheroides* spp., aunque presenta diferencias en la ulna y en la escápula. Sin embargo, *Sobrarbesiren* presenta una combinación de metacarpos elongados y aplanados y falanges cortas, que representa un estado intermedio en la transformación del brazo en una extremidad tipo remo,

## CONCLUSIONES

entre los cortos huesos del autopodio de los “prorastómidos” y los huesos elongados de los dugónguidos.

Las extremidades posteriores de *Sobrarbesiren* retienen los caracteres más primitivos de su esqueleto. La morfología general de estos huesos se asemeja más a los huesos de *Pezosiren* que a ningún otro sirenio. *Sobrarbesiren* conservaba unas extremidades posteriores funcionales y un pie móvil.

7. La posición filogenética de *Sobrarbesiren* es estable en todos los análisis realizados, siendo recuperado como un miembro del grupo troncal, más relacionado con los dugónguidos que con los protosirénidos. La posición de *Sobrarbesiren* varía de un taxón hermano de “Dugongidae”, que incluye a todos los dugongos actuales y fósiles y a Trichechidae, a un Pan-Sirenia troncal, en politomía con el resto de los sirenios del Eoceno, excepto *Prorastomus*.

8. *Sobrarbesiren* presenta adaptaciones a la vida acuática, como son un rostro curvado, huesos paquiosteoescleróticos, un cuello acortado, un sacro sin fusionar, unas extremidades posteriores reducidas y una incipiente cola aplanada, combinadas con adaptaciones terrestres, como son vértebras torácicas anteriores con una espina neural alargada y unas extremidades posteriores funcionales con una articulación de la cadera y la rodilla capaces de una gran variedad de movimientos. En base a estos caracteres, se propone que *Sobrarbesiren* era un nadador lento que se desplazaría principalmente por ondulación dorsoventral pélvica, combinada con un movimiento simultáneo de las extremidades posteriores, de forma similar a las nutrias actuales, y se alimentaría de las praderas marinas en aguas poco profundas.

9. La microanatomía de la hemipelvis y el fémur de *Sobrarbesiren cardieli* revelan un tejido interno muy compacto, siendo la primera descripción de osteosclerosis en la pelvis de un amniota, combinada con el grado más alto de osteosclerosis observado en un fémur de amniota. Estos datos parecen apuntar a un modo de vida exclusivamente acuático para este sirenio. Los datos obtenidos apoyan la hipótesis de que los cambios microanatómicos preceden a los cambios en la morfología externa de los huesos en el proceso de adaptación a la vida acuática.

## 8.2. Conclusions

1. This Doctoral Thesis contributes to the knowledge of the paleobiodiversity of the Eocene vertebrate fauna from the Iberian Peninsula, mainly to the sirenian fossil record of the Pyrenees. This dissertation addresses the previously unknown vertebrate fossil record of the Aínsa Basin (Sobrarbe Deltaic Complex, Huesca), which covers a temporal range from the early Ypresian?-early Lutetian to the middle Priabonian, and which are especially rich in the deltaic plain facies of the Sobrarbe Fm.

The sirenian fossil record of the Iberian Peninsula is concentrated in Catalonia, Navarra and the province of Huesca for the Eocene (early Ypresian?-early Lutetian to Priabonian), on the east and west coasts of the peninsula for the Miocene, and in the southeast of Spain for the Pliocene. All the remains belong to dugongids, except the fossils recovered in the Castejón de Sobrarbe (CS-41) site of the Sobrarbe Fm.

2. A total of 40 fossiliferous points with Eocene vertebrate fossils have been found and cataloged in the Aínsa Basin, of which 22 contain sirenian remains. The CS-41 site is the most important, due to the abundance and good preservation of the fossils. It is located at the top of the Sobrarbe Fm., which is middle Lutetian in age (C19r chron, SBZ15). The fossiliferous level is composed of 79 cm of marly silts, interpreted as the filling of a distributary channel in the deltaic plain and deposited during a single event.

3. The vertebrate fossil assemblage of CS-41 comprises at least 14 different taxa: the sirenian *Sobrarbesiren cardieli*, a teridomid rodent and an omomyid primate, an undetermined lacertid, the crocodilia *Asiatosuchus* sp., cf. *Diplocynodon* and an undetermined tomistomino, the pleurodira *Eocenocheilus eremberti*, an undetermined cryptodira, a selacimorph, two batoids and at least two species of osteichtians, in addition to the ootaxon Testudoolithidae.

CS-41 has yielded the only known complete shell of *Eocenocheilus eremberti* (Pleurodira, Testudines), which increases the palaeobiogeographic distribution of this genus and also supports the hypothesis that it constitutes a littoral species.

The Testudoolithidae eggshells found in CS-41 are the first record of Eocene testudine eggshells in the world. The great abundance and preservation of the Testudoolithid eggshells in CS-41 are due to the existence of a nesting ground in the surroundings of the site.

4. The taphonomic study (biostratinomic phase) of the vertebrate macrofossil assemblage of the CS-41 fossil site points out that most of the fossils are parautochthonous, except the scarce remains of cryptodira, cf. *Diplocynodon* and *Asiatosuchus*, which are allochthonous. The presence of a mixture of terrestrial (squamosal, rodent and primate), freshwater (*Asiatosuchus* and cf. *Diplocynodon*) and coastal marine (*Eocenocheilus*, *Sobrarbesiren*, the indeterminate tomistominae and condrictians) taxa is consistent with a deltaic plain environment that receives inputs from both coastal and fluvial environments.

5. CS-41 represents an accumulation of multiple individuals from both *Sobrarbesiren* (NMI = 8), the monodominant taxon, and *Eocenocheilus eremberti* (NMI = 4). This accumulation was generated by a hydrodynamic process, although the trigger was biogenic. The accumulation action is passive (there is no evidence of accused transport or fluvial selection), and the process from the production of the remains until their burial was short. These results, together with the age pattern of *Sobrarbesiren* individuals (from perinatals to young adults), are consistent with a mass mortality event.

## CONCLUSIONES

6. In the course of this Doctoral Thesis, the basal taxon *Sobrarbesiren cardieli*, the first sirenian with functional hind limbs of Eurasia and the oldest sirenian in western Europe, has been described. It is characterized by the following combination of characters (autapomorphies marked with a \*): upper dental formula 2.1.5.3 (I<sup>2</sup> absent) ; pterygoid fossa present, extending above the level of the roof of the internal nares; alisphenoid canal present; rectangular and elongated basioccipital\*; hook-shaped acromion process of the scapula\*, which extends just to the dorsal border of the glenoid fossa\*; posterior iliac spine of the innominate bone present\*; lateral iliac spine that appears abruptly on the lateral surface of the ilium with a flattened ventrolateral surface\*.

The general morphology of the *Sobrarbesiren* skull is similar to that of other Eocene sirenians, but it presents some interesting anatomical features: the absence of *falx cerebri*, which supports the hypothesis that it is the plesiomorphic condition of Sirenia; a similar narrow tympanic arch that of *Prorastomus* and different from the rest of the sirenians; and a ventral keel in the basioccipital, also present in *Pezosiren* and *Eotheroides aegyptiacum*, which may also be plesiomorphic conditions for Sirenia

The vertebral column of *Sobrarbesiren* has a unique combination of characters: unfused sacral vertebrae, consisting of more than one vertebra with a strong connection to the ilium; and caudal vertebrae with expanded transverse processes. In addition, *Sobrarbesiren* has the following apomorphies: presence of an anticlinal vertebra; asymmetric vertebral bodies in lateral view in the post-thoracic vertebrae; and foramens in the transverse processes of the posterior caudal vertebrae.

The *Sobrarbesiren* costal series consists of anterior ribs with a high degree of pachyosteosclerosis which are progressively narrowed posteriorly, with a similar pattern described for dugongids and different from that of protosirenids and trichechids.

The bones of the forelimbs of *Sobrarbesiren* are similar to those of the *Eotheroides* spp., although they present differences in the ulna and the scapula. However, *Sobrarbesiren* has a combination of elongated and flattened metacarpals and short phalanges, which represents an intermediate state in the transformation of the arm into a paddle-like limb, between the short bones of the “prorastomid” autopodium and the elongated bones of the dugongids.

The hind limbs of *Sobrarbesiren* retain the most primitive characters of its skeleton. The general morphology of these bones resembles that of *Pezosiren* more than any other sirenian. *Sobrarbesiren* retained functional hind limbs and a mobile foot.

7. The phylogenetic position of *Sobrarbesiren* is stable in all the analyses performed, being recovered as a member of the stem group, more related to dugongids than to protosirenids. The position of *Sobrarbesiren* varies from a sister taxon of "Dugongidae", which includes all extant and fossil dugongs and Trichechidae, to a stem Pan-Sirenia, in a polytomy with the rest of the Eocene sirenians, except *Prorastomus*.

8. *Sobrarbesiren* displays adaptations to aquatic life, such as a deflected rostrum, pachyosteosclerotic bones, a shortened neck, an unfused sacrum, reduced hind limbs and an incipient flattened tail, combined with terrestrial adaptations, such as anterior thoracic vertebrae with elongated neural spines and functional hind limbs with a hip and knee joints capable of a wide variety of movements. Based on these characters, it is proposed that *Sobrarbesiren* was a slow swimmer which displaced mainly by dorsoventral pelvic undulation, combined with simultaneous pelvic paddling in a similar way to otters, and would feed on the seagrass in shallow waters.

9. The microanatomy of the innominate bone and the femur of *Sobrarbesiren* reveals a very compact internal tissue, being the first description of osteosclerosis in the pelvis of an amniote, combined with the highest degree of osteosclerosis observed in an amniote femur. These data support an exclusively aquatic way of life for this sirenian. *Sobrarbesiren* provides additional support to the hypothesis that microanatomical changes precede changes in the external morphology of bones in the process of adaptation to aquatic life.

# REFERENCIAS





# A

- Abel, O., 1913. Die eocänen Sirenen der Mittelmeerregion. I. Teil: Der Schädel von *Eotherium aegyptiacum*. *Palaeontographica* 59, 289–360.
- Abel, O., 1907. Die Stammesgeschichte der Meeressäuger. *Meereskunde* 1, 1–36.
- Abel, O., 1904. Die Sirenen der mediterranen Tertiärbildungen Österreichs. *Abhandlungen der Kaiserlich-königlichen Geologischen Reichsanstalt* 19 (2), 1–223.
- Abel, R., Macho, G.A., 2011. Ontogenetic changes in the internal and external morphology of the ilium in modern humans. *Journal of Anatomy* 218, 324–335. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2011.01342.x>
- Adam, P.J., 2018. *Hind limb anatomy*, en: Kovacs, K., Würsig, B., Thewissen, J.G.M. (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic-Elsevier Press, London, 470–472.
- Adnet, S., Cappetta, H., Elnahas, S., Strougo, A., 2011. A new Priabonian chondrichthyan assemblage from the Western desert, Egypt: Correlation with the Fayum oasis. *Journal of African Earth Sciences* 61, 27–37. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2011.04.005>
- Advokaat, E.L., van Hinsbergen, D.J.J., Maffione, M., Langereis, C.G., Vissers, R.L.M., Cherchi, A., Schroeder, R., Madani, H., Columbu, S., 2014. Eocene rotation of Sardinia, and the paleogeography of the western Mediterranean region. *Earth and Planetary Science Letters* 401, 183–195. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2014.06.012>
- Allison, P.A., Smith, C.R., Kukert, H., Deming, J.W., Bennett, B.A., 1991. Deep-water taphonomy of vertebrate carcasses: a whale skeleton in the bathyal Santa Catalina Basin. *Paleobiology* 17, 78–89. <https://doi.org/10.1017/S0094837300010368>
- Almera, J., 1896. Sobre la serie de mamíferos fósiles descubiertos en Cataluña. *Memorias de La Real Academia de Las Ciencias y Las Artes de Barcelona* II, 251–257.
- Almera, J., 1906. Descripción geológica y génesis de la plana de Vich. *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona* V, 1-55.
- Amaral, R.S., Silva, V.M.F.D., Lazzarini, S.M., Neto, J.A.D., Ribeiro, D., Rosas, F.C.W., 2018. Assessment of sexual maturity in captive Amazonian manatees (*Trichechus inunguis*). *Marine Mammal Science* 34, 190–199. <https://doi.org/10.1111/mms.12439>
- Ameghino, F., 1883. Sobre una colección de mamíferos fósiles del Piso Mesopotámico de la formación Patagónica recogidos en las barrancas del Paraná por el Profesor Pedro Scalabrini. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 1, 101–116.
- Amrine-Madsen, H., Koepfli, K.-P., Wayne, R.K., Springer, M.S., 2003. A new phylogenetic marker, apolipoprotein B, provides compelling evidence for eutherian relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28, 225–240. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00118-0](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00118-0).
- Amson, E., Muizon, C. de, Laurin, M., Argot, C., Buffrénil, V. de, 2014. Gradual adaptation of bone structure to aquatic lifestyle in extinct sloths from Peru. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281, 20140192. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0192>

- Amson, E., Argot, C., McDonald, H.G., de Muizon, C., 2015a. Osteology and functional morphology of the axial postcranium of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada) with Paleobiological Implications. *Journal of Mammalian Evolution* 22, 473–518. <https://doi.org/10.1007/s10914-014-9280-7>
- Amson, E., Muizon, C. de, Laurin, M., Argot, C., Buffrénil, V. de, 2014. Gradual adaptation of bone structure to aquatic lifestyle in extinct sloths from Peru. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281, 20140192. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0192>
- Amson, E., Argot, C., McDonald, H.G., de Muizon, C., 2015b. Osteology and functional morphology of the hind limb of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada). *Journal of Mammalian Evolution* 22, 355–419. <https://doi.org/10.1007/s10914-014-9274-5>
- Andrews, C.W., 1901. Über das Vorkommen von Proboscidiern in unter- tertiären Ablagerungen Aegyptens, Tageblatt Des V Internationalen Zoologischen Kongresses. Berlin, 4–5.
- Andrews, C.W., 1902. Preliminary note on some recently discovered extinct vertebrates from Egypt, part III. *Geological Magazine*, Decade IV 9, 291–295.
- Andrews, C.W., 1904. Further notes on the mammals of the Eocene of Egypt. *Geological Magazine* 5, 1, 211–215.
- Andrews, C.W., 1906. A Descriptive Catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayum, Egypt. British Museum of Natural History, London.
- Astibia, H., Murelaga, X., Payros, A., Pereda-Suberbiola, X., Tosquella, J., 1999a. Tortugas y sirenios fósiles en el Eoceno marino de Navarra y Cuenca de Jaca. *Geogaceta* 25, 15-18.
- Astibia, H., Murelaga, X., Suberbiola, X.P., Elorza, J.J., Gomez-Alday, J.J., Suberbiola, P., 1999b. Taphonomy and palaeoecology of the Upper Cretaceous continental vertebrate-bearing beds of the Laño quarry (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias naturales de Álava* 14 (Especial 1), 43–104.
- Astibia, H., Payros, A., Suberbiola, X.P., 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. <https://doi.org/10.1007/s10347-004-0026-5>
- 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). *Revista Española de Paleontología* 21, 79-91.
- Astibia, H., Bardet, N., Pereda-Suberbiola, X., Payros, A., De Buffrénil, V., Elorza, J., Tosquella, J., Berreteaga, A., Badiola, A., 2010. New fossils of Sirenia from the middle Eocene of Navarre (Western Pyrenees): the oldest West European sea cow record. *Geological Magazine* 147(05), 665-673.
- Astibia, H., Payros, A., Ortiz, S., Elorza, J., Álvarez-Pérez, G., Badiola, A., Bardet, N., Berreteaga, A., Calzada, S., Corral, J.C., Díaz-Martínez, I., Merle, D., Pacaud, J.-M., Pereda-Suberbiola, X., Pisera, A., Rodríguez-Tovar, F.J., Tosquella, J., Bitner, M.A., 2016. Fossil associations from the middle and upper Eocene strata of the Pamplona Basin and surrounding areas (Navarre, western Pyrenees). *Journal of Iberian Geology* 42, 7–28. [https://doi.org/10.5209/rev\\_JIGE.2016.v42.n1.51601](https://doi.org/10.5209/rev_JIGE.2016.v42.n1.51601)

## B

- Badiola, A., 2004. Estudio paleontológico del yacimiento del Eoceno superior de Zambrana (Álava, Región Vasco-Cantábrica): tafonomía, paleobiología de mamíferos e implicaciones biocronológicas. Tesis Doctoral (indédito). Universidad del País Vasco-Euskal Herriko Unibertsitatea, Leioa, 417 p.
- Badiola, A., Checa, L., Cuesta, M.A., Quer, R., Hooker, J.J., Astibia, H., 2009a. The role of new Iberian finds in understanding European Eocene mammalian paleobiogeography. *Geologica Acta* 7, 243–258. <https://doi.org/10.1344/105.000000281>
- Badiola, A., Berreteaga, A., Pereda-Suberbiola, X., Elorza, J., Astibia, H., Etxebarria, N., 2009b. Taphonomy of vertebrate fossil assemblages from swampy circum-lake environments: an example from the Late Eocene of Zambrana (Iberian Peninsula). *Palaios* 24, 522–534. <https://doi.org/10.2110/palo.2008.p08-126r>
- Badiola, A., Perales-Gogenola, L., Díaz-Berenguer, E., 2018. La radiación cenozoica de los mamíferos: un viaje a los ecosistemas tropicales del Eoceno, en: Badiola, A., Gómez-Olivenza, A., Pereda Suberbiola, X (Eds.), Registro Fósil de Los Pirineos Occidentales. Bienes de Interés Paleontológico y Geológico. Proyección Social. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, pp. 117–140.
- Badiola, A., Pereda-Suberbiola, X., Bardet, N., Astibia, H., Berreteaga, A., Canudo, J.I., Cuenca-Bescós, G., 2011. Eocene mammalian fossil record and biodiversity from Iberia: new primate and sirenian discoveries and palaeobiogeographic implications, en: Lehmann, T., Schaad, S.F.K. (eds.), The World at the Time of Messel, Puzzles in Palaeobiology, Palaeoenvironment and the History of Early Primates. 22nd International Senckenberg Conference, 15-19 november 2011, Frankfurt and Main, Alemania, pp. 27–28.
- Bajpai, S., Domning, D.P., 1997. A new dugongine sirenian from the early Miocene of India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17, 219–228. <https://doi.org/10.1080/02724634.1997.10010965>
- Bajpai, S., Thewissen, J.G.M., Kapur, V.V., Tiwari, B.N., Sahni, A., 2006. Eocene and Oligocene sirenians (Mammalia) from Kachchh, India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26, 400–410. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2006\)26\[400:EAOSMF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2006)26[400:EAOSMF]2.0.CO;2)
- Bajpai, S., Domning, D.P., Das, D.P., Mishra, V.P., 2009. A new middle Eocene sirenian (Mammalia, Protosirenidae) from India. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen* 252 (3), 257-267.
- Balaguer, J., Alba, D.M., 2016. A new dugong species (Sirenia, Dugongidae) from the Eocene of Catalonia (NE Iberian Peninsula). *Comptes Rendus Palevol* 15, 489–500. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2015.10.002>
- Barnolas, A., Gil-Peña, I., 2001. Ejemplos de relleno sedimentario multiepisódico en una cuenca de antepaís fragmentada: La Cuenca Surpirenaica. *Boletín Geológico y Minero* 112, 17–38.
- Barnolas, A., Pujalte, V., 2004. La Cordillera Pirenaica, en: J.A. Vera (editor principal), Geología de España. Sociedad Geológica de España, Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, pp. 231–343.
- Barnolas, A., Teixell, A., 1994. Platform sedimentation and collapse in a carbonate-dominated margin of a foreland basin (Jaca basin, Eocene, southern Pyrenees). *Geology* 22 (12), 1107–1110.

- Barone, R., 1976. Anatomie comparée des mammifères domestiques. Vigot Freres, Paris, Tomo 1, 761 pp.
- Bataller, J.R. 1918. Mamíferes fòssils de Catalunya. *Treballs de la Institució Catalana d'Historia Natural* IV, 111-270.
- Bataller, J.R., 1956. Contribución al conocimiento de los vertebrados terciarios de España. *Cursillos y Conferencias Del Instituto "Lucas Mallada"* 3, 11–28.
- Beatty, B.L., Geisler, J., 2010. A stratigraphically precise record of *Protosiren* (Protosirenidae, Sirenia) from North America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen* 258, 185–194.
- Beatty, B.L., Vitkovski, T., Lambert, O., Macrini, T.E., 2012. Osteological associations with unique tooth development in manatees (Trichechidae, Sirenia): A detailed look at modern *Trichechus* and a review of the fossil record. *The Anatomical Record* 295, 1504–1512. <https://doi.org/10.1002/ar.22525>
- Bebej, R.M., ul-Haq, M., Zalmout, I.S., Gingerich, P.D., 2012. Morphology and function of the vertebral column in *Remingtonocetus domandaensis* (Mammalia, Cetacea) from the middle Eocene Domanda Formation of Pakistan. *Journal of Mammalian Evolution* 19, 77–104. <https://doi.org/10.1007/s10914-011-9184-8>
- Bebej, R.M., Zalmout, I.S., El-Aziz, A.A.A., Antar, M.S.M., Gingerich, P.D., 2015. First remingtonocetid archaeocete (Mammalia, Cetacea) from the middle Eocene of Egypt with implications for biogeography and locomotion in early cetacean evolution. *Journal of Paleontology* 89, 882–893. <https://doi.org/10.1017/jpa.2015.57>
- Behrensmeyer, A.K., 1975. The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Bulletin Museum of Comparative Zoology* 146 (10), 473–578.
- Behrensmeyer, A.K., 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4, 150–162. <https://doi.org/10.1017/S0094837300005820>
- Behrensmeyer, A.K., 1988. Vertebrate preservation in fluvial channels. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, Ecological and Evolutionary Implications of Taphonomic Processes* 63, 183–199. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(88\)90096-X](https://doi.org/10.1016/0031-0182(88)90096-X)
- Behrensmeyer, A.K., 1991. Terrestrial vertebrate accumulations, en: Allinson, P.A., Briggs, D.E.G. (eds.), *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*. New York Plenum Press, Nueva York, pp. 291–335.
- Behrensmeyer, A.K., 2007. Bonebeds through Time, en: Rogers, R.R., Eberth, D.A., Fiorillo, A.R. (eds), *Bonebeds: Genesis, Analysis, and Paleobiological Significance*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 65–102.
- Behrensmeyer, A.K., Hook, R.W., 1992. Paleoenvironmental contexts and taphonomic modes, en: Behrensmeyer, A.K., Damuth, J.D., DiMichele, W.A., Potts, R., Sues, H.-D., Wing, S.L. (eds.), *Terrestrial Ecosystems through Time: Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 15–136.
- Behrensmeyer, A.K., Chapman, R.E., 1993. Models and simulations of time-averaging in terrestrial vertebrate accumulations. *Short Courses in Paleontology* 6, 125–149. <https://doi.org/10.1017/S2475263000001082>



- Benoit, J., Adnet, S., El Mabrouk, E., Khayati, H., Ben Haj Ali, M., Marivaux, L., Merzeraud, G., Merigeaud, S., Vianey-Liaud, M., Tabuce, R., 2013. Cranial Remain from Tunisia provides new clues for the origin and evolution of Sirenia (Mammalia, Afrotheria) in Africa. *Plos ONE* 8, e54307. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054307>
- Berta, A., Ray, C.E., 1990. Skeletal morphology and locomotor capabilities of the archaic pinniped *Enaliarctos meksi*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10, 141–157. <https://doi.org/10.1080/02724634.1990.10011803>
- Berta, A., Sumich, J.L., Kovacs, K.M., 2015. *Marine Mammals*. Evolutionary Biology, Third. ed. Academic Press, London, 726 pp.
- Bishop, W., 1980. Paleogeomorphology and continental taphonomy, en: Behrensmeyer, A.K., Hill, A.P. (eds.), *Fossils in the Making*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 20–40.
- Bizzarini, F., Bizzotto, B., Braga, G.P., 1977. Resti di sirenio (*Prototherium*) nella Marna di Possagno (Eocene superiore)- Trevigiano occidentale. *Memorie dell'Istituto Geologico della Università di Padova* 30, 1–14.
- Bizzotto, B., 1983. *Prototherium intermedium* n. sp. (Sirenia) dell' Eocene Superiore di Possagno e proposta di revisione sistematica del taxón *Eotheroides* Palmer, 1899. *Memorie degli Istituti di Geologia e Mineralogia dell'Università di Padova* 36, 95-116.
- Bizzotto, B., 2005. La struttura cranica di *Prototherium intermedium* (Mammalia: Sirenia) del l'Eocene superiore Veneto. Nuovi Contributi alla sua Anatomica e Sistematica. *Lavori Società Veneziana di Scienze Naturali* 30, 107–125.
- Bodkin, J., 2001. Sea otters, en: Steele, J., Thorpe, S., Turekian, K. (eds.), *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Academic Press, Oxford, pp. 2614–2621.
- Boessenecker, R.W., 2011. Comparative taphonomy and taphofacies analysis of marine vertebrates of the Neogene Purisima Formation, Central California. Tesis Doctoral. Montana State University - Bozeman, College of Letters & Science, Montana, 174 p.
- Boessenecker, R.W., Perry, F.A., Schmitt, J.G., 2014. Comparative taphonomy, taphofacies, and bonebeds of the Mio-Pliocene Purisima Formation, Central California: Strong physical control on marine vertebrate preservation in shallow marine settings. *Plos ONE* 9, e91419. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091419>
- Bolet, A., 2017. First early Eocene lizards from Spain and a study of the compositional changes between late Mesozoic and early Cenozoic Iberian lizard assemblages. *Palaeontologia Electronica* 20, 1–22. <https://doi.org/10.26879/695>
- Bonach, K., Malvasio, A., Matushima, E.R., Verdade, L.M., 2011. Temperature-sex determination in *Podocnemis expansa* (Testudines, Podocnemididae). *Iberingia. Série Zoologia* 101, 151–155. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212011000200001>
- Bowen, G.J., Clyde, W.C., Koch, P.L., Ting, S., Alroy, J., Tsubamoto, T., Wang, Yuanqing, Wang, Yuan, 2002. Mammalian dispersal at the Paleocene/Eocene Boundary. *Science* 295, 2062–2065. <https://doi.org/10.1126/science.1068700>
- Broin, F. de, 1977. Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle C*, 38, 1–366.
- Bruno, G.D., 1839. Illustrazione di un nuovo cetaceo fossile. *Memorie dell'Accademia di Scienze Torino* 1, 143–160.

- Brzobohaty, R., Nolf, D., 2011. Fish otoliths from the middle Eocene (Bartonian) of Yebra de Basa, province of Huesca, Spain. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 81, 279–295.
- Buchholtz, E.A., 1998. Implications of vertebral morphology for locomotor evolution in early Cetacea, En: Thewissen, J.G.M. (ed.), *The emergence of whales: Evolutionary patterns in the origin of Cetacea*, advances in vertebrate paleobiology. Springer US, Boston, MA, pp. 325–351. [https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0159-0\\_11](https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0159-0_11)
- Buchholtz, E.A., Booth, A.C., Webbink, K.E., 2007. Vertebral anatomy in the Florida manatee, *Trichechus manatus latirostris*: A developmental and evolutionary analysis. *The Anatomical Record* 290, 624–637. <https://doi.org/10.1002/ar.20534>
- Buffrénil, V. de, Schoevaert, D., 1989. Données quantitatives et observations histologiques sur la pachyostose du squelette du dugong, *Dugong dugon* (Müller) (Sirenia, Dugongidae). *Canadian Journal of Zoology* 67, 2107–2119. <https://doi.org/10.1139/z89-300>
- Buffrénil, V. de, Astibia, H., Bardet, N., Berreteaga, A., Pereda Suberbiola, X., 2008. Variation in bone histology of middle Eocene sirenians from western Europe. *Geodiversitas* 30, 425–432.
- Buffrénil, V.D., Canoville, A., D'Anastasio, R., Domning, D.P., 2010. Evolution of sirenian pachyosteosclerosis, a model-case for the study of bone structure in aquatic tetrapods. *Journal of Mammalian Evolution* 17, 101–120. <https://doi.org/10.1007/s10914-010-9130-1>
- Buscalioni, A.D., Fregenal, M.A., Bravo, A., Poyato-Ariza, F.J., Sanchíz, B., Báez, A.M., Cambra Moo, O., Martín Closas, C., Evans, S.E., Marugán Lobón, J., 2008. The vertebrate assemblage of Buenache de la Sierra (Upper Barremian of Serranía de Cuenca, Spain) with insights into its taphonomy and palaeoecology. *Cretaceous Research* 29, 687–710. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2008.02.004>

## C

- Calzada, S., 1969. Litoestratigrafía y paleontología de unas arenas del Mioceno de Sant Pere de Ribes (Garraf, Barcelona). *Acta Geológica Hispánica* IV (2), 29–34.
- Cañigüeral, J., 1952. Un notable sirénido en Mallorca. *Ibérica* 245, 387–390.
- Carus, J.V., 1868. *Handbuch der Zoologie. Erster Band: Wirbelthiere, Mollusken und Molluscoiden* 89–90.
- Chistol, J.D., 1840. Nouveau genre de Cetace fossile. *L'Institute* 8 (352), 322–323
- Clementz, M.T., Sorbi, S., Domning, D.P., 2009. Evidence of Cenozoic environmental and ecological change from stable isotope analysis of sirenian remains from the Tethys-Mediterranean region. *Geology* 37, 307–310. <https://doi.org/10.1130/G25533A.1>
- Collinson, M.E., Hooker, J.J., 2003. Paleogene vegetation of Eurasia: framework for mammalian faunas. *Deinsea* 10, 41–83.
- Colóm, G., Bauzá, J., 1949. Sobre la extensión del *Metaxytherium cuvieri* Chistol en la “mollasas” Vindobonienses de Mallorca. *Boletín de la Real Sociedad de Historia Natural* 97, 91–92.

- Cooper, L.N., 2018. Forelimb anatomy, en: Würsig, B., Thewissen, J.G.M., Kovacs, K.M. (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals* (Third Edition). Academic Press, pp. 385–388. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804327-1.00132-1>
- Cope, E.D., 1889. Synopsis of the families of Vertebrata. *The American Naturalist* 23 (274), 849–877.
- Cornwall, I.A., 1922. Some notes on the Sooke Formation, Vancouver Island, B.C. *Canadian Field Naturalist* 36(7), 121–123.
- Court, N., 1994. Limb posture and gait in *Numidotherium kobolense*, a primitive proboscidean from the Eocene of Algeria. *Zoological Journal of the Linnean Society* 111, 297–338. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1994.tb01487.x>
- Cottreau, J., 1928. Le *Metaxytherium cuvieri* du Golfe de la Loire. *Annales de Paléontologie* XVII, 3-20.
- Crusafont, P.M., 1959. La segunda fase transgresiva en el Vindoboniense del Vallés Penedés. *Notas y Comunicaciones Del Instituto Geológico y Minero de España, Madrid*, pp. 3–16.
- Cunningham, C.A., Black, S.M., 2009. Anticipating bipedalism: trabecular organization in the newborn ilium. *Journal of Anatomy* 214, 817–829. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2009.01073.x>

## D

- Davis, D.D., 1964. The Giant Panda. A morphological study of evolutionary mechanism. *Fieldiana: Zoology Memoirs* 3, 1–334.
- Delfortrie, E., 1872. Étude sur les restes fossiles de siréniens du genre "*Halitherium*", dans le bassin de la Garonne. *Actes de la Société Linneenne de Bordeaux* 28, 281–324.
- Desmarest, A.G., 1822. Mammalogie ou description des espèces de mammifères. Seconde partie, contenant les ordres des rongeurs, des édentés, des pachydermes, des ruminans et des cétacés., en: *Encyclopédie Methodique*. Mme Veuve Agasse (ed), Paris, 277–556.
- Dewaele, L., Lambert, O., Laurin, M., De Kock, T., Louwye, S., de Buffrénil, V., 2018. Generalized osteosclerotic condition in the skeleton of *Nanophoca vitulinoides*, a dwarf seal from the Miocene of Belgium. *Journal of Mammalian Evolution* 26, 517–543. <https://doi.org/10.1007/s10914-018-9438-9>
- Díaz-Berenguer, E., Silva-Casal, R., Badiola, A., Canudo, J.I., Payros, A., Aurell, M., 2016. The oldest sirenian remain from Europe (early Lutetian, Huesca, Spain). 14th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists. Haarlem, Países Bajos, 6-19 July 2016 – Abstract Volume, 153.
- Díaz-Berenguer, E., Badiola, A., Moreno-Azanza, M., Silva-Casal, R., Puértolas-Pascual, E., Canudo, J.I., 2017a. Reconstruyendo un yacimiento de fósiles de vertebrados del Eoceno: los sirenios de Sobrarbe. *Revista del Centro de Estudios de Sobrarbe* 16, 253–269.
- Díaz-Berenguer, E., Badiola, A., Canudo, J., 2017b. Unexpected abundance of Lutetian sirenian fossil sites from the southern Pyrenees (Huesca, Spain). Eight International Meeting of Secondary adaptation of tetrapods to life in water, (O. Hampe, D. Schwarz and M. Voss, eds.) Berlín, 3-8 April, Abstract volume, 26.



- Díaz-Berenguer, E., Badiola, A., Moreno-Azanza, M., Canudo, J.I., 2018a. First adequately-known quadrupedal sirenian from Eurasia (Eocene, Bay of Biscay, Huesca, northeastern Spain). *Scientific Reports* 8, 5127. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23355-w>
- Díaz-Berenguer, E., Badiola, A., Canudo, J.I., Astibia, H., 2018b. El retorno de los mamíferos al medio acuático: sirenios del Eoceno del Golfo de Bizkaia, en: Badiola, A., Gómez-Olivenza, A., Pereda Suberbiola, X. (Eds.) Registro Fósil de Los Pirineos Occidentales. Bienes de Interés Paleontológico y Geológico. Proyección Social. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, pp. 151–160.
- Díaz-Berenguer, E., Houssaye, A., Badiola, A., Canudo, J.I., 2019. The hind limbs of *Sobrarbesiren cardieli* (Eocene, Northeastern Spain) and new insights into the locomotion capabilities of the quadrupedal sirenians. *Journal of Mammalian Evolution*. <https://doi.org/10.1007/s10914-019-09482-9>
- Diedrich, C.G., 2013. The most northerly record of the sirenian *Protosiren* and the possible polyphyletic evolution of manatees and dugongs. *Natural Science* 5, 1154–1164. <https://doi.org/10.4236/ns.2013.511142>
- Dollo, L., 1889. Première note sur les sirenien de Boom. *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie* 3, 415–421.
- Domning, D.P., 1977. Observations on the myology of *Dugong dugon* (Müller). *Smithsonian Contributions to Zoology* 226, 1-55.
- Domning, D.P., 1978. Sirenian evolution in the North Pacific Ocean. *University of California Publications in Geological Sciences* 118, 1–179.
- Domning, D.P., 1982. Evolution of manatees: A speculative history. *Journal of Paleontology* 56, 599–619.
- Domning, D.P., 1988. Fossil Sirenia of the west Atlantic and Caribbean region. I. *Metaxytherium floridanum* Hay, 1922. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8(4), 395-426.
- Domning, D.P., 1989a. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. II. *Dioplotherium manigaulti* Cope, 1883. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9, 415–428. <https://doi.org/10.1080/02724634.1989.10011774>
- Domning, D.P., 1989b. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. III. *Xenosiren yucateca*, gen. et sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9, 429–437. <https://doi.org/10.1080/02724634.1989.10011775>
- Domning, D.P., 1990. Fossil Sirenia of the west Atlantic and Caribbean region. IV. *Corystosiren varguezzi*, gen. et sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10, 361–371. <https://doi.org/10.1080/02724634.1990.10011820>
- Domning, D.P., 1991. Sexual and ontogenetic variation in the pelvic bones of *Dugong dugon* (sirenia). *Marine Mammal Science* 7, 311–316. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1991.tb00106.x>
- Domning, D.P., 1994. A phylogenetic analysis of the Sirenia. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 29, 177–189.
- Domning, D.P., 1996. Bibliography and index of the Sirenia and Desmostylia. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 80, 1–611.

- Domning, D.P., 1997. Fossil Sirenia of the west Atlantic and Caribbean region. VI. *Crenatosiren olseni* (Reinhart, 1976). *Journal of Vertebrate Paleontology* 17, 397–412. <https://doi.org/10.1080/02724634.1997.10010984>
- Domning, D.P. 2000. The readaptation of Eocene sirenians to life in water. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology* 14 (1-2), 115-119.
- Domning, D.P. 2001a. Sirenians, seagrasses, and Cenozoic ecological change in the Caribbean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 166 (1-2), 27-50.
- Domning, D.P., 2001b. The earliest known fully quadrupedal sirenian. *Nature* 413, 625–627. <https://doi.org/10.1038/35098072>
- Domning, D.P., 2002. The terrestrial posture of desmostylians. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 93, 99–111.
- Domning, D.P., 2008. Sirenia, in: Janis, C.M., Gunnell, G.F., Uhen, M.D. (Eds.), Evolution of tertiary mammals of North America. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 629–638. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511541438.037>
- Domning, D.P., Hayek, L.-A.C., 1986. Interspecific and intraspecific morphological variation in manatees (sirenia: *Trichechus*). *Marine Mammal Science* 2, 87–144. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1986.tb00034.x>
- Domning, D.P., Buffrénil, V.D., 1991. Hydrostasis in the Sirenia: quantitative data and functional interpretations. *Marine Mammal Science* 7, 331–368.
- Domning, D.P., Gingerich, P.D., 1994. *Protosiren smithae*, new species (Mammalia, Sirenia) from the late middle Eocene of Wadi Hitán (Egypt). *Contributions from the Museum of Paleontology* 29, 69-87.
- Domning, D.P., Pervesler, P., 2001. The osteology and relationships of *Metaxytherium krabuletzki* Depéret, 1895 (Mammalia: Sirenia). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 553, 1–89.
- Domning, D.P., Beatty, B.L., 2007. Use of tusks in feeding by dugongid sirenians: Observations and tests of hypotheses. *The Anatomical Record* 290, 523–538. <https://doi.org/10.1002/ar.20540>
- Domning, D.P., Aguilera, O.A., 2008. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean region. VIII. *Nanosiren garciae*, gen. et sp. nov. and *Nanosiren sanchezzi*, sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28, 479–500. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2008\)28\[479:FSOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28[479:FSOTWA]2.0.CO;2)
- Domning, D.P., Morgan, G.S., Ray, C.E., 1982. North American Eocene sea cows (Mammalia: Sirenia). *Smithsonian contributions to Paleobiology* 52, 1-69.
- Domning, D.P., Zalmout, I.S., Gingerich, P.D., 2010. Sirenia, en: Cenozoic Mammals of Africa. University of California Press, London, pp. 147–160.
- Domning, D.P., Heal, G.J., Sorbi, S., 2017. *Libysiren sickenbergi*, gen. et sp. nov.: a new sirenian (Mammalia, Protosirenidae) from the middle Eocene of Libya. *Journal of Vertebrate Paleontology* 37, e1299158. <https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1299158>

Domning, D.P., Gingerich, P.D., Simons, E.L., Ankel-Simons, F.A., 1994. A new early dugongid (Mammalia, Sirenia) from Fayum Province, Egypt. *Contributions from the Museum of Paleontology*, University of Michigan 29, 89–108.

Dreyer, T., Corregidor, J., Arbues, P., Puigdefabregas, C., 1999. Architecture of the tectonically influenced Sobrarbe deltaic complex in the Ainsa Basin, northern Spain. *Sedimentary Geology* 127, 127–169. [https://doi.org/10.1016/S0037-0738\(99\)00056-1](https://doi.org/10.1016/S0037-0738(99)00056-1)

Dumont, M., Laurin, M., Jacques, F., Pellé, E., Dabin, W., Buffrénil, V. de, 2013. Inner architecture of vertebral centra in terrestrial and aquatic mammals: A two-dimensional comparative study. *Journal of Morphology* 274, 570–584. <https://doi.org/10.1002/jmor.20122>

## E

Eberle, J.J., Greenwood, D.R., 2012. Life at the top of the greenhouse Eocene world. A review of the Eocene flora and vertebrate fauna from Canada's High Arctic. *GSA Bulletin* 124: 3-23.

Eberth, D.A., Shannon, M., Noland, B.G., 2007. A bonebeds database: classification, biases, and patterns of occurrence, en: Rogers, R.R., Eberth, D.A., Fiorillo, A.R. (eds), *Bonebeds: Genesis, Analysis, and Paleobiological Significance*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 103–220.

Elhuyar, 2018. Gure bazterreko fosilak. 332 zka, *Abendua* 2018, 40-47.

Esperante, R., Guinea, F.M., Nick, K.E., 2009. Taphonomy of a mysticeti whale in the Lower Pliocene Huelva Sands Formation (Southern Spain). *Geologica Acta* 7, 489–505. <https://doi.org/10.1344/105.000001451>

Estevens, M., 2000. Miocene marine mammals from Portugal paleogeographical and paleoecological significance. *Ciencias da Terra* (UNL) 14, 323–334.

Estevens, M., 2003a. Mamíferos marinhos do Miocénico de Lisboa. *Ciencias da Terra* (UNL) Número Especial V, A64–A67.

Estevens, M., 2003b. Mamíferos marinhos do Miocénico da península de Setúbal. *Ciencias da Terra* (UNL) Número Especial V, A60–A63.

## F

Fagone, D.M., Rommel, S.A., Bolen, M.E., 2000. Sexual dimorphism in vestigial pelvic bones of Florida manatees (*Trichechus manatus latirostris*). *Florida Scientist* 63, 177–181.

Farrés, F., 1962. Historia de Taradell por el Dr. Miguel A. Saurina, pbro. *Ausa* 4 (39), 186–191.

Fernández-López, S.R., 2000. Temas de tafonomía. Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Madrid, 167 p.

Fire, S.E., Flewelling, L.J., Stolen, M., Durden, W.N., Wit, M. de, Spellman, A.C., Wang, Z., 2015. Brevetoxin-associated mass mortality event of bottlenose dolphins and manatees along the east coast of Florida, USA. *Marine Ecology Progress Series* 526, 241–251. <https://doi.org/10.3354/meps11225>

Fish, F.E., 1994. Association of propulsive swimming mode with behaviour in river otters (*Lutra canadensis*). *Journal of Mammalogy* 75, 989–997.

- Fish, F.E., 1996. Transitions from drag-based to lift-based propulsion in mammalian swimming. *Integrative and Comparative Biology* 36, 628–641. <https://doi.org/10.1093/icb/36.6.628>
- Fish, F.E., 2016. Secondary evolution of aquatic propulsion in higher vertebrates: Validation and prospect. *Integrative and Comparative Biology* 56, 1285–1297. <https://doi.org/10.1093/icb/icw123>
- Fuentes-Buxó, R., Fuentes-Buxó, A., 2016. Troballa de restes de sireni al Lutecià (Eocè mitjà) de Santa Brígida (Amer, La Selva, Girona). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 22, 19–24.
- Furusawa, H., 1988. A new species of hydrodamaline Sirenia from Hokkaido, Japan. *Takikawa Museum of Art and Natural History* 1, 1-73.
- Furusawa, H., 2004. A phylogeny of the North Pacific Sirenia (Dugongidae: Hydrodamalinae) based on a comparative study of endocranial casts. *Paleontological Research* 8, 91–98. <https://doi.org/10.2517/prpsj.8.91>
- Fuchs, H., 1970. Schadelfragment einer Sirene aus dem Eozan von Cluj, SR Rumanien. *Geologi* 19 (10), 1185–1191.
- Fuchs, H., 1973. Contributiuni la Cunoasterea Sirenidelor Fosile din Bazinul Transilvaniei (IV): Asupra unui fragment de humerus din Cheia Baciului (Cluj). *Studia Universitatis Babeş-Bolyai, Series Geologia-Mineralogia* 18(2), 71–77.

## G

- Gagnaison, C., Vautier, Y., Proudhon, B., 2016. Un sirénien éocène dans les Pyrénées Aragonaises: contexte géologique du site de Janovas (Huesca, Aragon, Espagne). *Revue de Paléobiologie* 35 (2) 447-457.
- Galobart, A., Maroto, J., Ros, J., 1992. Troballa d'un sireni de l'eocè a la vall del Llémena. *Quaderns, C.E.C.B. Banyoles* 1990-91, 85-94.
- Garcés, M., López-Blanco, M., Valero, L., Beamud, E., Muñoz, J.A., Oliva-Urcia, B., Vinyoles, A., Arbués, P., Cabello, P., Cabrera, L., 2020. Paleogeographic and sedimentary evolution of the south-pyrenean foreland basin. *Marine and Petroleum Geology* 113, 104105. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2019.104105>
- Gasca, J.M., Badiola, A., Moreno-Azanza, Puértolas-Pascual, 2012. The fossil vertebrate assemblage from the Pochancalo 1 site (Valanginian-Hauterivian, Villanueva de Hueva, Zaragoza, Spain). *Actas de V Jornadas Internacionales Sobre Paleontología de Dinosaurios y Su Entorno. Salas de los Infantes, Burgos*, pp. 159–172.
- Gawenda, P., Winkler, W., Schmitz, B., Adatte, T., 1999. Climate and bioproductivity control on carbonate turbidite sedimentation (Paleocene to earliest Eocene, Gulf of Biscay, Zumaia, Spain). *Journal of Sedimentary Research* 69, 1253–1261. <https://doi.org/10.2110/jsr.69.1253>
- Getty, R., Sisson, S., 1975. Sisson and Grossman's the Anatomy of the Domestic Animals. Saunders Company (ed), Segunda Edición, Philadelphia, 930 pp.
- Gheerbrant, E., Sudre, J., Cappetta, H., 1996. A Palaeocene proboscidean from Morocco. *Nature* 383, 68–70. <https://doi.org/10.1038/383068a0>



- Gheerbrandt, E., Domning, D.P., Tassy, P., 2005. *Paenungulata (Sirenia, Proboscidea, Hyracoidea, and relatives)*, en: *The Rise of Placental Mammals: Origins and Relationships of the Major Extant Clades*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 84–105.
- Gill, T.N., 1872. Arrangement of the families of mammals with analytical tables. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 11(1) (230), 1–98.
- Gingerich, P.D., 2006. Environment and evolution through the Paleocene–Eocene thermal maximum. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 246–253. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.03.006>
- Gingerich, P.D., 2003. Land-to-sea transition in early whales: evolution of Eocene Archaeoceti (Cetacea) in relation to skeletal proportions and locomotion of living semiaquatic mammals. *Paleobiology* 29, 429–454. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2003\)029<0429:LTIEWE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2003)029<0429:LTIEWE>2.0.CO;2)
- Gingerich, P.D., 2015. Evolution of whales from land to sea, en: Dial, K.P., Shubin, N., Brained E.L. (eds.), *Great Transformations in Vertebrate Evolution*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 239–256.
- Gingerich, P.D., Cappetta, H., 2014. A New archaeocete and other marine mammals (Cetacea and Sirenia) from lower middle Eocene phosphate deposits of Togo. *Journal of Paleontology* 88, 109–129. <https://doi.org/10.1666/13-040>
- Gingerich, P.D., Smith, B.H., Simons, E.L., 1990. Hind limbs of Eocene *Basilosaurus*: evidence of feet in whales. *Science* 249, 154–157. <https://doi.org/10.1126/science.249.4965.154>
- Gingerich, P.D., Domning, D.P., Blane, C.E., Uhen, M.D., 1994a. Cranial morphology of *Protosiren fraasi* (Mammalia, Sirenia) from the middle Eocene of Egypt: a new study using computed tomography. *Contributions from the Museum of Paleontology* University of Michigan 29, 41–67.
- Gingerich, P. D., Raza, S.M., Arif, M., Anwar, M., Zhou, X., 1994b. New whale from the Eocene of Pakistan and the origin of cetacean swimming. *Nature* 368, 844–847. <https://doi.org/10.1038/368844a0>
- Gingerich, P.D., Arif, M., Akram Bhatti, M., Raza, H.A. y Mahmood Raza, S., 1995. *Protosiren* and *Babiacetus* (Mammalia, Sirenia and Cetacea) from the middle Eocene Drazinda Formation, Sulaiman Range, Punjab (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology* 29 (12), 331–357.
- Gingerich, P.D., Arif, M., Bhatti, M.A., Anwar, M., Sanders, W.J., 1997. *Basilosaurus drazindai* and *Basilotenus bussaini*, new archaeoceti (Mammalia, Cetacea) from the middle Eocene Drazinda Formation, with a revised interpretation of ages of whale bearing strata in the Kirthar group of the Sulaiman range, Punjab (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology*, University of Michigan 30, 55–81.
- Gingerich, P.D., Ul-Haq, M., Khan, I.H., Zalmout, I.S., 2001. Eocene stratigraphy and archaeocete whales (Mammalia, Cetacea) of Drug Lahar in the Eastern Sulaiman Range, Balochistan (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology*, University of Michigan 30, 269–319.
- Gingerich, P.D., Attia, Y., El-Bedawi, F., Sameeh, S., 2007. Khasm El-Raqaba: a new locality yielding middle Eocene whales and sea cows from Wadi Tarfa in the Eastern Desert of Egypt. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27, 81A.
- Gingerich, P.D., Ul-Haq, M., Koenigswald, W. von, Sanders, W.J., Smith, B.H., Zalmout, I.S., 2009. New protocetid whale from the middle Eocene of Pakistan: birth on land, precocial

development, and sexual dimorphism. *Plos ONE* 4, e4366. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004366>

Goloboff, P.A., Catalano, S.A., 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32, 221–238. <https://doi.org/10.1111/cla.12160>

Gómez, G., 1998. Dos sirenios del Eoceno en la formación Belsué-Atarés. *Serrablo*, 110, 20.

Gómez Lluca, F., 1919. El Mioceno marino de Muro. *Trabajos del Museo de Ciencias Naturales de Madrid* 25, 54–65.

Goodwin, M.B., Domning, D.P., Lipps, J.H., Benjamini, C., 1998. The first record of an Eocene (Lutetian) marine mammal from Israel. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18, 813–815. <https://doi.org/10.1080/02724634.1998.10011110>

Gray, J.E., 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *London medical repository* 15(1), 296–310.

Gray, N.-M., Kainec, K., Madar, S., Tomko, L., Wolfe, S., 2007. Sink or swim? Bone density as a mechanism for buoyancy control in early cetaceans. *The Anatomical Record* 290, 638–653. <https://doi.org/10.1002/ar.20533>

Grigorescu, D., 1967. Asupra prezenței unor fragmente scheletice de Sirenide din Paleogenul de la Albești-Muscel. *Analele Universității București, Seria Științele Naturii Geologie- Geografie* 16(1), 73–78.

Guido, A., Marra, A.C., Mastandrea, A., Tosti, F., Russo, F., 2012. Micromorphological, geochemical, and diagenetic characterization of sirenian ribs preserved in the Late Miocene paleontological site of Cessaniti (southern Calabria, Italy). *Facies* 58, 179–190. <https://doi.org/10.1007/s10347-011-0284-y>

## H

Hall, M.T., 1997. Sequence stratigraphy and early diagenesis: the Sobrarbe Formation, Ainsa Basin, Spain. Tesis Doctoral, The University of Manchester, Manchester, X p.

Hardt, A.B., Jee, W.S.S., 1982. Trabecular bone structural variation in biopsy sites of the beagle ilium. *Calcified tissue international* 34(1), 391–395.

Harlan, R., 1824. On a species of lamantin resembling the *Manatus senegalensis* (Cuvier) inhabiting the coast of East Florida. *Journal Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 3, 390–394.

Harrison, T.J., 1961. The influence of the femoral head on pelvic growth and acetabular form in the rat. *Journal of anatomy* 95(Pt 1), 12.

Hautier, L., Sarr, R., Tabuce, R., Lihoreau, F., Adnet, S., Domning, D.P., Samb, M., Hameh, P.M., 2012. First prorastomid sirenian from Senegal (Western Africa) and the Old World origin of sea cows. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32, 1218–1222. <https://doi.org/10.1080/02724634.2012.687421>

Hautier, L., Sarr, R., Lihoreau, F., Tabuce, R., Marwan Hameh, P., 2014. First record of the family Protocetidae in the Lutetian of Senegal (West Africa). *Palaeovertebrata* 38 (2), 1-7. <https://doi.org/10.18563/pv.38.2.e2>

- Hayashi, S., Houssaye, A., Nakajima, Y., Chiba, K., Ando, T., Sawamura, H., Inuzuka, N., Kaneko, N., Osaki, T., 2013. Bone inner structure suggests increasing aquatic adaptations in *Desmostylia* (Mammalia, Afrotheria). *Plos ONE* 8, e59146. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059146>
- Hayward, J.L., Zelenitsky, D.K., Smith, D.L., Zaft, D.M., Clayburn, J.K., 2000. Eggshell taphonomy at modern gull colonies and a dinosaur clutch site. *Palaios* 15, 343–355. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2000\)015<0343:ETAMGC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2000)015<0343:ETAMGC>2.0.CO;2)
- Hendrickson, J.T., Balasingam, E., 1966. Nesting beach preferences of Malayan sea turtles. *Bulletin of the National Museum Singapore* 33 (10), 69–76.
- Hooijer, D.A., 1952. Fact and fiction in Hippopotamology (sampling the history of scientific error). *Osiris* 10, 109–116.
- Hooker, J.J., 1998. Mammalian faunal change across the Paleocene-Eocene transition in Europe, en: Late Paleocene-Early Eocene Climatic and Biotic Events in the Marine and Terrestrial Records. Columbia University Press, Columbia, pp. 428–450.
- Hoson, O., Kawada, S., Oda, S., 2009. Ossification patterns of cranial sutures in the Florida manatee (*Trichechus manatus latirostris*) (Sirenia, Trichechidae). *Aquatic Mammals* 35, 72–81. <http://dx.doi.org/10.1578/AM.35.1.2009.72>
- Houssaye, A., 2009. “Pachyostosis” in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology* 4, 325–340. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2009.00146.x>
- Houssaye, A., 2013. Palaeoecological and morphofunctional interpretation of bone mass increase: an example in Late Cretaceous shallow marine squamates. *Biological Reviews* 88, 117–139. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00243.x>
- Houssaye, A., Botton-Divet, L., 2018. From land to water: evolutionary changes in long bone microanatomy of otters (Mammalia: Mustelidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 125, 240–249. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly118>
- Houssaye, A., Martin Sander, P., Klein, N., 2016. Adaptive patterns in aquatic amniote bone microanatomy—more complex than previously thought. *Integrative and Comparative Biology* 56, 1349–1369. <https://doi.org/10.1093/icb/icw120>
- Houssaye, A., Tafforeau, P., Muizon, C. de, Gingerich, P.D., 2015. Transition of eocene whales from land to sea: evidence from bone microstructure. *Plos ONE* 10, e0118409. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118409>
- Hulbert, R.C., 1998. Postcranial osteology of the North American middle Eocene protocetid *Georgiacetus*, en: Thewissen, J.G.M. (Ed.), *The Emergence of Whales: Evolutionary Patterns in the Origin of Cetacea*, Advances in Vertebrate Paleobiology. Springer US, Boston, MA, pp. 235–267. [https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0159-0\\_8](https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0159-0_8)

## I

- Illiger, C., 1811. *Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis, eorumque versione Germanica*. C. Salfeld, Berlín, 302 pp.
- Imai, T., Varricchio, D.J., Cahoon, J., Plymessenger, K., 2015. Sedimentological analyses of eggshell transport and deposition: implication and application to eggshell taphonomy. *Palaios* 30, 435–445. <https://doi.org/10.2110/palo.2013.116>



## J

- Jackson, F.D., Varricchio, D.J., Jackson, R.A., Walde, A.D., Bishop, G.A., 2015. Taphonomy of extant desert tortoise (*Gopherus agassizii*) and loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) nesting sites: implications for interpreting the fossil record. *Palaos* 30, 207–223. <https://doi.org/10.2110/palo.2014.048>
- James, P.S.B.R., 1974. An osteological study of the dugong *Dugong dugon* (Sirenia) from India. *Marine Biology* 27, 173–184. <https://doi.org/10.1007/BF00389070>
- Jenkins, F.A., Camazine, S.M., 1977. Hip structure and locomotion in ambulatory and cursorial carnivores. *Journal of Zoology* 181, 351–370. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1977.tb03249.x>
- Jouve, S., 2016. A new basal tomistomine (Crocodylia, Crocodyloidea) from Issel (middle Eocene; France): palaeobiogeography of basal tomistomines and palaeogeographic consequences. *Zoological Journal of the Linnean Society* 177, 165–182. <https://doi.org/10.1111/zoj.12357>

## K

- Kaiser, H.E., 1960. Untersuchungen zur vergleichenden Osteologie der fossilen und rezenten Pachyostosen. *Palaontographica* A 114, 113–196.
- Kaiser, H.E., 1974. Morphology of the Sirenia. A macroscopic and X-Ray atlas of the osteology of recent species. Karger Publishers, Suiza, 76 pp.
- Katz, M.E., Pak, D.K., Dickens, G.R., K.G., 1999. The source and fate of massive carbon input during the latest Paleocene Thermal Maximum. *Science* 286, 1531–1533. <https://doi.org/10.1126/science.286.5444.1531>
- Kaup, J.J., 1838. Über Zähnen von *Halytherium* und *Pugmeodon* aus Flonheim. *Neues Jahrbuch für Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde* 319, 318–320.
- Kellogg, M.E., Burkett, S., Dennis, T.R., Stone, G., Gray, B.A., McGuire, P.M., Zori, R.T., Stanyon, R., 2007. Chromosome painting in the manatee supports Afrotheria and Paenungulata. *BMC Evolutionary Biology* 7, 6. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-6>
- Kordos, L., 1977. A new upper Eocene sirenian (*Paralitherium tarkanyense* n.g., n.sp.) from Felsőtrárkány, NE Hungary. *Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1975 Évről, 1977* 349–367.
- Kordos, L., 1978. Major finds of scattered fossils in the palaeovertebrate collection of the Hungarian Geological Institute (Communication No. 3). *Magyar Állami Földtani Intézet Évi jelentése az 1977 Évről, 1976*, 281–290.
- Kordos, L., 1979. Major finds of scattered fossils in the palaeovertebrate collection of the Hungarian Geological Institute (Communication No. 4). *Magyar Állami Földtani Intézet Évi jelentése az 1977 Évről, 1979* 313–326.
- Kordos, L., 1980. Contribution to the knowledge of sirenians from the Hungarian Eocene. *Annual Report of the Geological Institute of Hungary 1978*, 385–397.
- Kordos, L., 1981. Some complements to the knowledge of a Middle Eocene Sirenia, *Sirenavus hungaricus* Kretzoi, 1941. *Fragmenta Mineralogica et Palaontologica* 10, 75–78.

- Kordos, L., 1985. Legányi Ferenc munkássága az ősgércesek gyűjtésében *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* 10, 5–9.
- Kordos, L., 2002. Eocene sea cows (Sirenia, Mammalia) from Hungary. *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* 20, 43–48.
- Kretzoi, M., 1941. *Sirenavus hungaricus* n.g., n.sp., ein neuer prorastomide aus dem Mitteleozän (Lutetium) von Felsőgalla in Ungarn. *Annales Musei Nationalis Hungarici. Pars Mineralogica, Geologica et Palaeontologica* 34, 146–156.
- Kretzoi, M., 1953. A legidősebb magyar ősemlős lelet. *Földtani Közlemény* 83 (7–9), 273–277.
- Kuchling, G., 1999. Reproductive behaviour, en: The Reproductive Biology of the Chelonia, Zoophysiology. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 69–90.

## L

- Lambert, O., Bianucci, G., Salas-Gismondi, R., Di Celma, C., Steurbaut, E., Urbina, M., de Muizon, C., 2019. An amphibious whale from the middle Eocene of Peru reveals Early South Pacific dispersal of quadrupedal cetaceans. *Current Biology* 29, 1352–1359.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.02.050>
- Landsberg, J.H., Flewelling, L.J., Naar, J., 2009. *Karenia brevis* red tides, brevetoxins in the food web, and impacts on natural resources: Decadal advancements. *Harmful Algae* 8, 598–607. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.11.010>
- Laurin, M., Canoville, A., Germain, D., 2011. Bone microanatomy and lifestyle: a descriptive approach. *Comptes Rendus Palevol* 10, 381–402. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2011.02.003>
- Liebig, P.M., Taylor, T.-S.A., Flessa, K.W., 2003. Bones on the beach: marine mammal taphonomy of the Colorado Delta, Mexico. *Palaios* 18, 168–175. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2003\)18<168:BOTBMM>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2003)18<168:BOTBMM>2.0.CO;2)
- Liebig, P.M., Flessa, K.W., Taylor, T.-S.A., 2007. Taphonomic variation despite catastrophic mortality: analysis of a mass stranding of false killer whales (*Pseudorca crassidens*), Gulf of California, Mexico. *Palaios* 22, 384–391. <https://doi.org/10.2110/palo.2005.p05-052r>
- Link, H.F., 1795. Beytrage zur Naturgeschichte, K. C. Stiller, Rostock and Leipzig. 126 pp
- Linnaeus, C., 1758. Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis, Editio Decima. ed. *Holmiae Salvii*, 824 pp.
- Liu, Z., Pagani, M., Zinniker, D., DeConto, R., Huber, M., Brinkhuis, H., Shah, S.R., Leckie, R.M., Pearson, A., 2009. Global cooling during the Eocene-Oligocene climate transition. *Science* 323, 1187–1190. <https://doi.org/10.1126/science.1166368>
- Lyman, R.L., 1994. Vertebrate taphonomy. Cambridge University Press, Cambridge, 522 p.

## M

- Madar, S.I., 2007. The postcranial skeleton of early Eocene pakicetid cetaceans. *Journal of Paleontology* 81, 176–200. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2007\)81\[176:TPSOEE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2007)81[176:TPSOEE]2.0.CO;2)

- Madar, S.I., Thewissen, J.G.M., Hussain, S.T., 2002. Additional holotype remains of *Ambulocetus natans* (Cetacea, Ambulocetidae), and their implications for locomotion in early whales. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22, 405–422. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2002\)022\[0405:AHROAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0405:AHROAN]2.0.CO;2)
- Mahboubi, M., Ameur, R., Crochet, J., Jaeger, J., 1986. El Kohol (Saharan atlas, Algeria): a new Eocene mammal locality in northwestern Africa. *Palaeontographica A* 192, 15–49.
- Marco, A., Abella-Perez, E., Tiwari, M., 2017. Vulnerability of loggerhead turtle eggs to the presence of clay and silt on nesting beaches. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 486, 195–203. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.10.015>
- Marigó, J., 2014. The primate fossil record in the Iberian Peninsula. *Journal of Iberian Geology* 40 (1), 179–211.
- Marsh, H., 1989. Mass stranding of dugongs by a tropical cyclone in northern Australia. *Marine Mammal Science* 5 (1), 78–84.
- Marsh, H., Heinsohn, G.E., Channells, P.W., 1984a. Changes in the ovaries and uterus of the dugong, *Dugong dugon* (Sirenia: Dugongidae), with age and reproductive activity. *Australian Journal of Zoology* 32, 743–766. <https://doi.org/10.1071/zo9840743>
- Marsh, H., Heinsohn, G.E., Glover, T.D., 1984b. Changes in the male reproductive organs of the dugong, *Dugong dugon* (Sirenia: Dugongidae) with age and reproductive activity. *Australian Journal of Zoology* 32, 721–742. <https://doi.org/10.1071/zo9840721>
- Marsh, H., O’Shea, J.O., Reynolds III, J.E., 2011. Ecology and Conservation of the Sirenia. Dugongs and manatees. Cambridge University Press, Reino Unido, 521 pp.
- Martin, R.E., 1999. Taphonomy: a process approach. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, 526 p. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511612381>
- Mateu-Vicens, G., Pomar, L., Ferràndez-Cañadell, C., 2012. Nummulitic banks in the upper Lutetian ‘Buil level’, Ainsa Basin, South Central Pyrenean Zone: the impact of internal waves. *Sedimentology* 59 (2), 527–552.
- Maureta, J., Thos y Codina, S., 1881. Descripción física, geológica y minera de la provincia de Barcelona. Memorias y Comunicaciones Mapa Geológico de España, 487 pp.
- Mcdonald, H.G., Muizon, C.D., 2002. The cranial anatomy of *Thalassocnus* (Xenarthra, Mammalia), a derived nothrothere from the Neogene of the Pisco Formation (Peru). *Journal of Vertebrate Paleontology* 22, 349–365. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2002\)022\[0349:TCAOTX\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0349:TCAOTX]2.0.CO;2)
- McEachran, J.D., Aschliman, N., 2004. Phylogeny of Batoidea, en: Biology of sharks and their relatives. Carrier, J.F., Musick, J.A., Heithaus, M.R. (eds). CRC press, Boca Raton, Florida., 79-114.
- McKenna, M.C., 1975. Toward a phylogenetic classification of the Mammalia, en: Luckett, W.P., Szalay, F.S. (Eds.), Phylogeny of the Primates: A Multidisciplinary Approach. Springer US, Boston, MA, pp. 21–46. [https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2166-8\\_2](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2166-8_2)
- Meulenkamp, J.E., Sissingh, W., 2000. Maps 17 to 23 - Tertiary, in: Decourt, J., Gaetani, M., Vrielynck, B., Barrier, E., Biju-Duval, B., Brunet, M.F., Cadet, J.P., Crasquin, S., Sandulescu, M. (eds.), Atlas Peri-Tethys Palaeogeographical Maps. Commission for the Geologic Map of the World, Francia, pp. 153–208.

- Meulenkamp, J.E., Sissingh, W., 2003. Tertiary palaeogeography and tectonostratigraphic evolution of the Northern and Southern Peri-Tethys platforms and the intermediate domains of the African–Eurasian convergent plate boundary zone. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 196 (1–2), 209–228.
- Miller, J. F., 1778. Various subjects of Natural History, where in are delineated birds, Animals and many curious Plants. *Icones Animalium et Plantarum*, 10.
- Minwer-Barakat, R., Badiola, A., Marigó, J., Moyà-Solà, S., 2013. First record of the genus *Microchoerus* (Omomyidae, Primates) in the western Iberian Peninsula and its palaeobiogeographic implications. *Journal of Human Evolution* 65, 313–321. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.07.002>
- Mitchell, J., 1973. Determination of relative age in the dugong *Dugong dugon* (Müller) from a study of skulls and teeth. *Zoological Journal of the Linnean Society* 53, 1–23. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1973.tb01409.x>
- Mochales, T., 2011. Chronostratigraphy, vertical axis rotations and AMS in the Boltaña anticline (Southern Pyrenees): kinematic implications. Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza, Zaragoza, 222 pp.
- Mochales, T., Pueyo, E. L., Casas, A. M., Barnolas, A., Oliva-Urcia, B., 2010. Anisotropic magnetic susceptibility record of the kinematics of the Boltaña Anticline (Southern Pyrenees). *Geological Journal* 45 (5-6), 562–581.
- Mochales, T., Barnolas, A., Pueyo, E., Serra-Kiel, E., Casas, A.M., Samsó, J.M., Ramajo, J. Sanjuán, J., 2012. Chronostratigraphy of the Boltaña anticline and the Ainsa Basin (southern Pyrenees). *Geological Society of America Bulletin* 124 (7-8), 1229-1250.
- Moreno-Azanza, 2014. Los huevos fósiles de amniotas del Cretácico de la Península Ibérica: tafonomía, formación de la cascara y sistemática. Tesis Doctoral inédita. Universidad de Zaragoza, Zaragoza, 304 pp.
- Moreno-Azanza, M., Díaz-Berenguer, E., Silva-Casal, R., Pérez-García, A., Badiola, A., Canudo, J.I., (Manuscrito aceptado). A dismantled *Eocnocbelus* (Testudines, Pleurodira) nesting ground in an Eocene deltaic plain (Sobrarbe Fm, Lutetian, northern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- Mortimer, J.A., 1990. The influence of beach sand characteristics on the nesting behavior and clutch survival of green turtles (*Chelonia mydas*). *Copeia* 1990, 802–817. <https://doi.org/10.2307/1446446>
- Muizon, C. de, McDonald, H.G., 1995. An aquatic sloth from the Pliocene of Peru. *Nature* 375, 224–227. <https://doi.org/10.1038/375224a0>
- Müller, P.L.S., 1776. Des Ritters Carl von Linne' ... vollständiges, Natursystems Supplements-und Register-Band. ed. Gabriel Nicolaus Raspe, Nuremberg.
- Murie, J., Mivart, G.J., 1865. On the myology of *Hyrax capensis*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 33 (1), 329–352.
- Murphy, W.J., Pevzner, P.A., O'Brien, S.J., 2004. Mammalian phylogenomics comes of age. *Trends in Genetics* 20, 631–639. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2004.09.005>
- Mutti, E., Tinterri, R., Zavala, 1996. The importance of fluvio-deltaic systems dominated by catastrophic flooding in tectonically active basins. *Memorie di Scienze Geologiche* 48, 233–291.



## N

National Geographic, Un sirenio en los Pirineos. Junio 2018, 42 (6), Explora, Vida Salvaje.

Natterer, J., 1883. Verh. zool.-bot. Ges. *Beiheft* 33, 89.

Nganvongpanit, K., Buddhachat, K., Kaewmong, P., Cherdsookjai, P., Kittiwatanawong, K., 2017. What the skull and scapular morphology of the dugong (*Dugong dugon*) can tell us: sex, habitat and body length? *Scientific Reports* 7, 1–17. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01899-7>

## O

Orihuela, J., López, L.W.V., Macrini, T.E., 2019. First cranial endocasts of early Miocene sirenians (Dugongidae) from the West Indies. *Journal of Vertebrate Paleontology* 39 (2), e1584565. <https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1584565>

Owen, R., 1875. On fossil evidences of a sirenian mammal (*Eotherium aegyptiacum*) from the nummulitic Eocene of the Mokattam cliffs, near Cairo. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 31 (1) (121), 100–105.

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.

Ozawa, T., Hayashi, S., Mikhelson, V.M., 1997. Phylogenetic position of mammoth and Steller's sea cow within Tethytheria demonstrated by mitochondrial DNA sequences. *Journal of Molecular Evolution* 44, 406–413. <https://doi.org/10.1007/PL00006160>

## P

Pales, L., Lambert, C., 1971. Atlas ostéologique pour servir à la identification des mammifères du quaternaire. Les Membres Herbivores. Éditions du Centre national de la recherche scientifique, Paris, 175 pp.

Palmer, T.S., 1899. Catalogus Mammalium tam viventium quam fossilium. *Science* 10, 491–495.

Pardini, A.T., O'Brien, P.C.M, Fu, B., Bonde, R.K., Elder, F.F.B, Ferguson-Smith, M.A, Yang, F., Robinson, T.J, 2007. Chromosome painting among Proboscidea, Hyracoidea and Sirenia: support for Paenungulata (Afrotheria, Mammalia) but not Tethytheria. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 1333–1340. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0088>

Payros, A., Ortiz, S., 2018. Eventos hipertermales del Paleógeno inferior en los Pirineos occidentales: modelos del futuro climático y elementos del patrimonio geológico, en: Badiola, A., Gómez-Olivenza, A., Pereda Suberbiola, X (Eds.), Registro Fósil de Los Pirineos Occidentales. Bienes de Interés Paleontológico y Geológico. Proyección Social. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, pp. 53–62.

Payros, A., Tosquella, J., Bernaola, G., Dinarès-Turell, J., Orue-Etxebarria, X., Pujalte, V., 2009. Filling the North European early/middle Eocene (Ypresian/Lutetian) boundary gap: Insights from the Pyrenean continental to deep-marine record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 280, 313–332. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.06.018>

- Pearson, P.N., Dongen, B.E. van, Nicholas, C.J., Pancost, R.D., Schouten, S., Singano, J.M., Wade, B.S., 2007. Stable warm tropical climate through the Eocene Epoch. *Geology* 35, 211–214. <https://doi.org/10.1130/G23175A.1>
- Pérez-García, A., 2017. The Iberian fossil record of turtles: an update. *Journal of Iberian Geology* 43, 155–191. <https://doi.org/10.1007/s41513-017-0016-4>
- Pérez-García, A., Smith, T., 2017. Identification of the African–European *Erymnochelys* group (Pleurodira, Podocnemididae) in the Belgian fossil record: first finding of *Eocnocbelus eremberti* outside its type locality. *Fossil Record* 20, 245–251. <https://doi.org/10.5194/fr-20-245-2017>
- Pérez-García, A., Murelaga, X., Lalueza, J.C., Badiola, A., Díaz-Berenguer, E., 2013. Presence of several clades of continental turtles in the Lutetian (middle Eocene) of the Sobrarbe Formation (Ainsa Basin, South-Central Pyrenees, Northeast Spain). *Geologica Belgica* 16 (4), 311–319.
- Pérez-García, A., Díaz-Berenguer, E., Badiola, A., Canudo, J.I., 2019. An unexpected finding: identification of the first complete shell of the Franco-Belgian middle Eocene littoral pleurodiran turtle *Eocnocbelus eremberti* in Spain. *Historical Biology* 0, 1–7. <https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1644330>
- Pérez-Ramos, A., Holgado, B., García-Marsà, J., Bonilla-Salomón, I., Bisbal-Chinesta, J.F., Escanero, D., Díaz-Aráez, J.L., Beláustegui, Z., 2014. Estudio paleohistológico preliminar de los restos óseos de posibles sirenios del Mioceno medio de la Cuenca de El Camp de Tarragona (NE España). XXX Jornadas de Paleontología de La Sociedad Española de Paleontología. ¡Fundamental! Teruel, pp. 183–186.
- Pervesler, P., Roetzel, R., Steininger, F.F., 1996. Taphonomy of the sirenians in the shallow marine sediments (Burgschleinitz Formation, Eggenburgian, Lower Miocene) of Kühnring (Lower Austria). II Reunión de Taphonomía y Fossilización. Consejo Superior de Investigaciones Científicas (SCIC), Zaragoza, 319–326.
- Pervesler, P., Roetzel, R., Mandic, O., 1998. Sirenen lagerstätten in den marinen flachwasserablagerungen der eggenburger bucht (Burgscheleitniz-Formation, Eggenburgium, Untermiozän). *Geologisch-Paläontologische Mitteilungen Innsbruck* 23, 87–103.
- Piccoli, G., 1966. Segnalazione di un frammento di Sirenio (*Prototherium*) nello stratotipo del Priaboniano. *Bollettino della Società geologica italiana* 85, 349–353.
- Pilleri, G., 1987. The Sirenia of the Swiss molasse: with a descriptive catalogue of the fossil Sirenia preserved in Swiss collections. Brain Anatomy Institute.
- Pilleri, G., 1990. Endocranial cast of *Metaxytherium* (Mammalia: Sirenia) from the Miocene of Cerro Gordo, Almería, Spain. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 1, 35–42.
- Pilleri, G., Biosca, J., Via, L., 1989. The Tertiary Sirenia of Catalonia. Brain Anatomy Institute, University of Berne, Ostermündingen (Bern) Suiza, 98 pp.
- Plaziat, J.C., 1981. Late Cretaceous to late Eocene palaeogeographic evolution of southwest Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 36 (3-4), 263-320.
- Pocock, R.I., 1940. Some notes on the dugong. *Annals and Magazine of Natural History* 5(28), 329–345.

Prista, G., Estevens, M., Agostinho, R., Cachão, M., 2013. The disappearance of the European/North African Sirenia (Mammalia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 387, 1–5. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.07.013>

Pritchard, P.C., 1979. Encyclopedia of turtles. TFH Publ. Inc., Neptune, New Jersey, X. p.

Puértolas-Pascual, E., Blanco, A., Brochu, C.A., Canudo, J.I., 2016. Review of the Late Cretaceous-early Paleogene crocodylomorphs of Europe: Extinction patterns across the K-PG boundary. *Cretaceous Research* 57, 565–590. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.08.002>

Pyenson, N.D., Gutstein, C.S., Parham, J.F., Le Roux, J.P., Chavarría, C.C., Little, H., Metallo, A., Rossi, V., Valenzuela-Toro, A.M., Velez-Juarbe, J., Santelli, C.M., Rogers, D.R., Cozzuol, M.A., Suárez, M.E., 2014. Repeated mass strandings of Miocene marine mammals from Atacama Region of Chile point to sudden death at sea. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, 20133316. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3316>

## Q

Quemeneur, S., de Buffrénil, V., Laurin, M., 2013. Microanatomy of the amniote femur and inference of lifestyle in limbed vertebrates. *Biological Journal of the Linnean Society* 109, 644–655. <https://doi.org/10.1111/bij.12066>

## R

Rabal-Garcés, R., 2013. Estudio paleontológico de *Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794 del Pleistoceno Superior de Coro Tracito (Tella, Huesca, España). Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza, Zaragoza, 516 pp.

Razin, P., Serra-Kiel, J., Grelaud, C., Crumeyrolle, P., 2008. Les systèmes de dépôt syntectoniques paléogènes sur la bordure méridionale du bassin sud-pyrénéen, en: Geologie de La Sierra de Guara, Excursion Géologique. Universidad de Burdeos-Universidad de Barcelona, 56 pp.

Reinhart, H., 1951. A new genus of sea cow from the Miocene of Colombia. University of California Publications. *Bulletin of the Department of Geological Sciences* 28 (9), 203–214.

Reinhart, H., 1959. A review of the Sirenia and Desmostylia. *University of California Publications in Geological Sciences* 36, 1–146.

Reisdorf, A.G., Bux, R., Wyler, D., Benecke, M., Klug, C., Maisch, M.W., Fornaro, P., Wetzel, A., 2012. Float, explode or sink: postmortem fate of lung-breathing marine vertebrates. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 92, 67–81. <https://doi.org/10.1007/s12549-011-0067-z>

Remy, J. A., 1965. Un nouveau genre de Paléothéridé (Perissodactyla) de l'Éocène supérieur du Midi de la France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 260: 4362-4364

Richard, M., 1946. Les gisements de mammifères tertiaires: contribution a l'étude du bassin d'Aquitaine. *Mémoires de la Société Géologique de France* 24(1), 380 pp.

Ricou, L.C., 1994. Tethys reconstructed: plates, continental fragments and their Boundaries since 260 Ma from Central America to South-eastern Asia. *Geodinamica Acta* 7 (4), 169–218.



- Ricqlès, A. de, Buffrénil, V. de, 2001. Bone histology, heterochronies and the return of tetrapods to life in water: where are we?, en: Mazin, J.M., Buffrénil, V. (eds.), *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, pp. 289–310.
- Robineau, D., 1969. Morphologie externe du complexe osseux temporal chez les sireniens. *Éditions du Muséum National de Histoire Naturelle*, Série A, Zoologie IX (1), 1–32.
- Rogers, R.R., Kidwell, S.M., 2007. A conceptual framework for the genesis and analysis of vertebrate skeletal concentrations, en: Rogers, R.R., Eberth D.A., Fiorillo, A.R. (eds.). *Bonebeds: Genesis, Analysis, and Paleobiological Significance*. The University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 1–64.
- Rosenbaum, G., Lister, G.S., Duboz, C., 2002. Relative motions of Africa, Iberia and Europe during Alpine orogeny. *Tectonophysics* 359, 117–129. [https://doi.org/10.1016/S0040-1951\(02\)00442-0](https://doi.org/10.1016/S0040-1951(02)00442-0)

## S

- Sagne, C., 2001a. La diversification des siréniens à l'Éocène (Sirenia, Mammalia): Etude morphologique et analyse phylogénétique du sirénien de Taulanne, *Halitherium taulannense*. (Tesis doctoral). Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Sagne, C., 2001b. *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 planetes 333, 471–476.
- Samonds, K.E., Zalmout, I.S., Irwin, M.T., Krause, D.W., Rogers, R.R., Raharivony, L.L., 2009. *Eotheroides lambondrano*, new middle Eocene seacow (Mammalia, Sirenia) from the Mahajanga Basin, Northwestern Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29, 1233–1243. <https://doi.org/10.1671/039.029.0417>
- Sarko, D.K., Domning, D.P., Marino, L., Reep, R.L., 2010. Estimating body size of fossil sirenians. *Marine Mammal Science* 26, 937–959. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2010.00384.x>
- Savage, R.J., 1976. Review of early Sirenia. *Systematic Zoology* 25, 344–351.
- 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 sirenioides* Owen, 1855. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14(3), 427–449.
- Schoepff, J.D., 1792. *Historia Testudinum Iconibus Illustrata*, en: Erlangae: Ioannis Jacobi Palm. p. 136.
- Seiffert, E.R., 2007. A new estimate of afrotherian phylogeny based on simultaneous analysis of genomic, morphological, and fossil evidence. *BMC Evolutionary Biology* 7, 224. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-224>
- Sendra Saez, J.R., 1998. Excavación de un sirenio (Mammalia, Sirenia) parcialmente articulado en el Mioceno de Crevillente (Alicante). XIV Jornadas de Paleontología, 6-11 octubre, Universidad de La Laguna. Libro de Resúmenes, pp. 161–164.
- Sendra Saez, J.R., 2013. Un *Metaxytherium* (Mammalia, Sirenia) del Tortoniense de Paterna (Valencia). XXIX Jornadas de Paleontología, 2-5 octubre 2013, Córdoba. Libro de Resúmenes, pp. 177–178.

- Sendra, J.R., Stokes, M., Soler, F.A., 1998. Recuperación de un sirenio parcialmente articulado en el Plioceno inferior del sector Norte de la Cuenca de Vera (Almería). XIV Jornadas de Paleontología, 6-11 octubre 1998, Universidad de La Laguna. Libro de Resúmenes, 173-176.
- Sendra J.R y Fortea Soler F.A., 2013. Un *Metaxytherium* del Plioceno inferior de Cuevas del Almanzora (Almería). XXIX Jornadas de Paleontología, 2-5 octubre 2013, Córdoba. Libro de Resúmenes, 185-186.
- Sendra, J., Montoya, P., Belinchón, M., 1999. Un cráneo de sirenio en el Mioceno de Pilar de la Horadada. *Temas Geológico-Mineros IGTE* 26, 350-355.
- Serra-Kiel, J., Hottinger, L., Caus, E., Drobne, K., Ferrandez, C., Jauhri, A.K., Less, G., Pavlovec, R., Pignatti, J., Samsó, J.M., Schaub, H., Sirel, E., Strougo, A., Tambareau, Y., Tosquella, J., Zakrevskaya, E., 1998. Larger foraminiferal biostratigraphy of the Tethyan Paleocene and Eocene. *Bulletin de la Société géologique de France* 169 (2), 281–299.
- Shil, S.K., Quasem, M.A., Rahman, M.L., Kibria, A.S.M.G., Uddin, M., Ahasan, A.S.M.L., 2013. Macroanatomy of the bones of pelvis and hind limb of an Asian Elephant (*Elephas maximus*). *International Journal of Morphology* 31, 1473–1478.
- Shipman, P.G., 1975. Implications of drought for vertebrate fossil assemblages. *Nature* 257, 667–668.
- Shipman, P.G., 1981. Life history of a fossil: An introduction to taphonomy and paleoecology. Harvard University Press, Cambridge, Reino Unido, 222 p.
- Sickenberg, O., 1934. Beiträge zur Kenntnis Tertiärer Sirenen. I. Die eozänen Sirenen des Mittelmeergebietes. II. Die Sirenen des Belgischen Tertiärs. *Mémoires du Musée royal d'histoire naturelle de Belgique* 63, 1–352.
- Siegfried, P., 1965. *Anomotherium langevieschei* n. g. n. sp. (Sirenia) aus dem Ober-Oligozän des Dobergs bei Bünde (Westfalen). *Palaeontographica Abteilung A*, 116–150.
- Siegfried, P., 1967. Das femur von *Eotheroides libyca* (Owen) (Sirenia). *Paläontologische Zeitschrift* 41, 165–172.
- Simpson, G.G., 1932. Fossil sirenian of Florida and the evolution of the Sirenia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 59(8), 419-503.
- Simpson, G.G., 1945. Principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85, 1–350.
- Smith, T., Smith, R., 2003. Terrestrial mammals as biostratigraphic indicators in upper Paleocene-lower Eocene marine deposits of the southern North Sea Basin. *Geological Society of America Special Papers* 369, 513–520.
- Smuts MM, Bezuidenhout AJ (1994) Osteology of the pelvic limb of the African elephant (*Loxodonta africana*). *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 61, 51–66.
- Solé, F., Smith, T., 2013. Dispersals of placental carnivorous mammals (Carnivoramorpha, Oxyaenodonta & Hyaenodonta) near the Paleocene-Eocene boundary: a climatic and almost worldwide story. *Geologica Belgica* 16 (4), 256–261.
- Sorbi, S., 2007. The Neogene Euro-North African Sirenia: phylogenetic and systematic study, palaeoecological and palaeobiogeographic considerations. Tesis Doctoral. Università di Pisa, Pisa, 294 pp.

- Sorbi, S., Domning, D.P., Vaiani, S.C., Bianucci, G., 2012. *Metaxytherium subapenninum* (Bruno, 1839) (Mammalia, Dugongidae), the latest sirenian of the Mediterranean Basin. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32, 686–707. <https://doi.org/10.1080/02724634.2012.659100>
- Spain, A.V., Heinsohn, G.E., 1974. A biometric analysis of measurement data from a collection of north Queensland dugong skulls, *Dugong dugon* (Muller). *Australian Journal of Zoology* 22, 249–257. <https://doi.org/10.1071/zo9740249>
- Spain, A.V., Heinsohn, G.E., Marsh, H., Correll, R.L., 1976. Sexual dimorphism and other sources of variation in a sample of dugong skulls from north Queensland. *Australian Journal of Zoology* 24, 491–497. <https://doi.org/10.1071/zo9760491>
- Springer, M.S., Murphy, W.J., 2007. Mammalian evolution and biomedicine: new views from phylogeny. *Biological Reviews* 82, 375–392. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00016.x>
- Springer, M.S., Signore, A.V., Paijmans, J.L.A., Vélez-Juarbe, J., Domning, D.P., Bauer, C.E., He, K., Crerar, L., Campos, P.F., Murphy, W.J., Meredith, R.W., Gatesy, J., Willerslev, E., MacPhee, R.D.E., Hofreiter, M., Campbell, K.L., 2015. Interordinal gene capture, the phylogenetic position of Steller's sea cow based on molecular and morphological data, and the macroevolutionary history of Sirenia. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 91, 178–193. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.05.022>
- Stancyk, S.E., Ross, J.P., 1978. An analysis of sand from green turtle nesting beaches on Ascension Island. *Copeia* 1, 93–99.
- Stanhope, M.J., Waddell, V.G., Madsen, O., Jong, W. de, Hedges, S.B., Cleven, G.C., Kao, D., Springer, M.S., 1998. Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95, 9967–9972. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.17.9967>
- Sturbaut, E., Nolf, D., 1988. Ypresian teleost otoliths from Belgium and Northwestern France. *Bulletin van de Belgische Vereniging voor Geologie* 97 (3/4), 321–347.
- Stott, L.D., Sinha, A., Thiry, M., Aubry, M.-P., Berggren, W.A., 1996. Global  $\delta^{13}\text{C}$  changes across the Paleocene-Eocene boundary: criteria for terrestrial-marine correlations. *Geological Society, London, Spec. Publications* 101, 381–399. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.1996.101.01.19>
- Stromer von Reichenbach, E., 1921. Untersuchungen der Hüftbeine und Hüftgelenke von Sirenia und Archaeoceti. *Bayerische Akademie der Wissenschaften* 1, 41–59.
- Suraru, N., Codrea, V., 1988. Un dinte premolar (P4 dext.) de sirenid (Mammalia, Sirenia) în orizontul calcarului de Cluj, de la Cluj-Napoca: Cheile Baciului. *Nymphaea* 18, 689–695.

## T

- Tabuce, R., Asher, R.J., Lehmann, T., 2008. Afrotherian mammals: a review of current data. *Mammalia* 72, 2–14. <https://doi.org/10.1515/MAMM.2008.004>
- Takahashi, E.M., Arthur, K.E., Shaw, G.R., 2008. Occurrence of okadaic acid in the feeding grounds of dugongs (*Dugong dugon*) and green turtles (*Chelonia mydas*) in Moreton Bay, Australia. *Harmful Algae* 7, 430–437. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2007.09.003>
- Takahashi, S., Domning, D.P., Saito, T., 1986. *Dusisiren dewana*, n. sp. (Mammalia: Sirenia), a new ancestor of Steller's seacow from the upper Miocene of Yamagata Prefecture, Northeastern Japan. *Transactions and proceedings of the Paleontological Society of Japan, New series* 141, 296–321.

- Thewissen, J.G.M., Bajpai, S., 2009. A New Miocene Sirenian from Kutch, India. *Acta Palaeontologica Polonica* 54, 7–13. <https://doi.org/10.4202/app.2009.0102>
- Thewissen, J.G.M., Williams, E.M., Roe, L.J., Hussain, S.T., 2001. Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. *Nature* 413, 277–281. <https://doi.org/10.1038/35095005>
- Todd, T.W., Todd, A.W., 1938. The epiphysial union pattern of the Ungulates with a note on Sirenia. *American Journal of Anatomy* 63, 1–36.
- Torsvik, T.H., Cocks, L.R.M., 2017. Paleogene, in: Earth History and Palaeogeography. Cambridge University Press, Reino Unido, pp. 240–255.

## U

- Ubeid, K., 2008. El Delta del Sobrarbe (Eoceno) en el flanco E del sinclinal de Santa María del Buil (cuenca de Aínsa, Pirineos Centrales-meridionales, N de España): facies, arquitectura y su relación con los sistemas marinos profundos. Tesis Doctoral inédita. Universidad de Oviedo, Oviedo, 176 pp.
- Uhen, M.D., 1998. New protocetid (Mammalia, Cetacea) from the late middle Eocene Cook Mountain Formation of Louisiana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18, 664–668. <https://doi.org/10.1080/02724634.1998.10011093>
- Uhen, M.D., 2004. Form, function, and anatomy of *Dorudon atrox* (Mammalia, Cetacea): An archaeocete from the Middle to Late Eocene of Egypt. *University of Michigan Papers on Paleontology* 34, 1–222.
- Uhen, M.D., 2008. New protocetid whales from Alabama and Mississippi, and a new Cetacean clade, Pelagiceti. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28, 589–593. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2008\)28\[589:NPWFAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28[589:NPWFAA]2.0.CO;2)
- Uhen, M.D., 2014. New material of *Natchitochia jonesi* and a comparison of the innominata and locomotor capabilities of Protocetidae. *Marine Mammal Science* 30, 1029–1066. <https://doi.org/10.1111/mms.12100>
- Underwood, C.J., Ward, D.J., King, C., Antar, S.M., Zalmout, I.S., Gingerich, P.D., 2011. Shark and ray faunas in the Middle and late Eocene of the Fayum Area, Egypt. *Proceedings of the Geologists' Association, Environmental Change in sub-Saharan Africa* 122, 47–66. <https://doi.org/10.1016/j.pgeola.2010.09.004>

## V

- Van Beneden, P.J., 1876. Les phoques fossiles du bassin d'Anvers. *Bulletins de l'Academie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique* 41, 783–80.
- Vélez-Juarbe, J., Domning, D.P., 2014a. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean region. IX. *Metaxytherium albifontanum*, sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34, 444–464. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.799072>
- Vélez-Juarbe, J., Domning, D.P., 2014b. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean region: X. *Priscosiren atlantica*, gen. et sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34, 951–964. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.815192>



- Vélez-Juarbe, J., Domning, D. P., 2015. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean region. XI. *Callistosiren boriquensis*, gen. et sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35(1), e885034. <http://dx.doi.org/10.1080/02724634.2014.885034>
- Velez-Juarbe, J., Domning, D.P., Pyenson, N.D., 2012. Iterative evolution of sympatric seacow (Dugongidae, Sirenia) Assemblages during the Past ~26 Million Years. *Plos ONE* 7, e31294. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031294>
- Velez-Juarbe, J., Wood, A.R., 2019. An early Miocene dugongine (Sirenia: Dugongidae) from Panama. *Journal of Vertebrate Paleontology* e1511799. <https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1511799>
- Vianey-Liaud, M., Marivaux, L., 2017. Autopsie d'une radiation adaptative: Phylogénie des Theridomorpha, rongeurs endémiques du Paléogène d'Europe - histoire, dynamique évolutive et intérêt biochronologique. *Palaeovertebrata*, 40 (3-e1), pp.1-68. 10.18563/pv.40.3.e1. hal-01813219
- Volpato, V., Viola, T.B., Nakatsukasa, M., Bondioli, L., Macchiarelli, R., 2008. Textural characteristics of the iliac-femoral trabecular pattern in a bipedally trained Japanese macaque. *Primates* 49, 16–25. <https://doi.org/10.1007/s10329-007-0053-2>
- Voorhies, M.R., 1969. Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *Rocky Mountain Geology* 8 (volumen especial 1), 1–69.
- Voß, M., 2008. New finds of *Halitherium* (Sirenia, Mammalia) from the lower Oligocene of the Rhine area, Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen* 249 (3), 257–269.
- Voß, M., 2013. Revision of the *Halitherium*-species complex (Mammalia, Sirenia) from the late Eocene to early Miocene of Central Europe and North America. Tesis Doctoral. Humboldt-Universität zu Berlin, Mathematisch Naturwissenschaftliche Fakultät I, Berlin, 298 pp.
- Voß, M., Hampe, O., 2017. Evidence for two sympatric sirenian species (Mammalia, Tethytheria) in the early Oligocene of Central Europe. *Journal of Paleontology* 91, 337–367. <https://doi.org/10.1017/jpa.2016.147>
- Voß, M., Hampe, O., Mata Leonart, R., Ferrer Lopez, J., 2019a. Fossil sea cow remains (Mammalia: Sirenia) on paving stones in the city of Girona (Catalonia, Spain). *Geoheritage* <https://doi.org/10.1007/s12371-019-00419-5>
- Voß, M., Antar, M.S.M., Zalmout, I.S., Gingerich, P.D., 2019b. Stomach contents of the archaeocete *Basilosaurus isis*: Apex predator in oceans of the late Eocene. *Plos ONE* 14, e0209021. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209021>

## W

- Wang, P.L., Jackson, F.D., Varricchio, D.J., 2014. Nest taphonomy of common terns (*Sterna hirundo*) on Poplar Island, Chesapeake Bay, Maryland. *Historical Biology* 26, 155–164. <https://doi.org/10.1080/08912963.2013.798317>
- Watkins, J., 1999. Mechanical characteristics of musculoskeletal components, en: Watkins J. (ed) *Structure and Function of the Musculoskeletal System*. Human Kinetics, Champaign IL, pp. 285–308.

- Weissengruber, G.E., Fuss, F.K., Egger, G., Stanek, G., Hittmair, K.M., Forstenpointner, G., 2006. The elephant knee joint: morphological and biomechanical considerations. *Journal of Anatomy* 208, 59–72. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2006.00508.x>
- Wilberg, E.W., Turner, A.H., Brochu, C.A., 2019. Evolutionary structure and timing of major habitat shifts in Crocodylomorpha. *Scientific Reports* 9, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36795-1>
- Wolff, R.G., 1973. Hydrodynamic sorting and ecology of a Pleistocene mammalian assemblage from California (U.S.A.). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 13, 91–101.

## Z

- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K., 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to Present. *Science* 292, 686–693. <https://doi.org/10.1126/science.1059412>
- Zachos, J.C., Dickens, G.R., Zeebe, R.E., 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon cycle dynamics. *Nature* 451, 279–283.
- Zalmout, I.S., Gingerich, P.D., 2012. Late Eocene seacows (Mammalia, Sirenia) from Wadi Al Hitán in the Western Desert of Fayum, Egypt. *University of Michigan Papers on Paleontology* 387, 1–158.
- Zalmout, I.S., Ul-Haq, M., Gingerich, P.D., 2003. New species of *Protosiren* (Mammalia, Sirenia) from the early middle Eocene of Balochistan (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 31 (3), 79–87
- Zbyszewski, G., 1944. Note sur la découverte d'un humerus de *Metaxitherium petersi* Abel dans l'helvétien Vb de Lisbonne. *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal* IV (I-II), 37–151.
- Zbyszewski, G., 1967. Contribution a l'étude du Miocene de la Serra da Arrabida. *Comunicações Serviço Geológico de Portugal* 51, 37–151.
- Zigno, A. de, 1875. Annotazioni paleontologiche. Sirenie fossili nel Veneto. *Memorie delle Reale istituto Veneto di scienze, lettere ed arti* 18, 427–456.
- Zigno, A. de, 1880. Nuove osservazioni sull'*Halitherium veronense*. *Memorie delle Reale istituto Veneto di scienze, lettere ed arti* 21, 291–298.
- Zigno, A. de, 1887. Quelques observations sur les siréniens fossiles. *Bulletin de la Société Géologique de France* 3 (15), 728–732.
- Zimmermann, E.A., 1780. Geographische Geschichte des Menschen und der Allgemein verbreiteten vierfüssigen Thiere, Weygandschen Buchhandlung, Leipzig, 432 pp.





# ANEXOS

<b>Anexo 1.</b> Listado de fósiles asignados a <i>Sobrarbesiren cardieli</i> .....	319
<b>Anexo 2.</b> Material consultado.....	325
<b>Anexo 3.</b> Ficha tafonómica.....	331
<b>Anexo 4.</b> Análisis filogenético.....	351
<b>Anexo 5.</b> Catálogo de yacimientos de vertebrados del Eoceno de la cuenca de Aínsa ....	387
<b>Anexo 6.</b> Publicaciones.....	435



**Anexo 1.** Listado de los fósiles de sirenios del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (Comarca de Sobrarbe, Huesca) asignados a *Sobrarbesiren cardieli* e incluidos en esta Tesis Doctoral.

SIGLA	ELEMENTO	ESTADO ONTOGENÉTICO	ESTATUS
<b>MPZ 2017/1</b>	Cráneo completo que preserva la serie molar	Adulto	Holotipo
<b>MPZ 2017/2</b>	Cráneo que preserva la serie molar y carece del exoccipital y el basioccipital	Subadulto-adulto?	Paratipo
<b>CS-41-427</b>	Cráneo que carece del supraoccipital, el exoccipital, el basicráneo y la serie dental	Subadulto-adulto?	-
<b>MPZ 2017/3</b>	Proceso nasal del premaxilar derecho	-	Paratipo
<b>CS-41-119.E</b>	Frontal izquierdo	Juvenil	-
<b>CS-41-126</b>	Mitad posterior de un frontal izquierdo	Juvenil	-
<b>CS-41-160</b>	Mitad anterior de un frontal izquierdo	Juvenil	-
<b>CS-41-582</b>	Frontal izquierdo	Juvenil	-
<b>CS-41-601</b>	Frontal derecho	Juvenil	-
<b>CS-41-614</b>	Frontal izquierdo	Juvenil	-
<b>CS-41-21</b>	Supraoccipital	Juvenil	-
<b>CS-41-222</b>	Escamoso derecho	-	-
<b>CS-41-580</b>	Escamoso derecho	Juvenil	-
<b>CS-41-28.B</b>	Escama y parte ventral de un escamoso izquierdo	Juvenil	-
<b>CS-41-320.B</b>	Yugal izquierdo	-	-
<b>CS-41-540</b>	Cóndilo occipital izquierdo	-	-
<b>CS-41-381</b>	Cóndilo occipital izquierdo	-	-
<b>MPZ 2017/4</b>	I1?	-	Paratipo
<b>MPZ 2017/5</b>	I3?	-	Paratipo
<b>CS-41-348</b>	P2? Derecho?	-	-
<b>CS-41-210.A</b>	P3-4? Izquierdo?	-	-
<b>CS-41-119.G</b>	Premolar indeterminado	-	-
<b>CS-41-542</b>	Premolar deciduo	Juvenil	-
<b>CS-41-363</b>	Fragmento de mandíbula	-	-
<b>CS-41-488</b>	Hueso del aparato hioides	-	
<b>MPZ 2017/6</b>	Atlas	Subadulto-adulto	Paratipo
<b>MPZ 2017/7</b>	Axis	Subadulto-adulto	Paratipo
<b>CS-41-575</b>	Cervical 3	Subadulto-adulto	-
<b>CS-41-364</b>	Cervical 4 o 5	Subadulto-adulto	-
<b>MPZ 2017/8</b>	Cervical 4 o 5	Subadulto-adulto	Paratipo
<b>CS-41-593</b>	Cervical 6	Subadulto-adulto	
<b>MPZ 2017/9</b>	Cervical 7	Subadulto-adulto	Paratipo
<b>MPZ 2017/10</b>	Primera vértebra torácica	Subadulto-adulto	Paratipo
<b>MPZ 2017/11</b>	Segunda vértebra torácica?	Subadulto-adulto	Paratipo

## ANEXO 1

<b>SIGLA</b>	<b>ELEMENTO</b>	<b>ESTADO ONTOGENÉTICO</b>	<b>ESTATUS</b>
<b>CS-41-411</b>	Vértebra torácica media	Subadulto-adulto	
<b>MPZ 2017/12</b>	Vértebra torácica media	Subadulto-adulto	Paratipo
<b>MPZ 2017/13</b>	Vértebra torácica media	Subadulto-adulto	Paratipo
<b>MPZ 2017/14</b>	Arco neural de vértebra torácica media	Subadulto-adulto	Paratipo
<b>CS-41-22</b>	Vértebra torácica media	Subadulto-adulto	-
<b>MPZ 2017/15</b>	Arco neural de vértebra torácica posterior	Subadulto-adulto	Paratipo
<b>CS-41-4</b>	Fragmento de arco neural y centro de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-5(2)b</b>	Arco neural de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-12.b</b>	Fragmento de arco neural de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-18</b>	Fragmento de arco neural de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-61.2</b>	Fragmento de arco neural de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-212.b</b>	Fragmento de arco neural de vértebra torácica	-	-
<b>CS-41-213.b</b>	Fragmento de arco neural de vértebra torácica	-	-
<b>CS-41-237</b>	Centro de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-271</b>	Arco neural completo de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-398</b>	Centro de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-399</b>	Arco neural incompleto de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-400</b>	Fragmento de arco neural de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-401</b>	Centro de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-408</b>	Arco neural de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-425</b>	Arco neural de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-429.B</b>	Centro de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-457</b>	Arco neural de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-470</b>	Arco neural incompleto de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-487</b>	Arco neural de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-490</b>	Arco neural incompleto de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-523</b>	Centro de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-578</b>	Fragmento de arco neural de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-584</b>	Arco neural de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>CS-41-621</b>	Centro de vértebra torácica	Juvenil	-
<b>MPZ 2017/16</b>	Vértebra lumbar (L1-L2?)	Subadulto-adulto	Paratipo
<b>MPZ 2017/17</b>	Vértebra lumbar (L3-L4?)	Subadulto-adulto	Paratipo
<b>MPZ 2017/18</b>	Vértebra sacra	Subadulto-adulto	Paratipo

LISTADO DE FÓSILES ASIGNADOS A SOBRARBESIREN CARDIELI

SIGLA	ELEMENTO	ESTADO ONTOGENÉTICO	ESTATUS
MPZ 2017/19	Vértebra caudal anterior	Subadulto-adulto	Paratipo
MPZ 2017/20	Vértebra caudal anterior	Subadulto-adulto	Paratipo
MPZ 2017/21	Vértebra caudal media	Subadulto-adulto	Paratipo
CS-41-524	Vértebra caudal posterior	-	
MPZ 2017/22	Primera costilla izquierda	Subadulto-adulto	Paratipo
MPZ 2017/23	Costilla derecha anterior	Subadulto-adulto	Paratipo
MPZ 2017/24	Costilla derecha anterior	Subadulto-adulto	Paratipo
MPZ 2017/25	Costilla derecha anterior	Subadulto-adulto	Paratipo
MPZ 2017/26	Costilla derecha anterior	Subadulto-adulto	Paratipo
MPZ 2017/34	Costilla izquierda anterior	Subadulto-adulto	Paratipo
CS-41-5(1)C	Costilla izquierda anterior	Subadulto-adulto	
MPZ 2017/27	Costilla derecha media	Subadulto-adulto	Paratipo
MPZ 2017/28	Costilla derecha media	Subadulto-adulto	Paratipo
MPZ 2017/29	Costilla derecha media	Subadulto-adulto	Paratipo
MPZ 2017/30	Costilla derecha media	Subadulto-adulto	Paratipo
MPZ 2017/31	Costilla derecha media	Subadulto-adulto	Paratipo
MPZ 2017/32	Costilla derecha media	Subadulto-adulto	Paratipo
CS-41-322	Costilla derecha media	Subadulto-adulto	-
CS-41-630	Costilla derecha media	Subadulto-adulto	-
MPZ 2017/35	Costilla izquierda media	Subadulto-adulto	Paratipo
CS-41-6.B	Costilla izquierda media	Subadulto-adulto	-
MPZ 2017/36	Costilla izquierda media	Subadulto-adulto	Paratipo
CS-41-596	Costilla izquierda media	Subadulto-adulto	-
MPZ 2017/33	Costilla derecha posterior	Subadulto-adulto	Paratipo
MPZ 2017/37	Costilla izquierda posterior	Subadulto-adulto	Paratipo
MPZ 2017/38	Costilla izquierda posterior	Subadulto-adulto	Paratipo
MPZ 2017/39	Costilla izquierda posterior	Subadulto-adulto	Paratipo
CS-41-533	Costilla derecha anterior?	Juvenil	-
CS-41-62	Costilla derecha anterior?	Juvenil	-
CS-41-209	Costilla derecha anterior	Juvenil	-
CS-41-350	Costilla derecha anterior-media?	Juvenil	-
CS-41-416	Costilla izquierda anterior-media	Juvenil	-
CS-41-212	Costilla izquierda anterior-media	Juvenil	-
CS-41-5(1)A	Costilla derecha media	Juvenil	-
CS-41-26.2	Costilla derecha media	Juvenil	-
CS-41-63	Costilla derecha media	Juvenil	-
CS-41-225	Costilla derecha media	Juvenil	-
CS-41-263	Costilla derecha media	Juvenil	-

## ANEXO 1

<b>SIGLA</b>	<b>ELEMENTO</b>	<b>ESTADO ONTOGENÉTICO</b>	<b>ESTATUS</b>
<b>CS-41-265</b>	Costilla derecha media	Juvenil	-
<b>CS-41-218</b>	Costilla derecha media	Juvenil	-
<b>CS-41-23</b>	Costilla izquierda media?	Juvenil	-
<b>CS-41-214</b>	Costilla izquierda media?	Juvenil	-
<b>CS-41-5(1)D</b>	Costilla media	Juvenil	-
<b>CS-41-451</b>	Costilla izquierda media-posterior	Juvenil	-
<b>CS-41-538</b>	Costilla derecha posterior	Juvenil	-
<b>CS-41-458</b>	Costilla derecha posterior-media	Juvenil	-
<b>CS-41-213</b>	Costilla derecha posterior-media	Juvenil	-
<b>CS-41-215</b>	Costilla derecha posterior-media?	Juvenil	-
<b>CS-41-5 (3)</b>	Costilla izquierda posterior-media	Juvenil	-
<b>CS-41-6.C</b>	Costilla izquierda posterior-media	Juvenil	-
<b>CS-41-375</b>	Costilla izquierda posterior-media?	Juvenil	-
<b>CS-41-211</b>	Costilla derecha posterior?	Juvenil	-
<b>CS-41-217</b>	Costilla derecha posterior	Juvenil	-
<b>CS-41-264</b>	Costilla derecha posterior	Juvenil	-
<b>CS-41-340</b>	Costilla derecha posterior	Juvenil	-
<b>CS-41-294</b>	Costilla derecha posterior	Juvenil	-
<b>CS-41-474</b>	Costilla derecha posterior	Juvenil	-
<b>CS-41-329</b>	Costilla derecha posterior	Juvenil	-
<b>CS-41-310</b>	Costilla izquierda posterior	Juvenil	-
<b>CS-41-224</b>	Costilla izquierda posterior	Juvenil	-
<b>CS-41-434</b>	Costilla izquierda posterior	Juvenil	-
<b>CS-41-555</b>	Costilla izquierda posterior	Juvenil	-
<b>CS-41-388.2</b>	Costilla posterior	Juvenil	-
<b>CS-41-440.B</b>	Costilla posterior	Juvenil	-
<b>CS-41-210</b>	Costilla posterior	Juvenil	-
<b>CS-41-339</b>	Costilla izquierda	Juvenil	-
<b>CS-41-461</b>	Costilla derecha	Juvenil	-
<b>CS-41-229</b>	Elemento esternal	-	-
<b>CS-41-591</b>	Elemento esternal	-	-
<b>MPZ 2017/40</b>	Escápula izquierda	Adulto	Paratipo
<b>MPZ 2017/41</b>	Escápula izquierda	Adulto	Paratipo
<b>MPZ 2017/42</b>	Escápula izquierda	Adulto	Paratipo
<b>MPZ 2017/43</b>	Escápula izquierda	Adulto	Paratipo
<b>CS-41-370</b>	Acromion (probablemente perteneciente a MPZ 2017/43)	-	-
<b>CS-41-11</b>	Escápula derecha	Juvenil	-
<b>MPZ 2017/44</b>	Húmero izquierdo	Subadulto-adulto	Paratipo

LISTADO DE FÓSILES ASIGNADOS A SOBRARBESIREN CARDIELI

SIGLA	ELEMENTO	ESTADO ONTOGENÉTICO	ESTATUS
<b>MPZ 2017/45</b>	Húmero derecho	Subadulto-adulto	Paratipo
<b>CS-41-629</b>	Húmero derecho	Juvenil	-
<b>MPZ 2017/46</b>	Ulna derecha	Subadulto?	Paratipo
<b>CS-41-60</b>	Radio izquierdo, fragmento distal	Subadulto?	-
<b>CS-41-351</b>	Metacarpo I derecho	-	-
<b>CS-41-604</b>	Metacarpo III izquierdo	-	-
<b>CS-41-125</b>	Mecarpo V derecho	-	-
<b>CS-41-325</b>	Mecarpo V derecho	-	-
<b>CS-41-603</b>	Mecarpo V derecho	-	-
<b>CS-41-208</b>	Mecarpo V izquierdo	-	-
<b>CS-41-472</b>	Mecarpo V izquierdo	-	-
<b>CS-41-241</b>	Metacarpo indet., mitad distal	-	-
<b>CS-41-286</b>	Metacarpo indet., mitad distal	-	-
<b>CS-41-152b</b>	Metacarpo, epífisis distal	-	-
<b>CS-41-619</b>	Metacarpo, epífisis distal	-	-
<b>CS-41-235</b>	Falange	-	-
<b>CS-41-417</b>	Falange	-	-
<b>CS-41-101</b>	Mitad proximal de una falange	-	-
<b>MPZ 2017/47</b>	Hueso innominado izquierdo	Adulto	Paratipo
<b>MPZ 2017/48</b>	Hueso innominado derecho	Subadulto	Paratipo
<b>MPZ 2017/49</b>	Isquion derecho	Juvenil	Paratipo
<b>MPZ 2017/50</b>	Isquion derecho	Juvenil	Paratipo
<b>MPZ 2017/51</b>	Patela	-	Paratipo
<b>MPZ 2017/52</b>	Patela	-	Paratipo
<b>MPZ 2017/53</b>	Fémur izquierdo	Subadulto	Paratipo
<b>MPZ 2017/54</b>	Fémur izquierdo	Juvenil	Paratipo
<b>MPZ 2017/55</b>	Cabeza femoral	-	Paratipo
<b>MPZ 2017/56</b>	Fíbula izquierda	Subadulto?	Paratipo
<b>MPZ 2018/520</b>	Epífisis distal derecha del fémur	Subadulto	-
<b>MPZ 2018/521</b>	Fragmento proximal fíbula derecha	Subadulto	-





MATERIAL CONSULTADO

**Anexo 2.** Listado de las especies actuales y fósiles de sirenios consultadas en las instituciones visitadas durante el desarrollo de esta Tesis Doctoral. Se detallan la institución, el número de colección, el material y la cita en la que aparece referido el espécimen.

<b>Museo de Historia Natural de Budapest (Hungria)</b>		
<b><i>Sirenavus hungaricus</i>, Tatabánya (Felsőgalla)–Nagykeselő (Hungria), Eoceno medio</b>		
MTM V.60.1712 y MTM V.83.42	Cráneo y fragmento de dos hemimandíbulas, <b>HOLOTIPO</b>	Kretzoi (1953); Kordos (2002)
<b><i>Sirenavus sp.</i>, Üröm, Mina de Varga (Hungria), Eoceno</b>		
MTM V.66.10	Escápula, vértebras y costillas	Kretzoi (1953)?
<b>Instituto Geológico y Geofísico de Hungria</b>		
<b><i>Sirenia indet.</i>, Tatabánya–Felsőgalla (Hungria), Eoceno</b>		
MÁFI V.11423	Fragmento de mandíbula con M <sup>3</sup>	Kordos (2002)
<b><i>Protosiren cf. fraasi</i>, Tatabánya–Keselő-hegy mine (Hungria), Eoceno</b>		
MÁFI V.15379	Fragmento mandíbula juvenil	Kordos (1978)
<b><i>Anisosiren pannonica</i>, Oroszlány–XXIII/D mineshaft, Szépvizér (Hungria), Luteciense (Eoceno medio)</b>		
MÁFI V.11748, Vt.77	Fragmento de maxilar izquierdo con la serie M <sup>1</sup> -M <sup>3</sup> y un fragmento de P <sup>4</sup> ?, y un premolar aislado asociados al mismo.	Kordos (1979)
<b><i>Sirenavus sp.</i>, Eger–Kis-Eged, west side (Hungria), Eoceno superior</b>		
MÁFI V.15361; MÁFI V.15363-15364; MÁFI V.15366 -15367;	Costillas, vértebras caudales, vértebra cervical, hemipelvis derecha y fémur	Kordos (2002)
<b><i>Eotheroides sp.</i>, Balinka (Hungria), Eoceno</b>		
V.15371	Hemimandíbula derecha	Kordos (1980)
<b><i>Paralytherium tarkanyense (Sirenavus sp.)</i>, Felsőtárkány–Várkút roadcut <i>Sirenavus sp.</i> (Hungria), Eoceno superior</b>		
MÁFI V.10934; MÁFI V.10936 y MÁFI V.10937	Dos hemimandíbulas con m3 ( <b>HOLOTIPO</b> ), dos vértebras y costillas ( <b>PARATIPO</b> )	Kordos (1977)

## ANEXO 2

<b>Museo Nacional de Historia Natural (París, Francia)</b>		
<b><i>Halitherium taulannense</i>, Alpes-de-Haute-Provenza (Francia), Priaboniense (Eoceno superior)</b>		
RGHP D040	Cráneo de adulto, <b>HOLOTIPO</b>	Sagne (2001a;b)
RGHP C001	Mandíbula de subadulto y premolares P <sup>1</sup> a P <sup>4</sup> aislados, <b>PARATIPO</b>	
RGHP D349	Cráneo de adulto, <b>PARATIPO</b>	
RGHP D350	Escápula derecha de adulto, <b>PARATIPO</b>	
RGHP C035	Húmero derecho de adulto, <b>PARATIPO</b>	
RGHP C066	Radio-Ulna izquierdos de adulto, <b>PARATIPO</b>	
RGHP D024	Escafoide, semilunar, piramidal, metacarpos y falange de subadulto, <b>PARATIPO</b>	
RGHP C050	Hemipelvis izquierda, <b>PARATIPO</b>	
RGHP D037	Cráneo parcial juvenil (recién nacido)	Sagne (2001b)
RGHP D057	Cráneo parcial juvenil	
RGHP D275	Fragmento maxilar con dP <sup>5</sup>	
RGHP-9701 170	M <sup>1</sup> o dP <sup>5</sup>	
RGHP C054	Primera costilla derecha	
RGHP D280	Falange	
RGHP D314	Metacarpo V	
RGHP E.9-008	Metacarpo III izquierdo	
RGHP D292	Metacarpo V	
RGHP E?.107	Unciforme izquierdo	
RGHP E.7.096	Escafoide izquierdo	
RGHP E.9-C001	Fémur	
<b><i>Prototherium</i> sp. nov., Clujnapoca (Rumanía), Eoceno superior</b>		
Réplica de V115*	Réplica de cráneo	Sagne (2001b)
<b><i>Eosiren libyca</i>, Birket el Kuoroum (Egipto), Eoceno</b>		
LBE-689a-c	Cráneo, mandíbula y vértebra cervical	-
<b><i>Hydrodamalis gigas</i>, Actualidad</b>		
MNHN 1919-48	Cráneo	-
MNHN 1919-48	Radio-una	
MNHN 1945-228	Hemipelvis	
Expuesto	Esqueleto completo	
<b><i>Trichechus senegalensis</i>, actualidad</b>		
MNHN 1912-488	Esqueleto completo	-
<b><i>Trichechus manatus</i>, actualidad</b>		
MNHN A10100	Esqueleto completo juvenil (feto o recién nacido)	-
MNHN 1921-122	Esqueleto completo	-

MATERIAL CONSULTADO

<b>Museo Nacional de Historia Natural (Washington, Estados Unidos)</b>		
<b><i>Pezosiren portelli</i>, Seven Rivers (Jamaica), Eoceno medio inferior</b>		
USNM 511925	Mandíbula, <b>HOLOTIPO</b>	Domning (2001b)
USNM 517464	Pelvis	
USNM 517465	Fémur izquierdo	
USNM 517466	Tibia izquierda	
USNM 517467	Falange	
DPD 638	Cráneo parcial	
USNM 553586	Bóveda craneal	
USNM 553584	Premaxilar derecho	
USNM 553593	Escamoso izquierdo	
USNM 53590	Exoccipital y basioccipital	
DPD-746	Periótico	
USNM 553548	Axis	
USNM 553550, 553606 y 553608	C5 a C7	
DPD-952, USNM 553609 y USNM 553619	Vértebras torácicas	
DPD 542	Dos vértebras lumbares	
USNM 542916 y DPD 542	Sacro	
USNM 553652 y 553653	Vértebras caudales	
USNM 542910	Dos primeras costillas	
DPD-868, 790 y 865	Costillas	
sin numerar	Esternón (réplica)	
USNM 553624	Escápula derecha	
USNM 553626	Húmero derecho	
sin numerar	Ulna (réplica)	
DPD sin numerar	Rótula	
USNM 553636	Fémur izquierdo juvenil	
<b><i>Protosiren sattaensis</i>, (Pakistán), Bartoniense medio-superior (Eoceno medio-superior)</b>		
GSP-UM 3001	Pelvis derecha e izquierda (réplica)	Gingerich et al. (1995)
<b><i>Protosiren smithae</i>, Fayum (Egipto), Bartoniense superior-Priaboniense inferior (Eoceno medio-superior)</b>		
USNM 475363 (CGM 42292)	Cráneo, hioides, vértebras cervicales, torácicas, lumbares y caudal, esternón, costillas, escápula, húmero, ulna, radio, metacarpos, falanges, pelvis, rótula, fémur, tibia y fibula ( <b>HOLOTIPO</b> , réplica)	Domning y Gingerich (1994)
<b><i>Eosiren imenti</i>, Fayum (Egipto), Oligoceno inferior</b>		
CGM 40210	Cráneo (réplica)	Domning et al. (1994)

ANEXO 2

<b><i>Eotheroides sp.</i>, North Carolina (EE.UU.), Eoceno</b>		
USNM 244491 y USNM 214596	Fragmento distal de húmero derecho y parte proximal de la ulna derecha	Domning et al. (1982)
<b><i>Eotheroides lambondrano</i>, Ampazony (Madagascar), Eoceno medio</b>		
UA 9046	Fragmentos craneales, <b>HOLOTIPO</b> (réplica)	Samonds et al. (2009)
<b><i>Trichechus inunguis</i>, Actualidad</b>		
Sin número	Cráneo	x

<b>Museo de Geología y Paleontología, Universidad de Padua (Italia)</b>		
<b><i>Prototherium veronense</i>, Verona (Italia), Bartonense</b>		
MGP-PD 10Z	Cráneo, <b>HOLOTIPO</b>	De Zigno (1875; 1887); Sickenberg (1934)
MGP-PD 9Z	Cráneo, <b>PARATIPO</b>	De Zigno (1875); Sickenberg (1934)
MGP-PD 6994Z	Maxilar con dentición	Sickenberg (1934)
MGP-PD 6995Z	Fragmento de maxilar con M <sup>3</sup>	De Zigno (1875b; 1880; 1887); Sickenberg (1934)
MGP-PD 6997Z	Fragmento de cráneo (premaxilar, maxilar y yugal) con dentición	
MGP-PD 7007Z	Premolares	
MGP-PD 7008Z	I <sup>3</sup>	
MGP-PD 7010Z	Premolar	
MGP-PD 7010aZ	I <sup>2</sup> y premolares	
MGP-PD 7010bZ	Premolar	
MGP-PD 7014Z	Fragmento de mandíbula con molares	
MGP-PD 7015Z	M <sup>1</sup> ?	
MGP-PD 7015aZ	M1 derecho	
MGP-PD 7016Z	dP <sup>4</sup>	
MGP-PD 7016aZ	Premolar?	
MGP-PD 7016bZ	Premolar?	
MGP-PD 7016cZ	M <sup>1</sup> izquierdo	
MGP-PD 15z	Hemimandíbula derecha	De Zigno (1880); Sickenberg (1934)
MGP-PD 6993Z	Bóveda craneal	De Zigno (1875b); Sickenberg (1934)
MGP-PD 27648	Fragmento de cráneo (escamoso, supraoccipital y periótico)	De Zigno (1875b; 1880; 1887); Sickenberg (1934)
MGP-PD 14Z	Escápula derecha	De Zigno (1880); Sickenberg (1934)

MATERIAL CONSULTADO

MGP-PD 4608	Húmero derecho	De Zigno (1875a; 1875b; 1880a; 1887); Sickenberg (1934)
MGP-PD 7022	Ulna derecha juvenil	
MGP-PD 27649	Radio derecho de juvenil	
MGP-PD 27652	Falange	
<b><i>Prototherium cf. veronense</i>, Vicenza (Italia), Priaboniense (Eoceno superior)</b>		
MGP-PD 24003	Hemimandíbula derecha	De Zigno (1875)
<b><i>Prototherium intermedium</i>, Possagno (Italia), Priaboniense (Eoceno superior)</b>		
MGP-PD 26300	Cráneo, <b>HOLOTIPO</b>	Bizzotto (1983)
MGP-PD 25837	Mandíbula, <b>HOLOTIPO</b>	Bizzarini et al. (1977); Bizzotto (1983)
MGP-PD 26300	Vértebras, costillas e ilion	Bizzotto, 1983
MGP-PD 28997 y MGP-PD 28998	Cráneo y mandíbula ( <b>TOPOTIPO</b> ); cráneo	Bizzotto (2005)
<b><i>Prototherium?</i>, Verona (Italia), Eoceno</b>		
MGP-PD 4670	Cuerpo vertebral cervical	De Zigno (1875b; 1880; 1887)
MGP-PD 5295, MGP-PD 5302, MGP-PD 5313, MGP-PD 5315, MGP-PD 5322, MGP-PD 5337, MGP-PD 5339, MGP-PD 5342, MGP-PD 5352	Vértebras torácicas completas y fragmentarias	
MGP-PD 4636, MGP-PD 5324, MGP-PD 5327	Vértebras caudales	
MGP-PD 5363	Fragmento mandíbula?	
MGP-PD 5367	Frontal izquierdo juvenil	

<b>Museo geológico del seminario de Barcelona (España)</b>		
<b><i>Prototherium? montserratense</i>, Cataluña (España), Bartoniense (Eoceno medio)</b>		
MGSB - No. 44.892	Esqueleto incluido en la matriz	Pilleri et al. (1989)
<b><i>Prototherium solei</i>, Cataluña (España), Bartoniense (Eoceno medio)</b>		
MGSB - No. 48.657-1, 48.657-3, 48.657-4, 48.657-6 a 8	Fragmento craneal que incluye el frontal, parietal, supraoccipital y escamoso izquierdo, fragmento de premaxilar, maxilar con M <sup>2</sup> -M <sup>3</sup> , vértebra torácica, costillas, húmero izquierdo	Pilleri et al. (1989)

ANEXO 2

Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea		
<b>Dugongidae indet. 1, Uztarrotz, Navarra (España), Bartonense inferior (Eoceno medio)</b>		
UZ1.1 a UZ1.11 y UZ1.17 a 32	Vértebras torácicas completas y fragmentarias, y fragmentos de costillas	Astibia et al. (2005; 2006)
<b>Dugongidae indet. 2, Ardanatz, Navarra, España, Bartonense inferior (Eoceno medio)</b>		
AR1.1, AR1.5 a 7, AR1.9 a 20	Vértebras torácicas, sacra y caudales	Astibia et al. (2005; 2006)
<b>?Dugongidae indet. , Lezaun, Navarra (España), Luteciense superior (Eoceno medio)</b>		
UPV/EHU LE1.1–LE1.5	Fragmentos de costillas	Astibia et al. (2010)
UPV/EHU UR1.1 a 12	Atlas y fragmento de arco neural, húmero izquierdo y fragmentos de costillas	

Museo de Historia Natural de Berlín (Alemania)		
<b><i>Kauptherium gruelli</i>, Weinheim (Alemania), Oligoceno</b>		
MB.MA. 1793	Cráneo	
MB.MA. 1797	Cráneo parcial	
MB.MA. 30898	Réplica endocráneo	
MB.MA. 30882	Premolar	
MB.MA. 30883a, b	Dos premolares	
MB.MA. 30887	Incisivo	
MB.MA. 30888	Molar superior	
MB.MA. 30889	M3 izquierdo	
MB.MA. 1791	Hemipelvis izquierda	
MB.MA. 30916	Tercera falange	
MB.MA. 1537	Húmero izquierdo de adulto	
MB.MA. 30914	Escápula izquierda de adulto	
<b><i>Kauptherium gruelli</i>, Flonheim (Alemania), Oligoceno medio</b>		
MB.MA. 30939	Esternón	-
<b><i>Trichechus manatus</i>, Actualidad</b>		
MB.MA. 48858	Cráneo y mandíbula	-

Museo de Lourinha (Portugal)		
<b>Sirenia indet., Egipto, Eoceno medio</b>		
ML 2300	Esqueleto postcraneal	Gingerich et al. (2007)
<b>Facultad de Ciencias y Tecnología, Universidad Nova de Lisboa (Portugal)</b>		
<b>Sirenia indet., Lisboa (Portugal), Mioceno</b>		
-	Esqueleto postcraneal	-



Anexo 3. Ficha tafonómica de los macrofósiles de vertebrados del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (Comarca de Sobrarbe, Huesca). Véase la Tabla 4.1 del Capítulo 4 para la descripción de las variables biostratinómicas A-U.

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
CS-41-1.A	2	x	x	x	x	295x260x20	4	3	1	1	1	1	4	3	3	24	4	3		Eo
CS-41-1.B	2	x	x	x	x	26x10x5	1	3	1	2	1	1	3	0	4	1	5	4		As
CS-41-2	2	x	x	x	x	300x200xX	4	3	?	?	?	?	?	?	3	24	4	3		Te
CS-41-3	2	x	x	x	x	150x100xX	3	3	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Te
CS-41-4	2	x	x	x	x	59x44x31	2	1	1	1	1	1	4	3	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-5	2	x	x	x	x	245x95x45	3	3	1	1	1	1	4	3	3	10	1	1		Sob
MPZ 2017/42	2	x	x	x	x	186x22x17	3	1	1	1	1	1	4	1	2	8	2	1	M	Sob
MPZ 2017/23	2	x	x	x	x	189x42x41	3	2	1	1	1	1	4	1	2	8	2	1	An	Sob
CS-41-5(1)C	2	x	x	x	x	243x40x38	4	2	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1	An	Sob
CS-41-5(1)D	2	x	x	x	x	102x17x15	3	1	1	1	1	1	4	2	2	8	1	1		Sob
CS-41-5(2)A	2	x	x	x	x	41x40x27	1	2	?	?	?	?	4	1	2	8	2	1	An	Sob
CS-41-5(2)B	2	x	x	x	x	45x44x16	1	1	1	1	1	1	4	3	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-5(2)D	2	x	x	x	x	145x100x14	3	3	1	1	1	1	4	3	3	24	5	3		Te
CS-41-5(2)E	2	x	x	x	x	11x8x7	1	3	1	1	1	1	4	1	1	6	4	3		Te
CS-41-5(3)	2	x	x	x	x	181x16x15	3	1	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1	M	Sob
CS-41-6_A	2	x	x	x	x	x	4	2	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1	An	Sob
CS-41-6_B	2	x	x	x	x	331x46x46	4	2	?	?	?	?	1	0	2	8	1	1	M	Sob
CS-41-6_C	2	x	x	x	x	181x23x16	3	1	?	?	?	?	1	0	2	8	1	1	M	Sob
CS-41-6_D	2	x	x	x	x	71x44x8	2	3	1	1	1	2	4	3	3	25	5	3		Te
MPZ 2017/24	2	x	x	x	x	171x40x35	4	2	1	1	1	1	1	0	2	8	2	1	An	Sob
CS-41-8	2	x	x	x	x	82x48x7	2	3	1	1	1	1	4	3	3	25	5	3		Te
CS-41-9	2	x	x	x	x	40x28x5	1	3	1	1	1	1	4	3	3	25	5	3		Te
CS-41-10.A	2	x	x	x	x	120x16x15	3	1	1	1	1	1	4	1	2	8	2	1	M	Sob
CS-41-10.B	2	x	x	x	x	100x15x15	2	1	1	1	1	1	4	3	2	8	5	1		Sob
CS-41-11	2	x	x	x	x	76x38x18	2	1	1	1	1	1	4	3	3	10	2	1		Sob
CS-41-13	2	x	x	x	x	17x12x5	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-14	2	x	x	x	x	22x13x10	1	3	1	1	1	1	4	4	4	5	29	6	5	?
CS-41-15	2	x	x	x	x	13x13x10	1	3	1	1	1	1	4	4	4	5	29	6	5	?
CS-41-18	5	157	110	x	x	30x26x22	1	1	1	1	1	1	4	2	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-20,2	2	172	89	37	x	39x20x7	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	3	3		Te
CS-41-21	2	145	98	40	x	50x44x15	2	1	1	1	1	1	1	0	3	4	4	1		Sob
CS-41-22	2	112	85	44	040/0	140x97x62	3	2	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-23	4	100	114	20	018/12	105x19x17	3	1	1	1	1	1	4	2	2	8	1	1		Sob
CS-41-24,1	5	146	141	20	x	14x9x9	1	3	1	1	1	1	4	1	1	6	4	3	Ce	Te
CS-41-24,2	5	146	141	20	x	25x14x7	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-25	4	64	163	25	x	14x12x8	1	3	2	1	1	1	2	1	1	6	4	3		Te
MPZ 2017/27	2 y 5	109/139/146	98/92/110	36/36/47	90/0	315x40x26	4	2	1	1	1	1	1	0	3	8	2	1	M	Sob

ANEXO 3

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
CS-41-26,2	2 Y 5	109/139/147	98/92/111	36/36/48	x	85x23x13	2	1	1	1	1	1	4	2	1	8	2	1	M	Sob
MPZ 2017/49	2 Y 5	109/139/148	98/92/112	36/36/49	x	59x32x18	2	1	1	1	1	1	1	0	3	11	2	1		Sob
MPZ 2017/44	2 Y 5	109/139/149	98/92/113	36/36/50	90/0	220x90x80	4	2	1	1	1	1	1	0	2	12	1	1		Sob
MPZ 2017/34	1	51	97	29	25/18	195x57x44	3	2	1	1	1	1	4	1	2	8	1	1	An	Sob
MPZ 2017/16	5	177	109	32	x	137x130x40	3	2	1	1	1	1	4	3	1	6	4	1	Lu	Sob
CS-41-28,B	5	177	109	32	x	45x39x17	1	1	1	1	1	1	4	2	3	4	1	1		Sob
MPZ 2017/28	5	105/122	166/125	29/32	160/0	372x36x31	4	2	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1	M	Sob
CS-41-31,1	3	246	87	26	x	26x17x11	1	2	1	1	1	1	4	4	2	28	5	1		Sob
CS-41-31,2	3	246	87	26	x	35x27x23	1	2	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-32	5	168	137	39	x	18x12x8	1	3	1	2	1	1	2	1	4	1	5	4		As
CS-41-33,1	4	50-80	150	25	x	x	1	2	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-33,2	4	50-81	150	25	x	47x45x9	1	2	1	1	1	1	1	0	3	25	3	3	Pe	Te
CS-41-33,3	4	50-82	150	25	x	21x17x10	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-34,1	5	102	170	27	x	20x14x13	1	3	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-34,2	5	102	170	27	x	28x19x11	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-34,3	5	102	170	27	x	15x11x8	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-35	6	242	150	22	x	> 50	2	2	1	1	1	1	4	1	2	8	1	1	M	Sob
CS-41-36	5	164	186	20	x	32x13x8	1	3	1	1	1	1	4	4	5	25	5	5		?
CS-41-37	(-) 1	-64	65	42	x	42x32 x18	1	2	1	1	1	1	4	1	1	6	4	1		Sob
CS-41-38,1	7	42	209	27	x	28x20x18	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-38,2	7	42	209	27	x	18x14x7	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-39	4	33	186	29	x	19x17x7	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-40	4	42	186	28	x	31x28x13	1	3	1	1	1	1	4	4	5	6	5	1		Sob
CS-41-41	5	173	171	20	x	26x22x17	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	6		?
CS-41-42	5	176	191	21	x	30x15x22	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-43	5	184	153	20	x	25x24x15	1	2	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		?
CS-41-44	5	165	143	20	x	35x17x11	1	2	2	1	1	1	4	4	5	8	5	5		?
CS-41-45	4	37	185	36	x	25x13x7	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Cry
CS-41-46	4	66	192	25	x	26x19x11	1	3	1	1	1	1	4	4	3	6	5	1		Sob
CS-41-47	5	158	169	31	x	27x21x15	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-48	6	212	152	16	x	18x15x12	1	3	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-49,1	5	137	153	20	x	24x13x13	1	3	1	1	1	1	4	4	5	27	4	1	To	Sob
CS-41-49,2	5	137	153	20	x	25x18x15	1	3	4	4	4	4	4	3	1	29	6	6		?
CS-41-50,A	5	160	160	18	x	36x29x18	1	3	1	1	1	1	4	2	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-50,B	5	160	160	18	x	17x16x10	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-51	4	10	176	26	x	18x12x10	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob

FICHA TAFONÓMICA

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
CS-41-52	-4	0	-70	60	x	23x17x13	1	2	1	1	1	1	2	2	1	13	5	1		Sob
CS-41-53,1	5	153	153	15	x	15x9x5	1	3	1	1	1	1	2	2	2	28	5	5		?
CS-41-53,2	5	153	153	15	x	31x22x16	1	2	1	1	1	1	4	4	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-53,3	5	153	153	15	x	24x8x5	1	3	1	1	1	1	2	2	1	29	6	6		?
MPZ 2017/25	5	143/147	143/169	31/31	35/0	209x41x36	4	2	1	1	1	1	4	1	2	8	2	1	An	Sob
CS-41-55,1	4	60	171	31	x	37x31x21	1	2	1	1	1	1	4	4	3	10	5	1		Sob
CS-41-55,2	4	60	171	31	x	39x25x20	1	2	1	1	1	1	4	4	2	6	4	1	To	Sob
CS-41-57	4	86	194	24	x	23x17x16	1	3	1	1	1	1	4	4	5	6	5	1		Sob
CS-41-58,A	4	74	200	30	x	34x23x25	1	2	1	1	1	1	4	4	3	10	5	1		Sob
CS-41-58,B	4	74	200	30	x	20x19x6	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Cry
MPZ 2017/52	4	80	193	23	x	27x18x14	1	2	1	1	1	1	1	0	1	18	2	1		Sob
CS-41-60,1	7	87	201	28	x	63x27x28	2	2	1	1	1	1	4	4	2	8	2	1	M	Sob
CS-41-60,2	7	87	201	28	x	28x25x22	1	2	1	1	1	1	4	1	2	6	4	1	To	Sob
CS-41-60,3	7	87	201	28	x	44x34x21	1	2	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-60,4	7	87	201	28	x	36x26x25	1	2	1	1	1	1	4	4	2	13	5	1		Sob
CS-41-61,2	5	114	160	21	x	33x21x17	1	1	1	1	1	1	4	4	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-62	5	108/120	123/134	35/37	64/6	157x22x13	3	1	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1	An	Sob
CS-41-63	5	148/154	186/135	36/35	111/2	185x20x25	3	1	1	1	1	1	4	1	2	8	1	1	M	Sob
CS-41-64,1	5	118	178	28	x	46x26x16	1	2	1	4	4	4	4	4	2	8	5	1	An	Sob
CS-41-64,2	5	118	178	28	x	30x13x12	1	3	1	1	1	1	4	4	5	29	6	6		?
CS-41-65	5	128	174	25	x	20x18x8	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-66	4	41	155	28	x	15x12x7	1	3	1	1	1	1	1	0	1	27	5	5		Sob
CS-41-67	4	28	140	37	x	19x14x6	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-68,1	4	20	160	30	x	12x11x9	1	3	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-68,2	4	20	160	30	x	x	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-69	4	20	137	30	x	29x25x17	1	2	1	1	1	1	2	3	1	12	1	1		Sob
CS-41-70	5	106	194	24	x	23x14x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-71	4	98	112	25	x	24x14x11	1	2	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-72	8	101	201	26	x	17x14x11,5	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-73	4	16	140	36	x	18x14x9	1	3	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-74,1	5	199	182	20	x	19x13x11	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-74,2	5	199	182	20	x	16x12x11	1	3	1	1	1	1	2	3	1	29	6	6		?
CS-41-75,1	6	230	185	23	x	x	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	6	3		Te
CS-41-75,2	6	230	185	23	x	x	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	6	5		?
CS-41-76	6	224	186	30	x	25x16x10	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-77	4	19	148	31	x	x	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-78	5	138	168	30	x	26x26x20	1	2	1	1	1	1	4	4	5	28	6	1		Sob

ANEXO 3

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
CS-41-79	5	129	150	31	x	x	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-80	4	17	140	38	x	32x18x12	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-81,A	4	30	160	28	x	15x12x10	1	3	1	1	1	1	4	4	2	8	6	1		Sob
CS-41-81,B	4	30	160	28	x	21x11x8	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	6	3		Te
CS-41-82	6	216	106	45	x	44x30x6	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-83	6	202	172	16	x	26x15x9	1	3	1	1	1	1	2	3	1	29	6	6		?
CS-41-84	5	190	181	21	x	21x17x9	1	3	1	1	1	1	4	4	2	6	4	1	To	Sob
CS-41-85	6	208	161	20	x	15x12x10	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	6	3		Te
CS-41-86	4	24	137	25	x	x	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	6	3		Te
MPZ 2018/521	5	137	151	27	x	15x10x8	1	2	1	1	1	1	4	1	2	17	2	1		Sob
CS-41-88,1	4	72	183	23	x	24x24x7	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	3	3		Ple
CS-41-88,2	4	72	183	23	x	25x22x10	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-89,1	7	62	201	30	x	18x17x15	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-89,2	7	62	201	30	x	13x13x4	1	1	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-89,3	7	62	201	30	x	21x12x4	1	1	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-90	5	120	175	22	x	21x12x8	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-91	6	231	181	21	x	26x19x8	1	3	1	1	1	1	4	3	3	25	5	3		Cry
CS-41-92,1	6	226	165	21	x	14x12x4	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-92,2	6	226	165	21	x	11x10x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-93	5	137	155	27	x	12x11x4	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-94	6	219	163	18	x	13x9x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-95	4	18	132	30	x	15x11x9	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-96	4	32	143	28	x	12x9x8	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-97,A	4	53	173	31	x	31x23x22	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-97,B	4	53	173	31	x	14x14x6	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Ple
CS-41-98,1	6	247	169	17	x	9x8x8	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		?
CS-41-98,2	6	247	169	17	x	10x9x5	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-99	4	22	137	30	x	14x8x4	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
MPZ 2017/8	5	125	187	37	x	46x28x16	1	2	1	1	1	1	4	4	1	6	4	1	Ce	Sob
CS-41-101	5	125	187	37	x	19x19x14	1	2	1	1	1	1	4	1	1	23	5	1	Fl-II	Sob
CS-41-102	5	125	200	26	x	20x16x9	1	2	1	1	1	1	2	2	3	25	3	3	Pe?	Te
CS-41-103	7	100	213	24	x	25x13x13	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-104,1	5	109	178	28	x	37x24x17	1	2	1	1	1	1	4	4	2	6	4	1		Sob
CS-41-104,2	5	109	178	28	x	30x19x6	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	6	6		?
CS-41-105	4	36	189	30	x	25x13x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	6	1		Sob
CS-41-106	4	15	170	33	x	20x14x9	1	3	4	4	4	4	4	4	5	28	6	1		Sob
CS-41-107	4	23	175	33	x	14x14x8	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	6	3		Te

FICHA TAFONÓMICA

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
CS-41-108	4	26	182	33	x	18x10x9	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-109	4	36	184	30	x	20x18x4	1	3	1	1	1	1	4	4	2	8	6	1		Sob
CS-41-110	4	49	190	32	x	x	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	6	1		Sob
CS-41-111	5	127	186	26	x	17x15x15	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	6	5		?
CS-41-112,1	5	128	190	24	x	32x14x8	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-112,2	5	128	190	24	x	26x17x10	1	2	1	1	1	1	4	4	3	8	5	1		Sob
CS-41-113	5	126	186	24	x	20x18x7	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	6	6		?
CS-41-114	4	26	186	29	x	27x18x7	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Cry
CS-41-115,A	4	25	167	30	x	15x18x6	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-115,B	4	25	167	30	x	20x22x13	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-116	4	34	186	29	x	26x12x7	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
MPZ 2017/29	8	148	215	40	016/0	314x29x29	4	2	1	1	1	1	1	0	2	8	2	1	M	Sob
MPZ 2017/21	6	254	153	30	x	106x63x47	3	2	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	Ca	Sob
MPZ 2017/13	4	6	147	33	x	136x100x69	3	2	1	1	1	1	3	3	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-119,B	4	6	147	33	x	47x38x14	1	2	1	1	1	1	4	3	3	25	3	3	Pe	Ple
CS-41-119,E	4	6	147	33	x	49x33x20	1	1	1	1	1	1	1	0	1	4	1	1		Sob
CS-41-119,G	4	6	147	33	x	23x13x11	1	3	1	1	1	1	2	1	4	1	5	4		As
CS-41-119,H	4	6	147	33	x	27x10x9	1	2	1	1	1	1	1	0	1	1	5	1	P?	Sob
CS-41-120,A	4	31	189	32	x	19x18x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		
CS-41-120,B	4	31	189	32	x	21x11x7	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Ple
CS-41-121	4	25	170	50	x	14x10x5	1	3	1	1	1	1	2	3	3	29	6	6		?
CS-41-122	4	20	195	34	x	15x14x8	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-123	4	37	170	45	x	11x10x9	1	1	1	1	1	1	4	4	2	8	6	1		Sob
CS-41-124	4	86	187	34	x	19x16x8	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		
CS-41-125	5	125	192	28	68/8	76x28x17	2	2	1	1	1	1	1	0	2	22	1	1	Mc III	Sob
CS-41-126	5	125	192	28	x	29x17x15	1	1	1	1	1	1	4	4	2	4	1	1		Sob
CS-41-127	8	135	212	20	x	53x37x17	1	2	1	1	1	1	4	3	3	10	5	1		Sob
CS-41-128	8	79	204	30	x	20x16x10	2	2	2	1	1	1	4	1	2	22	5	1	Mc V	Sob
CS-41-129	8	163	210	20	x	20x15x10	1	3	1	1	1	1	2	1	1	28	6	6		?
CS-41-130	8	103	208	32	x	x	?	3	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Te
CS-41-131	8	130	207	25	x	22x13x12	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-132	8	135	207	25	x	31x25x20	1	2	1	1	1	1	4	4	2	6	4	1	To	Sob
CS-41-133,A	8	184	245	22	x	34x34x9	1	3	1	1	1	1	4	1	3	25	5	3		Cry
CS-41-133,B	8	184	245	22	x	27x16x14	1	2	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-134,A	4	6	147	33	x	41 28x18	1	3	1	1	1	1	4	3	1	28	5	5		?
CS-41-134,B	4	6	147	33	x	29x15x10	1	3	1	1	1	1	4	3	3	25	5	3		Ple
CS-41-135	8	106	215	30	x	59x38x5	2	2	1	1	1	1	4	1	3	25	5	3		Ple
CS-41-136	7	41	202	33	x	15x12x5	1	3	1	1	1	1	4	3	3	25	5	3		Ple

ANEXO 3

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
CS-41-137	8	150	223	19	x	24x15x13	1	3	1	1	1	1	4	4	2	28	5	1		Sob
CS-41-138	8	150	216	23	x	27x8x20	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-139	8	116	212	22	x	28x19x12	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-140,1	8	162	214	20	x	13x13x8	1	3	1	1	1	1	4	3	3	25	3	3		Te
CS-41-140,2	8	162	214	20	x	16x15x10	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-141	8	175	224	19	x	22x17x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-142,1	8	153	214	19	x	31x20x18	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-142,2	8	153	214	19	x	25x10x8	1	2	1	1	1	1	4	3	3	25	3	3		Ple
CS-41-143	8	163	225	20	x	26x14 x8	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-144	8	155	222	19	x	16x14x7	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		Sob
CS-41-145,1	8	160	218	19	x	18x10x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-145,2	8	160	218	19	x	21x12x7	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Ple
CS-41-145,3	8	160	218	19	x	20x10x7	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Ple
CS-41-146	7	61	205	31	x	32 x18x11	1	2	1	1	1	1	4	3	2	8	5	1		Sob
CS-41-147	8	106	221	25	x	26x17x10	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-148	7	55	221	28	x	36x19x8	1	3	1	1	1	1	4	1	3	25	5	3		Cry
CS-41-149	7	53	230	28	x	25x17x12	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-150	7	51	232	26	x	14x9x4	1	3	1	1	1	1	4	3	3	25	5	3		Te
MPZ 2017/12	8	170	214	30	x	155x120x60	3	2	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	To	Sob
MPZ 2017/41	8	162	208	30	x	225x170x60	4	2	1	1	1	1	3	3	3	10	1	1		Sob
CS-41-152,B	8	162	208	30	x	22x17x13	1	2	1	1	1	1	2	1	1	22	5	1	Mc	Sob
MPZ 2017/51	8	110	207	40	x	24x14x13	1	2	1	1	1	1	1	0	1	18	1	1		Sob
CS-41-154	8	155	218	26	x	14x12x12	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-155	7	68	224	25	x	23x17x10	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-156	8	162	219	24	x	23x8x5	1	3	1	1	1	1	4	3	3	25	5	3		Te
CS-41-157	8	142	228	23	x	29x17x12	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-158,1	8	174	227	23	x	25x16 x16	1	2	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-158,2	8	174	227	23	x	20x17x8	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-159	8	150	214	24	x	21x12x7	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-160	8	133	203	37	x	38x17x17	1	1	1	1	1	1	4	3	2	4	1	1		Sob
CS-41-161	8	161	230	19	x	x	?	2	1	1	1	1	4	4	2	28	5	1		Sob
CS-41-162	8	110	230	18	x	14x12x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		?
CS-41-163	4	98	200	28	x	10x9x5	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-164	8	143	241	20	x	19x7x12	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-165	8	136	226	20	x	20x18x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-166	8	159	218	28	x	21x10x10	1	2	1	1	1	1	4	4	2	28	5	1		Sob
CS-41-167	8	150	245	21	x	22x20x19	1	2	1	1	1	1	4	4	2	28	5	1		Sob
CS-41-168	7	86	229	26	x	28x14 x10	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	6		?

FICHA TAFONÓMICA

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
CS-41-169	8	147	225	23	x	32x22x12	1	3	1	1	1	1	4	3	2	8	5	1		Sob
CS-41-170	7	93	219	26	x	18x18x10	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-171,1	9	283	232	25	x	20x14x6	1	3	1	1	1	1	4	3	3	25	5	3		Te
CS-41-171,2	9	283	232	25	x	18x11x10	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-172,1	8	189	231	20	x	20x18x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-172,2	8	189	231	20	x	12x13x5	1	3	1	1	1	1	4	3	3	25	5	3		Te
CS-41-173	7	86	230	28	x	x	?	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-174	7	95	240	24	x	31x28x25	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-175	8	173	223	22	x	30x25x11	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-176,1	8	189	231	20	x	32x29x19	1	2	1	1	1	1	4	2	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-176,2	8	189	231	20	x	16x14x6	1	2	1	1	1	1	4	3	3	25	5	3		Te
CS-41-177	8	182	223	26	x	19x16x11	1	3	1	1	1	1	3	3	5	29	6	6		?
CS-41-178	8	182	239	37	x	80x63x4	2	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
MPZ 2017/18	8	177	229	39	52/12	195x55x10	3	2	1	1	1	1	3	4	1	6	4	1	Sa	Sob
CS-41-180	8	144/142	212/240	32/31	175/2	305x30x25	4	2	?	?	?	?	?	?	2	8	5	1		Sob
CS-41-181	8	146/139	244/233	32/31	x	123x15x11	3	3	?	?	?	?	?	?	2	8	5	5		Sob
CS-41-182	5	117	167	18	x	17x14x10	1	3	1	1	1	1	4	4	6	29	6	6		?
CS-41-183	8	194	279	15	x	99x24x18	3	2	1	1	1	1	4	1	2	8	5	1		Sob
CS-41-184	7	63	252	28	x	18x15x12	1	3	2	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-185	7	45	260	28	x	30x16x12	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-186	7	22	254	29	x	24x17x14	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-187	9	222	236	12	x	33x18x17	1	2	1	1	1	1	4	2	2	8	5	1		Sob
CS-41-188	7	99	261	17	x	22x13x6	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-189	8	117	242	27	x	32x28x26	1	2	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-190	9	207	276	17	x	18x17x13	1	2	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-191	7	99	243	30	x	10x10x5	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-192	8	196	249	17	x	23x21x10	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-193	5	120	146	21	x	18x16x5	1	3	1	1	1	1	4	4	2	28	5	1		Sob
CS-41-194	9	218	279	15	x	32x18x15	1	3	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-195	8	182	249	19	x	20x15x9	1	2	1	1	1	1	4	3	3	25	3	3		Te
CS-41-196	8	105	246	29	x	32x21x15	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-197	8	153	257	20	x	20x25x8	1	2	1	1	1	1	4	3	2	8	5	1		Sob
CS-41-198	8	156	248	19	x	20x16x13	1	2	1	1	1	1	4	3	2	28	5	1		Sob
CS-41-199	8	117	225	25	x	10x8x3	1	3	1	1	1	1	4	4	5	27	5	1		Sob
CS-41-200	8	196/188	289/284	16/15	x	69x15x14	2	1	1	1	1	1	4	2	2	8	5	1		Sob
CS-41-201,1	11	198	336	11	x	48x28x17	1	2	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-201,2	11	198	336	11	x	44x32x24	1	2	1	1	1	1	4	4	2	28	5	1		Sob
CS-41-202	10	65	314	19	x	32x17x13	1	3	1	1	1	1	4	1	3	25	5	3		Ple



ANEXO 3

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
CS-41-203	10	73	319	15	x	20x14x7	1	3	1	1	1	1	4	1	3	28	5	5		?
CS-41-204	12	203	339	9	x	30x20x14	1	2	1	1	1	1	4	3	3	25	5	3		Ple
CS-41-205	10	42	338	20	x	15x15x10	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Ple
CS-41-206	10	31	338	20	x	22x16x7	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-207,1	10	54	340	22	x	10 x10x5	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-207,2	10	54	340	22	x	20x10x5	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-208	8	113	285	14	x	88x27x14	2	2	1	1	1	1	1	0	2	22	2	1	McV	Sob
CS-41-209	7	88	262	28	70/5	109x30x17	3	1	1	1	1	1	4	2	2	8	2	1	An	Sob
CS-41-210	8	163	253	32	118/0	85x11x10	2	1	1	1	1	1	4	2	2	8	1	1	Po	Sob
CS-41-210,A	8	163	253	32	x	29x11x9	1	2	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	P	Sob?
CS-41-211	8	145/158	255/258	30/29	72/4	123x15x12	3	1	1	1	1	1	4	1	2	8	2	1	Po	Sob
CS-41-212,B	8	151	270	30	x	51x43x33	2	1	1	1	1	1	4	3	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-212	8	151	270	30	128/0	153x24x23	3	1	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1	An	Sob
CS-41-213	8	165/152	258/275	30/29	146/10	195x22x20	3	2	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1	M-Po	Sob
CS-41-213,B	8	165	258	30	x	43x40x22	1	1	1	1	1	1	2	1	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-214	8	139/155	258/249	28/30	142/12	149x20x14	3	1	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1	M	Sob
CS-41-215	8	166/169	258/270	30/29	144/8	195x18x18	3	2	1	1	1	1	1	0	2	8	2	1	M-Po	Sob
CS-41-217	8	108/114	239 / 216	24 / 24	42/0	104x24x15	3	1	1	1	1	1	4	1	2	8	1	1	Po	Sob
CS-41-218	8	148/161	287/286	22/24	86/4	200x22x22	4	2	1	1	1	1	4	2	2	8	2	1	M	Sob
MPZ 2017/31	8	141/159	266/237	31/36	140/6	318x38x30	4	2	1	1	1	1	1	0	2	8	2	1		Sob
MPZ 2017/37	8	135/155	266/248	36/39	148/3	290x26x26	4	2	1	1	1	1	4	1	2	8	1	1	Po	Sob
CS-41-221	8	157	245	34	x	52x33x4	2	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Ple
CS-41-222,A	11	195	306	16	140/0	103x42x25	3	2	1	1	1	1	4	1	2	4	2	1		Sob
CS-41-222,B	11	195	306	16	x	83x22x11	2	2	1	2	1	1	4	1	2	8	5	1		Sob
CS-41-223,A	7	92	265	30	x	165x92x10	3	3	1	1	1	1	4	2	3	24	1	3		EO
CS-41-224	8	130/135	264/247	26/29	176/0	143x17x15	3	2	1	1	1	1	4	1	2	8	1	1	Po	Sob
CS-41-225	8	137/131	258/262	24/26	68/10	147x20x11	3	1	1	1	1	1	1	0	2	8	2	1	M	Sob
MPZ 2017/38	8	119/146	260/258	25/27	90/16	293x31x28	4	2	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1	Po	Sob
MPZ 2017/35	8	110	264	27	186/7	260x34x30	4	2	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1	M	Sob
MPZ 2017/26	8	134/102	289/238	25/26	06-feb	230x47x39	4	2	1	1	1	1	1	0	2	8	2	1	An	Sob
CS-41-229	7	100	255	30	25/0	86x32x18	2	2	1	1	1	1	4	2	3	9	4	1		Sob
CS-41-230,B	11	181	351	8	x	127x77x6	3	3	1	1	1	1	4	4	3	25	3	3		Ple
CS-41-230,C	11	181	351	8	x	73x38x8	2	3	1	1	1	1	4	4	3	25	3	3		Ple
CS-41-231,A	14	118	403	15	x	66x51x27	2	1	1	1	1	1	4	4	2	4	4	1		Sob
CS-41-231,B	14	118	403	15	x	27x15x5	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Ple
CS-41-232	11	123	393	16	140/0	70x25x10	2	2	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-233	7	82	291	24	x	33x25x9	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Cry

FICHA TAFONÓMICA

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
CS-41-234	10	94	309	13	x	17x16x14	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-235	10	94	362	35	x	24x19x13	1	2	1	1	1	1	1	0	1	23	5	1	Fl-II	Sob
CS-41-236	11	116	355	17	x	26x19x15	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-237	7	67	283	25	x	35x21x17	1	1	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-238	11	135	380	12	x	30x20x6	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Ple
CS-41-239	11	136	395	13	x	21x15x8	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-240	12	292	329	15	150/0	86x26x14	2	2	1	1	1	1	2	1	2	8	5	1	M-Po	Sob
CS-41-241	8	121	295	20	x	57x19x12	2	2	1	1	1	1	4	1	2	22	2	1		Sob
CS-41-242	8	127	280	19	x	24x21x10	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-243	8	137	277	24	x	23x17x14	1	3	1	1	1	1	4	3	2	28	5	1		Sob
CS-41-244,1	8	126	295	16	x	16x13x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-244,2	8	126	295	16	x	18x11x11	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Ple
CS-41-245	8	127	293	21	x	11x9x5	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-246	8	132	296	16	x	19x18x11	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-247,1	8	118	275	25	x	28x26x12	1	2	1	1	1	1	4	3	2	6	4	1	To	Sob
CS-41-247,2	8	118	275	25	x	28x17x9	1	2	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-247,3	8	118	275	25	x	18x7x5	1	3	1	1	1	1	4	2	3	25	5	3		Cry
CS-41-249	8	150	274	27	x	28x16x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-250	7	98	279	21	x	26x30x17	1	2	1	1	1	1	4	1	1	6	4	1		Sob
CS-41-251	8	114	271	30	x	50x13x8	2	1	1	2	1	1	2	1	2	8	5	1		Sob
CS-41-252	7	100	284	19	x	17x15x15	1	3	1	1	1	1	4	3	2	8	5	1		Sob
CS-41-253	12	270/264	325/334	15/15	140/0	83x17x17	2	2	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-254,1	7	97	276	24	x	37x24x20	1	2	1	1	1	1	4	1	2	6	4	1	To	Sob
CS-41-254,2	7	97	276	24	x	x	1	2	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-254,3	7	97	276	24	x	20x8x8	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Cry
CS-41-254,4	7	97	276	24	x	19x7x6	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Ple
CS-41-255	11	153	370	9	x	25x21x12	1	3	1	1	1	1	4	4	2	28	5	5		?
CS-41-256	11	179	368	10	x	100x80x5	2	3	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Te
CS-41-257	11	165	318	20	x	36x14x14	1	3	1	2	1	1	4	4	5	29	6	6		?
CS-41-258	11	162	336	18	x	26x20x11	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-259	11	132	318	16	x	30x22x9	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	3	3		Te
CS-41-260	7	98/114	288/286	40/38	x	160 x100x5	3	3	?	?	?	?	4	4	3	25	5	3		Te
MPZ 2017/17	11	111	368	30	10, 10	125x125x77	3	2	1	1	1	1	3	3	1	6	4	1	Lu	Sob
CS-41-262	11	182	349	18	304/10	180x38x23	2	2	1	1	1	1	4	2	2	8	5	1		Sob
CS-41-263	8	120/ 107	294/282	37/37	45/8	141x33x18	3	1	1	1	1	1	4	1	2	8	2	1	An?	Sob

ANEXO 3

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
CS-41-264	8	146/165	294/287	27/27	116/18	185x20x17	3	2	1	1	1	1	1	0	2	8	2	1	Po	Sob
CS-41-265	8	132/144	178/172	35/34	86/6	140x27x20	3	1	1	1	1	1	1	0	2	8	2	1	M	Sob
CS-41-266	11	140	354	16	214/5	129x86x30	3	2	?	?	?	?	?	?	2	6	4	1	To	Sob
CS-41-267	11	164	334	15	40/0	180x80x20	3	2	?	?	?	?	?	?	2	6	4	1	To	Sob
CS-41-268	11	174	356	15	x	27x24x15	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-269	8	118	270	19	x	29x24x8	1	2	1	1	1	1	4	2	2	8	5	1		Sob
CS-41-270	8	200	270	43	x	16x12x9	1	2	1	1	1	1	1	0	1	21	5	1		Sob
CS-41-271	8	120	252	23	x	58x46x21	2	1	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-273	8	124	260	21	x	16x10x7	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-274	8	113	270	19	x	19x17x14	1	2	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-275	7	42	204	8	x	34x28x27	1	2	1	1	1	1	4	1	2	8	5	1	Co	Sob
MPZ 2017/33	11	109/112	384/355	28/30	170/5	275x31x26	4	2	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1	Po	Sob
CS-41-277	8	116	253	22	x	18x11x6	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-278	8	103	241	31	x	34x21x8	1	2	1	1	1	1	4	1	3	25	5	3		Ple
CS-41-279	11	183	368	10	x	57x39x29	2	2	1	1	1	1	4	2	1	4	5	1		Sob
CS-41-280	7	100	254	31	x	24x14x10	1	2	1	1	1	1	4	1	1	4	2	1		Sob
CS-41-281	8	110	255	22	x	21x15x12	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-282	8	134	272	20	x	20x18 x12	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-283	8	150	273	17	x	18x15x14	1	3	1	1	1	1	4	4	2	28	5	1		Sob
CS-41-284	8	101	257	21	x	21x19x16	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-285	8	111	273	16	x	28x34x11	1	2	1	1	1	1	4	3	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-286	11	169	320	21	x	62x22x16	2	2	1	1	1	1	4	1	2	22	5	1		Sob
CS-41-287	11	194	364	8	140/0	130x31x21	3	2	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-288	8	176	300	13	x	80x25x15	2	2	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-289	12	201	335	9	x	42x34x11	1	2	1	1	1	1	4	3	3	25	3	3		Ple
CS-41-290	7	90	258	21	x	23x21x14	1	3	1	1	1	1	4	4	2	6	4	1	To	Sob
CS-41-291	11	110	307	19	x	14x12x8	1	3	1	1	1	1	4	3	3	25	5	3		Ple
CS-41-292	11	135	303	30	x	48x13x9	1	1	1	1	1	1	4	4	2	8	1	1		Sob
CS-41-293	7	98	290	24	x	20x18x10	1	3	1	1	1	1	4	4	2	28	5	1		Sob
CS-41-294	11	136	300	30	344/2	80x22x11	2	1	1	1	1	1	2	1	2	8	2	1	Po	Sob
CS-41-295	7	85	265	38	x	20x12x7	1	2	1	1	1	1	4	3	3	25	5	3		Ple
CS-41-296	x	x	x	x	x	42x22x15	1	1	1	1	1	1	4	1	2	8	1	1		Sob
CS-41-297	8	106	281	19	x	27x26x18	1	2	1	1	1	1	4	3	2	8	5	1		Sob
CS-41-298	7	98	264	40	x	38x34x8	1	3	1	1	1	1	4	1	3	25	4	3	Ne	Ple
CS-41-299	8	158	267	42	x	24x16x10	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-300	8	114	274	34	x	26x16x9	1	2	1	1	1	1	4	3	3	25	3	3		Ple
CS-41-301	8	116	235	38	x	40x45x9	1	2	1	1	1	1	1	0	3	25	4	3	Ne	Ple

FICHA TAFONÓMICA

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
MPZ 2017/9	11	108	356	37	x	57x45x20	2	2	1	1	1	1	4	3	1	6	4	1	Ce	Sob
CS-41-303	11	122	319	15	x	23 x15x13	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-304	11	164	373	26	x	44x38x8	1	3	1	1	1	1	4	1	3	25	5	3	Me	Ple
CS-41-305	11	130	350	20	x	18x14x10	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-306	11	134	353	10	x	34x22x8	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Ple
CS-41-309	11	150	387	28	x	84x46x5	2	3	1	1	1	1	4	2	3	25	3	3		Ple
CS-41-310	11	119	351	26	x	80x20x9	2	1	1	1	1	1	4	1	2	8	1	1	Po	Sob
CS-41-311	11	144	373	28	x	153x56x8	3	3	1	1	1	1	1	0	3	25	3	3		Ple
CS-41-312	11	134	300	20	x	18x14x13	1	3	1	1	1	1	4	4	4	28	5	5		Sob
CS-41-313	11	139	359	15	x	32x26x10	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	3	3		Ple
MPZ 2017/54	11	127	369	20	x	61x19x10	2	1	1	1	1	1	1	0	2	15	1	1		Sob
CS-41-315	10	100	358	35	x	42x17x9	1	3	1	1	1	1	4	2	2	15	5	3		Ple
CS-41-316	11	113	361	57	x	>50x24x15	2	2	1	1	1	1	4	2	2	22	2	1	Mc	Sob
MPZ 2017/48	11	180/169	355/369	15/14	140/0	220x80x35	4	2	1	1	1	1	4	3	2	11	2	1		Sob
CS-41-320,B	11	180/169	355/369	15/14	x	71x35x11	2	2	1	1	1	1	2	3	2	4	1	1		Sob
MPZ 2017/6	11	169	365	23	x	128x41x60	3	2	1	1	1	1	4	3	2	6	4	1	Ce	Sob
CS-41-322	11	126/102	381/383	35/33	110/00	285x35x30	4	2	1	1	1	1	1	0	2	8	2	1	An	Sob
CS-41-324	11	141/150	314/320	20/23	x	115x13x10	3	1	1	1	1	1	4	1	2	8	5	1		Sob
CS-41-325	10	100	374	33	x	xx24x12	2	2	1	1	1	1	4	2	2	22	2	1	McV	Sob
CS-41-326	10	86	314	38	x	25x21x8	1	3	1	1	1	1	4	2	3	25	5	3		Ple
CS-41-327	10	84	354	42	x	22x21x5	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Ple
CS-41-328	10	100	371	33	x	14x9x7	1	3	1	1	1	1	4	2	2	27	5	3		Te
CS-41-329	11	161	302	23	x	54x15x8	2	1	1	1	1	1	4	1	2	8	2	1	Po	Sob
CS-41-330	11	164	362	23	x	59x20x18	2	3	1	2	1	1	4	1	2	8	5	4		Croc
CS-41-331	11	113	340	35	180/15	116x58x5	3	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Ple
MPZ 2017/14	11	167	317	26	350/4	120x112x41	3	2	1	1	1	1	4	1	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-332,B	11	167	317	26	x	8x7x5	1	3	1	1	1	1	4	2	4	1	6	1		Sob
CS-41-333	11	162	335	22	x	100x80x5	2	3	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Te
CS-41-334	10	96	314	38		75x40x6	2	3	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Te
MPZ 2017/36	11	170/150	345/358	22/24	x	226x31x25	4	2	1	1	1	1	4	1	2	8	1	1	M	Sob
CS-41-336	11	107	316	36	x	105x82x5	3	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
MPZ 2017/1	10	98/98	321/356	23/24	180,0	337x121x103	4	2	1	1	1	1	3	3	2	5	4	1		Sob
CS-41-337,2	10	98	356	23	00/00	45x25x20	1	2	1	1	1	1	4	1	2	28	5	5		?
MPZ 2017/39	11	150/183	370/380	31/32	70/0	348x31x27	4	2	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1	Po	Sob
CS-41-339	11	154	370	30	x	55x22x10	2	1	1	2	1	1	2	1	2	8	1	1	Po	Sob
CS-41-340	11	154/154	352/364	30/30	25/0	131x22x11	3	1	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1	Co	Sob
CS-41-341	11	138	345	28	160/8	145x25x10	3	1	1	1	1	1	1	0	2	8	2	1	M, Po?	Sob

ANEXO 3

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
CS-41-342	11	196	383	7	x	19x16x8	1	3	1	1	1	1	2	3	1	29	6	1		Sob
CS-41-343	13	77	401	15	x	x	1	3	1	1	1	1	4	3	1	29	6	6		?
CS-41-344	10	87	383	32	x	80x15x7	2	1	1	1	1	1	4	2	2	8	6	1	IV, Po2	Sob
CS-41-345	14	101	407	15	x	x	1	3	1	1	1	1	2	3	1	29	6	6		?
CS-41-346	10	80	380	40	x	x	2	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-347	11	146	348	38	x	18x8x7	1	3	1	3	1	1	4	4	4	1	5	4		As
CS-41-348	11	148	312	44	x	13x11x11	1	2	1	1	1	1	1	0	1	1	2	1	P2?	Sob
CS-41-349	11	150	324	29	90/10	146x18x16	3	1	1	1	1	1	4	1	2	8	5	1		Sob
CS-41-350	11	150/150	308/326	30/30	345/15	180x30x10	3	1	1	1	1	1	1	0	2	8	2	1	Ra-m	Sob
CS-41-350,A	11	150/150	308/326	30/30	x	25x13x9	1	1	1	1	1	1	4	2	2	8	5	1		Sob
CS-41-351	11	153	339	19	x	63x18x13	2	2	1	1	1	1	1	0	2	22	5	1	McI	Sob
CS-41-352	12	219	369	15	x	21x17x10	1	3	1	1	1	1	4	4	1	28	5	1		Sob
CS-41-353	10	90	330	10	x	230x35x15	4	2	4	4	4	4	4	4	2	8	2	1	M	Sob
CS-41-354	10	73	398	15	x	24x17x14	1	3	4	4	4	4	4	4	1	29	6	6		?
CS-41-355	10	60	381	19	x	23x21x14	1	3	4	4	4	4	4	4	1	28	5	5		?
CS-41-356	11	140/130	307/308	30/31	270/5	90x16x12	2	1	1	2	1	1	2	1	2	8	2	1		Sob
CS-41-357	11	144	304	30	x	25x10x5	1	1	1	1	1	1	4	4	2	8	2	1		Sob
CS-41-358	11	157	340	18	x	24x22x13	1	3	4	4	4	4	4	4	1	29	6	6		?
CS-41-359	x	x	x	x	x	3x2x2	1	2	2	1	1	1	1	0	1	19	5	1		Sob
CS-41-360	8	144	295	33	x	11x4x4	1	3	1	1	1	1	1	0	4	1	5	4		Tom
MPZ 2017/56	11	135	306	30	x	65x8x6	2	2	1	1	1	1	2	1	2	17	1	1		Sob
CS-41-362	11	155	349	39	x	29x14x13	1	3	1	1	1	1	3	1	4	1	5	4		As
CS-41-363	11	127	316	38	x	49x48x18	1	2	1	1	1	1	4	3	3	3	1	1		Sob
CS-41-364	11	130	304	37	x	67x65x16	2	2	1	1	1	1	4	3	1	6	4	1	Ce	Sob
CS-41-365	10	83	387	10	x	x	?	3	?	?	?	?	?	?	?	6	4	1		Sob
CS-41-366	11	172	317	30	x	235x110x0,5	4	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-367	11	156	351	24	x	49x25x10	1	3	1	1	1	1	4	4	2	10	5	3		Ple
CS-41-368,A	11	152	347	19	x	113x42x10	3	3	1	1	1	1	4	1	3	25	5	3		Ple
CS-41-368,B	11	152	347	19	x	44x41x6	1	3	1	1	1	1	1	0	3	25	3	3	Pe	Ple
CS-41-369	11	140	390	26	x	12x12x8	1	2	1	1	1	1	4	4	1	1	5	1	M1	Sob
CS-41-370	13	89	439	17	x	25x16x11	1	2	1	1	1	1	4	1	3	10	1	1		Sob
CS-41-371	11	138	394	20	x	44x30x6	1	3	1	1	1	1	1	0	3	25	5	3		Ple
CS-41-372	11	104	400	33	x	56x37x4	2	2	1	1	1	1?	2	3	3	25	5	3		Te
CS-41-373	13	60	401	15	x	24x23x12	1	3	1	1	1	1	2	3	1	29	6	6		?
CS-41-374,1	11	150	390	24	x	18x12x8	1	3	1	1	1	1	1	0	1	28	5	5		?
CS-41-374,2	11	150	390	24	x	22x13x9	1	3	1	1	1	1	4	4	1	25	5	3		Te
CS-41-375	11	160/155	380/395	33/29	164/4	203x22x20	4	1	1	1	1	1	4	1	2	8	1	1	M-Po	Sob

FICHA TAFONÓMICA

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
CS-41-376	11	135	344	40	x	120x80x5	3	3	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Te
CS-41-377,A	11	130	345	36	x	69x42x11	2	3	1	1	1	1	1	0	3	11	5	4		Cro
CS-41-377,B	11	130	345	36	x	14x12x2	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-378	11	140	397	22	x	160x70x5	3	2	1	1	1	1	1	0	3	25	3	3	Pe	Te
MPZ 2017/43	13	81	433	16	x	240x92x35	4	2	1	1	1	1	3	0	3	10	1	1		Sob
CS-41-381	14	140	413	20	x	27x20x17	1	2	1	1	1	1	4	4	1	4	1	1		Sob
CS-41-382	14	102	426	25	x	22x10x5	1	3	1	1	1	1	2	1	3	25	6	3		Te
CS-41-383	14	115	430	12	x	x	1	3	1	1	1	1	4	4	5	29	6	6		?
CS-41-384	14	112	454	12	x	16x13x5	1	3	1	1	1	1	4	3	1	25	6	3		Te
CS-41-385	14	147	415	22	x	17x21x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-386	13	54	431	12	x	21x12x8	1	3	1	1	1	1	4	4	5	29	6	6		?
CS-41-387	13	66	451	11	x	19x13x8	1	3	1	1	1	1	2	3	1	29	6	6		?
MPZ 2017/40	14 y 11	152/162	413/393	27/23	x	270x110x60	3	2	1	1	1	1	1	0	3	10	1	1		Sob
CS-41-388,2	14	152	413	27	x	90x16x9	2	1	1	1	1	1	4	1	2	8	1	1	Po	Sob
MPZ 2017/7	11	150	382	35	x	91x42x33	2	2	1	1	1	1	3	0	1	6	4	1	Ce	Sob
CS-41-390	11	150	387	34	x	50x30x6	2	3	1	1	1	1	1	0	3	25	5	3		Ple
CS-41-391	14 y 11	155/162	416/388	26/25	176/2	330x40x30	4	2	?	?	?	?	?	?	2	8	5	1		Sob
CS-41-392	14	108	437	31	x	22x11x11	1	3	1	3	1	1	1	0	4	1	5	4		As
CS-41-393	14	112	403	29	18,2	160x100x40	3	2	1	1	1	1	1	0	2	6	4	1	To	Sob
CS-41-395	13	70	476	33	14,10	126x25x18	3	1	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1		Sob
CS-41-396	13	100	470	30	x	18x16x8	1	3	1	1	1	1	4	2	3	28	5	5		?
CS-41-397	13	98	471	30	x	39x29x13	1	2	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1		Sob
CS-41-398	13	68	454	34	x	29x17x13	1	1	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-399	14	121	455	32	x	49x31x24	1	1	1	1	1	1	4	3	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-400	13	77	471	35	x	32x28x23	1	1	1	1	1	1	4	2	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-401	13	93	454	37	x	32x20 x13	1	1	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-402	13	92	454	40	x	19x19x6	1	3	1	1	1	1	1	0	1	28	5	5		?
CS-41-403	13	93	454	37	x	58x43x5	2	3	1	1	1	1	3	2	3	25	5	3		Ple
CS-41-404	14	109	456	29	x	53x32x9	2	3	1	1	1	1	4	2	3	28	5	5		?
CS-41-405	14	103	453	20	x	56x51x6	2	3	1	1	1	1	1	0	3	25	4	3	Ne	Ple
CS-41-406	14	117	465	30	x	42x42x8	1	3	1	2	1	1	1	0	3	25	3	3	Pe	Ple
CS-41-407	13	79	459	31	x	x	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	?	3		Te
CS-41-408	14	124	398	28	x	65x46x15	2	1	1	1	1	1	4	2	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-409	13	57	466	32	x	42x17x11	1	3	1	1	1	1	1	0	2	28	5	5		?
CS-41-410	13	65	493	38	x	40x25x12	1	2	1	1	1	1	4	4	1	6	4	1	Ca	Sob
CS-41-411	14	115	414	31	33/29	120x103x34	3	2	1	1	1	1	4	1	2	6	4	1	To	Sob
CS-41-412	13/14	100/108	443/432	19/20	139/3	120x16x12	3	1	1	1	1	1	4	2	2	8	2	1		Sob

ANEXO 3

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
MPZ 2017/22	14	112	433	15	162/12	145x42x22	3	2	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1	An	Sob
MPZ 2017/53	11	110	393	29	164/4	133x35x29	3	2	1	1	1	1	1	0	2	15	2	1		Sob
MPZ 2017/3	13	94	433	17	x	85x28x15	2	2	1	1	1	1	4	3	2	4	5	1		Sob
CS-41-416	13	94 / 96	455 / 445	28/25	174/5	132x18x11	3	1	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1	An-M	Sob
CS-41-417	13	84	479	16	x	22x17x10	1	2	1	1	1	1	1	0	1	23	5	1	Fl-II	Sob
CS-41-418	13	33	401	14	x	18x10x6	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-419	13	60	463	15	x	13x13x6	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-420	14	148	438	17	x	18x18x15	1	3	1	1	1	1	2	3	1	29	6	6		?
CS-41-421	11	120	400	30	162/2	85x23x17	2	3	1	1	1	1	4	2	2	8	5	4		Cro?
CS-41-422	14	107	460	33	x	x	?	?	?	?	?	?	?	?	?	3	25	5		
CS-41-423	13	98	420	22	x	x	?	?	?	?	?	?	?	?	?	28	5	5		
CS-41-424	13	85	478	30	x	39x37x15	1	2	1	1	1	1	4	4	1	6	4	1	Ca	Sob
CS-41-425	13	94	493	20	x	76x63x22	2	1	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-426	11	119	391	32	x	x	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	8	5		Sob
CS-41-427	14	110	430	31	x	295x143x93	4	2	1	1	1	1	3	3	2	5	4	1		Sob
MPZ 2017/45	14	110	430	31	x	190x70x60	3	2	1	1	1	1	3	0	1	12	2	1		Sob
CS-41-427,C	14	110	430	31	x	159x58x7	3	3	1	1	1	1	1	0	3	25	5	3		Ple
CS-41-427,D	14	110	430	31	x	77x48x11	2	3	1	1	1	1	4	2	3	25	5	3	Pe	Ple
MPZ 2017/2	14	108/ 118	446/417	19/19	164/0	320x150x74	4	2	1	1	1	1	3	3	2	5	4	1		Sob
CS-41-429,A	10/13/14	83/79/53/104	400/459/427/421	30/35/28/30	x	600x490xX	4	3	1	1	1	1	1	0	3	24	1	3		Eo
CS-41-429,A,1	13	83	400	30	x	280x165x15	4	2	1	1	1	1	1	0	3	24	2	3		Eo
CS-41-429,B	13	83	400	30	x	29x20x14	1	1	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	To	Sob
MPZ 2017/4	13	83	400	30	x	38x9x8	1	2	1	1	1	1	1	0	2	1	5	1	Il	Sob
CS-41-429,D	13	83	400	30	x	36x19x17	1	1	1	1	1	1	4	4	1	28	5	1		Sob
MPZ 2017/11	14	111	433	13	18, 3	178x114x43	3	2	1	1	1	1	1	0	2	6	4	1	To	Sob
CS-41-431	14	101	467	31	8, 22	140x101x50	3	2	1	1	1	1	1	0	2	6	4	1	To	Sob
MPZ 2017/19	14	107	466	25	x	123x103x56	3	2	1	1	1	1	3	1	1	6	4	1	Ca	Sob
MPZ 2017/15	14	104	462	36	x	114x98x75	3	2	1	1	1	1	4	1	2	6	4	1	To	Sob
CS-41-434	14	125	488	25	108/20	128x17x12	3	1	1	1	1	2	1	0	2	8	1	1	Po	Sob
CS-41-435	13	79	459	35	x	x	?	?	?	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3	Te
MPZ 2017/46	14	119/100	445/447	30/37	96/18	146x33x19	3	2	1	1	1	1	1	0	2	14	2	1		Sob
MPZ 2017/10	14	129	419	21	228/8	156x108x26	3	2	1	1	1	1	1	0	2	6	4	1	To	Sob
MPZ 2017/20	13	72	470	18	106/21	169x134x54	3	2	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	Ca	Sob
CS-41-439	13	86	483	30	x	x	?	?	?	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3	Te
CS-41-440,A	11	106	385	32	X	140x96x45	3	2	1	1	1	1	4	4	1	6	4	1	Lu	Sob
CS-41-440,B	11	106	385	32	x	76x15x8	2	1	1	1	1	1	4	2	2	8	5	1	Po	Sob
MPZ 2017/50	11	106	385	32	x	49x34x10	1	1	1	1	1	1	1	0	3	11	2	1		Sob



FICHA TAFONÓMICA

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
MPZ 2017/32	14	106/105	467/480	39/38	176/4	264x36x29	4	2	1	1	1	1	1	0	2	8	2	1	M	Sob
CS-41-442	17	177	518,5	2	x	28x25x19	1	2	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-443	13	95	466	33	x	115x4xX	3	3	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Te
CS-41-444	15	202	566	4	x	30x26x18	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-445	14	159	435	21	x	53x27x11	2	1	1	1	1	1	4	4	2	8	2	1		Sob
CS-41-446	15	206	490	3	x	19x15x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	25	5	3		Te
CS-41-447	16	19	523	7	x	x	2	2	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-448	14	130	464	29	x	118x56x9	3	3	?	?	?	?	4	2	3	25	5	3		Te
CS-41-449	16	80	563	3	x	80x25xX	2	3	?	?	?	?	?	?	2	8	5	1		Sob
CS-41-450	16	63/95	583/579	-1/10	110, 14	310x30x35	4	2	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1	M	Sob
CS-41-451	16	80	593	5	340, 10	142x20x12	3	1	1	1	1	1	4	2	2	8	2	1	M	Sob
CS-41-452	14	106	487	22	x	14x12x9	1	3	2	1	1	1	4	1	4	1	5	4		As
CS-41-453	23	114	702	-13	x	55x25x15	2	2	1	1	1	1	4	2	2	27	5	5		?
CS-41-454	19	28	623	1	x	82x11x8	2	3	1	1	1	1	4	2	2	28	5	5		?
CS-41-455	19	21	624	-3	x	x	?	?	?	?	?	?	?	?	?	28	5	5		?
MPZ 2017/55	18	285	509	8	x	27x21x19	1	2	1	1	1	1	3	1	1	15	6	1		Sob
CS-41-457	14	130	479	25	x	66x53x20	2	1	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-458	14	126	483	26	25, 4	108x13x12	3	1	1	1	1	1	4	4	2	8	1	1	M-Po	Sob
CS-41-459	14	104	496	16	x	34x19x20	1	2	2	1	1	1	4	1	2	28	5	1		Sob
CS-41-460	14	105	496	16	x	23x15x10	1	2	1	1	1	1	4	1	1	28	5	1		Sob
CS-41-461	14	111	484	27	x	92x27x10	2	1	1	1	1	1	0	2	8	2	1		An	Sob
CS-41-462	16	18/ -4	518/497	8/2	84, 2	300x45x40	4	2	?	?	?	?	?	?	2	8	5	1		Sob
CS-41-463	14	119	500	27	x	13x11x7	1	3	1	1	1	1	4	4	1	6	4	3		Ple
CS-41-464	14	144	485	23	x	26x25x6	1	3	1	1	1	1	1	0	3	25	3	3	Pe	Ple
CS-41-465	14	148	494	24	x	8x6x5	1	3	1	1	1	1	4	2	4	1	5	4		Cro
CS-41-466	17	106	507	21	x	22x15x9	1	3	1	2	1	1	4	4	1	29	6	6		?
CS-41-467	14/17	116/105	506/484,5	28/30,5	180, 0	300xXXx	4	2	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1	Po	Sob
CS-41-468	17	146	484	29	x	x	?	?	?	?	?	?	?	?	?	29	5	5		?
CS-41-469	16	65	596	1	x	30x20x16	1	1	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-470	19	83	604	3	x	40x45x20	1	1	1	1	1	1	4	4	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-471	14	140	493	23	x	52x36x13	2	3	1	1	1	1	4	1	3	28	5	5		?
CS-41-472	19	87	650	-1	308, 8	91x30x15	2	2	1	1	1	1	1	0	2	22	2	1	McV	Sob
CS-41-473	19	88/108	632/651	-3/-6	234, 2	310x25x30	4	2	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1	M	Sob
CS-41-474	16/19	43/39	600/615	-8/-8	160, 1	123x16x10	3	1	1	1	1	1	1	0	2	8	2	1	Po	Sob
CS-41-475	16	69	524	-2	x	16x10x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-476	14	128/114	515/513	21/18	104, 0	146x29x14	3	1	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1		Sob
CS-41-477	16	78/67	523/520	10/9	66, 4	88x9x9	2	2	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1		Sob
CS-41-478	19	67	601	-5	358,1	140x92x66	3	2	1	1	1	1	1	0	2	6	4	1	To	Sob

ANEXO 3

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
CS-41-479	13	51	500	12	x	17x12x8	1	1	1	1	1	1	4	4	2	8	5	1	Po	Sob
CS-41-480	17	120	510	26	x	19x13x10	1	3	1	1	1	1	1	0	4	1	5	4		As
CS-41-481	19	85	644	-4	x	85x80x5	2	3	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Te
CS-41-483	19	31	621	-6	x	19x13x6	1	3	1	1	1	1	4	4	2	10	5	3		Te
CS-41-484	16	58	558	19	x	26x16x6	1	3	1	1	1	1	1	0	3	25	5	3		Te
CS-41-485	17	102	592	11	x	14x15x10	1	1	1	1	1	1	3	1	1	13	5	1		Sob
CS-41-486	19	22/9	616/583	28/10	20,18	370x30x25	4	2	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1	M	Sob
CS-41-487	16	84	525	20	x	64x45x23	2	1	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-488	19	95	615	12	180,0	52x22x9	2	2	1	1	1	1	4	1	2	4	5	1		Sob
CS-41-489	Cata E	-142/-152,5	160/170	0	x	100x35x30	2	2	1	1	1	1	4	2	2	8	2	1	M	Sob
CS-41-490	17	101	597	6	x	40x26x16	1	1	1	1	1	1	4	3	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-491	17	147	567	4	x	18x25x15	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		Sob
CS-41-493	16	76	597	13	x	90x60x5	2	3	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Sob
CS-41-494	20	108	609	14	x	21x19x18	1	2	1	1	1	1	1	0	1	19	5	1		Sob
CS-41-495	16	74/77	539/567	19/15	180,8	290x40x40	4	2	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1	Ah	Sob
CS-41-496	20	112	605	15	x	13x10x10	1	3	1	1	1	1	1	0	1	19	5	1		Sob
CS-41-497	16	74	532	21	x	38x24x8	1	3	1	1	1	1	1	0	3	28	5	5		Sob
CS-41-498	Cata B	176	(-)146	40	x	36x27x15	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob
CS-41-499	Cata F	201	123	41	x	X	?	3	?	?	?	?	?	?	?	6	4	1		Sob
CS-41-500	14/17	137	500	27	x	x	?	?	?	?	?	?	?	?	?	25	5	3		Te
CS-41-503	16	54	581	17	x	23x14x8	1	3	2	1	1	1	2	2	2	8	2	4		Cro
CS-41-504	17	117/127	527/533	18/17	74	130x15x15	3	1	?	?	?	?	?	?	2	8	5	1		Sob
CS-41-505	13	95	490	25	x	50x16x14	2	3	1	2	1	1	2	1	2	8	5	5		?
CS-41-506	14	149	475	36	x	52x39x6	2	2	1	1	1	1	1	0	3	25	5	3		Te
CS-41-507	16/17	100	565	10	x	18x13x10	1	2	1	1	1	1	1	0	1	19	5	1		Sob
CS-41-508	16	73,5/77	580/589	6/6	x	90xXX	2	3	?	?	?	?	?	?	?	6	4	1	To	Sob
CS-41-509,1	17	125	521	25	x	28x11x10	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-509,2	17	125	521	25	x	21x13x10	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-510	16	93	559	15	x	34x8x7	1	3	1	1	1	1	4	4	2	28	5	5		?
CS-41-511	17	121	513	27	352,2	60x25x6	2	2	1	1	1	1	1	0	3	25	5	3		Te
CS-41-512	17	122	513	30	352,2	55x27x20	2	2	1	1	1	1	3	3	1	6	4	1		Sob
CS-41-513	17	123/125	509/517	30/31	352,2	89x19x15	2	3	1	1	1	1	1	0	2	10	5	3		Te
CS-41-514	17	119	531	16	x	70x80x40	2	3	?	?	?	?	?	?	?	25	5	3		Te
CS-41-515	17	132	552	11	x	17x13x9	1	3	1	1	1	1	4	4	1	28	5	5		?
CS-41-516	14	130	498	33	x	120x40x5	3	3	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3	Placa	Te
CS-41-517	16	98	554	14,5	96,8	110 x15x7	3	1	1	1	1	1	4	2	2	8	5	1	Po	Sob
CS-41-518	17	103/98	541/553,5	15/16	336,8	135x20x10	3	1	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1		Sob

FICHA TAFONÓMICA

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
CS-41-519	17	106	530	26	x	30x20xX	1	3	?	?	?	?	?	?	?	25	5	3		Te
CS-41-520	16	99	526	26	208,4	145x60x5	3	3	?	?	?	?	1	0	3	25	5	3		Te
CS-41-521	16	96/87	545/532	26/29	30,0	165x20x15	3	1	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1		Sob
CS-41-522	17	136/115	539/568	21/20	132,4	400x40x30	4	2	?	?	?	?	1	0	2	8	2	1	M	Sob
CS-41-523	17	102	581	17	x	29x16x13	1	1	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-524	17	118	565	9	x	85x42x22	2	2	1	1	1	1	1	0	3	6	4	1	Ca	Sob
CS-41-525	15,14,16,17	114/112/92/96	520/498/498/513	26/2622/25	x	>20	4	3	?	?	?	?	?	?	3	24	4	3		Te
CS-41-526	14	112	498	36	x	23x18x8	1	3	1	2	1	1	2	3	3	29	6	6		?
CS-41-527	17	120	520	31	x	80x60x5	2	3	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Te
CS-41-528	16/17	91/105	552/575	20/21	222,8	295x20x30	4	2	?	?	?	?	1	0	2	8	1	1	M	Sob
CS-41-529	17	114/119	525/552	30/32	8,2	140x12x12	3	1	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1		Sob
CS-41-530	17	123	587	21	x	39x27x11	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-532	17	101/117	601/587	16/20	138,12	205x20x15	4	3	?	?	?	?	?	?	2	8	5	1	Po	Sob
CS-41-533	17	115/115	540/550	19/19	0,0	98x27x14	2	1	1	1	1	1	1	0	2	8	2	1	An	Sob
CS-41-535	17	103/110	601/623	15/20	31,9	250x25x15	4	2	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1	Po	Sob
CS-41-537	16	96	561	25	x	26x17x11	1	3	1	1	1	1	4	1	1	28	5	5		?
CS-41-538,A	19	61/62	616/628	5/5	360,2	135x18x9	2	1	1	1	1	1	1	0	2	8	2	1	Po	Sob
CS-41-538,B	19	61/62	616/628	5/5	360,2	61x38x11	2	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-539	20	117	614	17	x	40x24x6	1	3	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-540	19	84	576	26	x	24x23x19	1	2	1	1	1	1	4	4	1	4	1	1		Sob
CS-41-542	19	84	576	27	x	23x11x6	1	1	1	1	1	1	1	0	4	1	5	1	P	Sob
CS-41-543	17	129	539	30	x	100x80x20	2	2	?	?	?	?	?	?	1	6	4	1	To	Sob
CS-41-544,1	17	120	537	30	x	199x118x59	3	2	1	1	1	1	4	4	2	6	4	1	Lu	Sob
CS-41-544,2	17	120	537	30	x	9x7x5	1	3	1	1	1	1	4	1	2	23	5	3	F?	Te
CS-41-545	17	127/135	567/543	24/26	167,0	280x40x30	4	2	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1	An	Sob
CS-41-546	17	129	539	31	x	10x5x5	1	3	2	1	1	1	1	0	4	1	5	4		Cro
CS-41-547	19	78	619	14	x	300x15xX	4	2	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1	M	Sob
CS-41-548	19	81,5	620	15	148,22	100x50x5	2	3	?	?	?	?	1	0	3	25	5	3		Sob
CS-41-549	19	99/74	106,5/120	17/15	300,8	320x30x10	4	2	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1		Sob
CS-41-550	20	99	613	15	x	20x18x11	1	3	1	1	1	1	4	1	2	28	5	5		?
CS-41-551	20	97	614	18	x	100x70x30	2	2	?	?	?	?	?	?	?	6	4	1		Sob
CS-41-552	17	120	537	33	x	125x90x40	3	2	?	?	?	?	?	?	?	6	4	1		Sob
CS-41-553	14	165	475	61	x	32x10x8	1	2	1	2	1	1	4	1	2	10	5	3		Te
CS-41-555	14	194,5	472	65,5	335,0	49x17x7	1	1	2	1	1	1	2	1	2	8	1	1	Po	Sob
CS-41-557	16	54	524,5	45		22x13x6	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te
CS-41-558	19	103	684	19	x	20x15x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?
CS-41-559	19	104	668	19	x	17x15x12	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?

ANEXO 3

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	
CS-41-560	19	72	634	22	x	34x21x13	1	1	1	2	1	1	2	2	1	6	4	1	Ce?	Sob	
CS-41-561	14	118/112	476/462	65/65	x	120x60xX	3	2	?	?	?	?	1	0	3	6	4	1	Ca	Sob	
CS-41-562	20	166	676	8,5	x	35x29x18	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te	
CS-41-564	20	173	689	14	x	12x12x7	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?	
CS-41-565	20	187	673	13	x	14x12x9	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob	
CS-41-566	17	120	520	62	x	25x15x7	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Te	
CS-41-567	17	166	522,5	52	x	31x21x14	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob	
CS-41-568	Cata sur	x	x	x	x	14x11x8	1	2	1	1	1	1	1	0	1	19	5	1		Sob	
MPZ 2018/520	20	158	631	13	x	31x18x19	1	2	1	1	1	1	1	0	1	15	2	1		Sob	
CS-41-570	17	125/137/140	528/520/531	65/65/65	x	95x90xX	2	2	?	?	?	?	?	?	1	6	4	1	To	Sob	
CS-41-571	Cata sur	148	-46	40	x	60x40x25	2	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	1		Sob	
CS-41-572	19	46	646	20	x	170x90x5	3	3	?	?	?	?	?	?	3	24	5	3		Te	
CS-41-573	20	130/115	668/669	17/19	99,0	155x45xX	3	1	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1	M	Sob	
CS-41-574	20	156	635	24	74,0	57x13x8	2	3	2	1	1	1	4	3	2	10	5	3		Ple	
CS-41-575	14/17	177	501	66	142,0	73x84x19	2	2	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	Ce	Sob	
CS-41-576	20	149	678	10	x	20x14x10	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?	
CS-41-577	20	109	687	20	x	55x40x5	2	3	1	1	1	1	1	0	3	25	4	3		Ple	
CS-41-578	17	145	558	44	16,0	43x42x17	1	1	1	1	1	1	4	2	1	6	4	1	To	Sob	
CS-41-579	19	66	653	28	178,0	49x17x12	1	3	1	1	1	1	4	2	2	28	5	5		?	
CS-41-580	19	63	636	29	x	74x34x31	2	1	1	1	1	1	1	0	2	4	2	1		Sob	
CS-41-581	17	168	541	50	148,0	47x15x16	1	3	1	1	1	1	4	4	5	28	5	5		?	
CS-41-582	17	112	551	54	168,16	85x53x23	2	1	1	1	1	1	1	0	2	4	1	1		Sob	
CS-41-584	20	101	691	31	x	68x57x20	2	1	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	To	Sob	
CS-41-585	20	123	643	25	x	90x70xX	2	3	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Te	
CS-41-586	20	116/114/103	670/693/682	28/28/28	x	43x31x12	1	3	1	1	1	1	1	0	3	28	5	5		?	
CS-41-587	19	59/85	655/646	30/35	285,10	290x40xX	4	2	?	?	?	?	1	0	2	8	1	1		Sob	
CS-41-588	17	163	543	60	x	41x27x7	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	3	3	Pe	Ple	
CS-41-589	19	18,5	697	20	x	21x19x9	1	3	1	1	1	1	4	4	1	6	4	3		Te	
CS-41-590	19	88	639	35	x	28x26x4	1	2	1	1	1	1	4	4	3	25	5	3		Ple	
CS-41-591	17	119	597	44	106,0	109x29x21	3	2	1	1	1	1	1	0	2	9	4	1		Sob	
CS-41-592	17	119	597	44	127,0	68x36x8	2	3	1	1	1	1	1	0	3	25	5	3		Ple	
CS-41-593,A	19	70	636	31	x	90x76x31	2	2	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	Ce	Sob	
CS-41-593,B	19	70	636	31	x	36x14x9	1	3	1	1	1	1	1	3	1	2	16	5	3		Te
CS-41-594	19	89,5/87	639,5/657	28/30	x	200x45xX	3	2	?	?	?	?	4	1	2	8	5	1		Sob	
CS-41-595	19	73/83/77/83	627/622/608/600	33/35/34/33	x	300x200	4	3	?	?	?	?	?	?	3	24	5	3		Te	
CS-41-596	22	47/68	704/681	34/33	132,0	320x30x23	4	2	1	1	1	1	1	0	2	8	1	1	M	Sob	

FICHA TAFONÓMICA

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U		
CS-41-597	19	86	619	43	x	40xxxX	1	3	?	?	?	?	?	?	1	28	5	5		?		
CS-41-598	19	80/90	625/603	46/48	x	160x45xX	3	3	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Te		
MPZ 2017/47	19	94/87/100	678/679/699	35/35/34	x	240x108x34	4	2	2	1	1	1	1	0	2	11	1	1		Sob		
CS-41-600	19	80	625	49	x	15x13x11	1	3	1	1	1	1	1	0	1	1	2	1	M1	Sob		
CS-41-601	19	89	606	45	188,0	82x54x29	1	1	1	1	1	1	1	0	2	4	2	1		Sob		
CS-41-603	17	111	567	50	153,4	72x25x13	2	2	1	1	1	1	1	0	2	22	1	1	McV	Sob		
CS-41-604	17	136	600	45	117,5	73x23x19	2	2	1	1	1	1	1	0	2	22	5	1	Mc III	Sob		
CS-41-605	19	99/83	659/689	37/36	156,4	335x60xX	4	2	?	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1	M	Sob	
CS-41-607	19	97	635	33	x	55x50xX	2	3	?	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3	Te	Te	
CS-41-608	19	60	687	34	x	75x15xX	2	3	?	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Te	
CS-41-609	19	89	595	52	x	110x110	3	3	?	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Te	
CS-41-610	17	108	557	61	180,0	60x50	2	3	?	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Te	
CS-41-611	19	85/91	688,5/658	40/41	180,0	280x60xX	4	2	?	?	?	?	?	1	0	2	8	2	1		Sob	
CS-41-613	22	89	702	30	x	x	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	5	4		Cro	
CS-41-614	20	112	666	34	x	69x37x21	2	1	1	1	1	1	1	0	2	4	1	1			Sob	
CS-41-615	20	109/113	656/684	43/31	x	350x60xX	4	2	?	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1		Sob	
CS-41-616	19	78	629	39	x	130x40xX	3	3	?	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Te	
CS-41-617	19	84/92/88	626/636/635	45/46/42	193,3	150x110xX	3	2	1	1	1	1	1	0	2	6	4	1	To		Sob	
CS-41-618	17	129/121/133	592/602/605	54/53/53	168,20	140x100xX	3	2	?	?	?	?	?	1	0	2	6	4	1	To	Sob	
CS-41-619	23	127	709	22	x	25x17x17	1	2	1	1	1	1	1	2	1	22	5	1	Mc		Sob	
CS-41-620	23	116	713	23	x	16x12x8	1	3	1	1	1	1	1	0	1	19	5	1			Sob	
CS-41-621	23	132	703	23	x	35x22x19	1	1	1	1	1	1	1	0	1	6	4	1	To		Sob	
CS-41-622	23	114	723	23	x	21x16x6	1	3	1	2	1	1	4	1	3	25	4	3	Ne		Ple	
CS-41-623	22	76	694	29	x	20x13xX	1	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?			?	
CS-41-624	19	76	667	44	x	61x53x15	2	3	1	1	1	1	1	0	3	25	2	3	Pe		Ple	
CS-41-625	19	81/78	645/646	52/50	x	80x65xX	2	2	?	?	?	?	?	?	?	1	6	4	1	Ce		Sob
CS-41-628	20	13	660	42	x	45x50x5	1	3	?	?	?	?	?	?	?	3	25	5	3		Te	
CS-41-629	23	106	727	19	144,0	87x37x27	2	1	1	1	1	1	1	0	2	12	2	1			Sob	
CS-41-630	19/23	92/88	694/716	34/34	116,0	220x25xX	4	2	?	?	?	?	?	3	1	2	8	5	1	M		Sob
CS-41-631	19/22	96/93	698,5/728	44/31	170,0	310x30xX	4	2	?	?	?	?	?	3	1	2	8	5	1	M		Sob
CS-41-632	22	83/78	711/716	30/24	130,0	60x40xX	2	3	?	?	?	?	?	?	?	2	25	5	3		Te	
CS-41-633	23	120/129	715/683	39/36	340,0	300xXX	4	2	?	?	?	?	?	1	0	2	8	5	1		Sob	
CS-41-634	22	57/66	700/704	33/33	240,0	85x5x5	2	1	?	?	?	?	?	4	1	2	8	5	1	P		Sob
CS-41-635	22	72	719	30	90,0	50x10x9	2	3	1	2	1	1	2	2	2	27	5	5			?	
CS-41-636	20	119/133/130	690/695/684	42/38/35	x	160x120x50	3	2	?	?	?	?	?	1	0	2	6	4	1	To		Sob
CS-41-637	23	124	738	12	x	49x26x19	1	2	1	1	1	1	1	4	2	2	8	5	1			Sob
CS-41-638	19	51	696	39	x	x	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	28	5	5		?	



**Anexo 4.1.** Listado de caracteres de la matriz de Springer et al. (2015).

**Character 3.** *Rostrum*: (0) premaxillae do not form an elongated rostrum; (1) rostrum elongated but small relative to cranium (length of pmx symphysis smaller or equal to  $0.27 \times AB$ ); (2) rostrum enlarged (length of pmx symphysis larger than  $0.27 \times AB$ ), ORDERED.

**Character 6.** *Nasal process of premaxilla*: (0) thin and tapering at posterior end, overlapping frontal and :or nasal; (1) tapering but thickened at posterior end, with long overlap of frontal and :or nasal; (2) broadened and bulbous at posterior end, having more or less vertical, transverse butt joint surface in contact with frontal and :or nasal', UNORDERED.

**Character 8.** *External nares*: (0) not retracted; (1) retracted and enlarged, reaching to or beyond the level of the anterior margin of orbit', BINARY.

**Character 10.** *Premaxillary symphysis*: (0) not laterally compressed to form a middorsal ridge; (1) 'laterally compressed' BINARY

**Character 11.** *Zygomatic orbital bridge of maxilla*: (0) nearly level with palate; (1) 'elevated above palate, with its ventral surface lying  $>1$  cm above the alveolar margin', BINARY

**Character 13.** *Infraorbital foramen*: (0) small (diameter about  $15 \times 10$  mm or less); (1) large (diameters greater than  $15 \times 10$  mm, but less than 30 mm); (2) 'very large (both diameters greater than 30 mm)', ORDERED

**Character 14.** *Zygomatic-orbital bridge of maxilla*: (0) long anteroposteriorly (vertical thickness  $< 0.40 \times$  minimum length); (1) shortened (thickness greater than or equal to  $0.40 \times$  length); (2) 'shortened and transformed into a transverse vertical wall', ORDERED

**Character 16.** *Palate*: (0) thin or incomplete at level of penultimate cheek tooth; (1)  $> 1$  cm thick at level of penultimate tooth, BINARY

**Character 20.** *Infraorbital canal*: (0) not obstructed; (1) partly obstructed by a transverse bony ridge', BINARY

**Character 22.** *Zygomatic-orbital bridge of maxilla*: (0) anterior edge thin and sharp, posterior edge thick and more or less rounded; (1) both edges thin and sharp; (2) both edges thick and rounded, STEPMATRIX

**Character 23.** *Anterior palate* (=palatal gutter; fwd of IO foramen): (0) very narrow relative to posterior palate including teeth and (especially) to rostral masticating surface; (1) almost as wide as posterior palatal and rostral masticating surface, BINARY

**Character 31.** *Nasals*: (0) meet in midline; (1) separated in midline by frontals and/or an incisure or separated and fused with frontals', BINARY

**Character 36.** *Supraorbital process of frontal*: (0) well developed, dorsoventrally thin overall ( $< 2$  cm thick) with prominent, dorsoventrally flattened posterolateral corner; (1) dorsoventrally thickened (more than 2 cm thick), with posterolateral corner only moderately or weakly



developed; (2) reduced, rounded, lacking posterolateral corner; (3) dorsoventrally thickened (more than 2 cm thick), with dorsal surface inclined strongly ventrolaterad and with posterolateral corner strongly developed and more or less recurved. UNORDERED

**Character 37.** *Nasal incisure at posterior end of mesorostral fossa:* (0) absent (e.g., if frontal margin is unincised, or posterior margin of fossa is formed by nasals in midline rather than frontals) or small (extensions of posterolateral borders of supraorbital processes intersect at or posterior to posterior end of fossa); (1) deep and narrow (extensions of posterolateral borders of supraorbital processes intersect anterior to posterior end of fossa; anterior breadth of incisure between bases of supraorbital processes less than depth measured from anterior tips of nasals or ethmoids); (2) comparably deep but breadth greater than depth, sometimes with the anterior frontal margin displaying a median convexity. UNORDERED

**Character 38.** *Frontal, lamina orbitalis:* (0) thin or absent; (1)  $\geq 1$  cm thick.

**Character 42.** *Frontal roof:* (0) convex, more or less flat, or moderately concave between temporal crest (if present), (1) deeply concave or depressed overall (with or without a small median convexity) between temporal crests, but not sloping ventrad anteriorly, (2) deeply concave or depressed, and sloping steadily ventrad to anterior margin', ORDERED

**Character 44.** *Supraorbital process of frontal:* (0) not divided, (1) divided by one or more distinct, deep dorsoventral grooves indenting its lateral margin, BINARY

**Character 45.** *Frontal roof:* (0) bear no knoblike bosses, (1) bears bilateral pair of knoblike bosses, more or less cylindrical in shape and directed anterad; or at least a distinct longitudinal ridge or swelling medial and parallel to, and distinct from, each temporal crest', BINARY

**Character 51.** *Sagittal crest:* (0) present; (1) absent, BINARY

**Character 64.** *Supraoccipital:* (0) wider in dorsal half than at ventral extremities of lateral borders, (1) wider ventrally than dorsally or equally wide throughout, BINARY

**Character 66.** *Exoccipitals:* (0) meet in a suture dorsal to foramen magnum, (1) do not meet in a suture', BINARY

**Character 70.** *Exoccipital, dorsolateral border:* (0) thin and sharp ( $< 0.5$  cm thick); (1) thicker, rounded, and more or less smooth (ca. 0.5-1.5 cm thick); (2) thickened with smoothly rounded posterior edge and (in adults) a flat lateral surface ca. 1-2.5 cm wide (which may overhang a deep supracondylar fossa if one is present), but not otherwise forming a posteriorly-overhanging flange; (3)  $<$  ca. 2.5 cm wide, but with sharp, overhanging flange; (4) overhanging the posterior face of exoccipital as a thick, rugose flange ca. 2.5-3.5 cm wide in adults; (5) greatly thickened, forming broad, rugose, overhanging flange  $> 3.5$  cm wide. UNORDERED

**Character 72.** *Hypoglossal foramen:* (0) surrounded by bone, (1) open (forming a notch), or absent', BINARY

**Character 73.** *Posttympanic process of squamosal:* (0) distinctly projects anteroventrally (supporting a facet for insertion of sternomastoid m.) from the ventral squamosal border that intersects the paroccipital processes, (1) less salient, ends nearly in line with the ventral squamosal border, (2) elongated directly downwards', UNORDERED

**Character 74.** *Squamosal, sigmoid ridge* (extending from top or midsection of mastoid foramen to posttympanic process and well separated from posterior border of bone): (0) absent (no ridge on surface of squamosal extends above bottom of mastoid foramen), (1) present but not prominent, especially in posterior view; (2) present and prominent; (3) weak or absent, despite overall shape of squamosal as in states (1) and (2) (cf. Domning, 1978: figure 7C, D), UNORDERED

**Character 76.** *Cranial portion of squamosal:* (0) does not extend to temporal crest, (1) extends to temporal crest', BINARY

**Character 77.** *Processus retroversus of squamosal:* (0) absent; (1) present, moderately inflected; (2) present, not inflected (cf. Domning, 1978: figure 7); (3) present, strongly inflected. STEPMATRIX based on Daryl's description

**Character 81.** *Outline of zygomatic process of squamosal:* (0) gradually tapered and pointed anteriorly, with triangular anterior cross-section; (1) regularly or irregularly rounded anteriorly, with non-triangular, sometimes inflated cross-section. BINARY

**Character 82.** *External auditory meatus of squamosal:* (0) narrow and slitlike (anteroposterior breadth less than dorsoventral); (1) about as wide (anterodorsal-posteroventral) as high (posterodorsal-anteroventral); (2) very broad and shallow, wider anteroposteriorly than high. UNORDERED

**Character 84.** *Zygomatic process of squamosal:* (0) medial side not swollen, appears relatively flat or concave and inclined inward dorsally; (1) medial side markedly swollen, inclined inward ventrally or forming a vertical wall. BINARY.

**Character 85.** *Ventral extremity of jugal:* (0) lies posterior to orbit; (1) lies approximately under posterior edge of orbit, but forward of jugal's postorbital process; (2) lies ventral to orbit. ORDERED.

**Character 87.** *Preorbital process of jugal:* (0) does not contact premaxilla; (1) contacts premaxilla. BINARY

**Character 88.** *Preorbital process of jugal:* (0) relatively flat and thin (posteromedial-anterolateral breadth of portion lateral to maxillojugal suture > anteromedial-posterolateral thickness); (1) thick and robust (breadth ? thickness). BINARY

**Character 89.** *Zygomatic process of jugal:* (0) as long as or longer than diameter of orbit; (1) shorter than diameter of orbit. BINARY

**Character 90.** *Ventral rim of orbit:* (0) does not distinctively overhang lateral surface of jugal, where such a surface is present below the orbit; (1) does distinctively overhang. BINARY

**Character 91.** *Lacrima*: (0) with foramen (nasolacrimal canal); (1) without foramen, but still large; (2) vestigial or absent. ORDERED.

**Character 93.** *Lacrima*: (0) does not contact premaxilla; (1) contacts lateral surface of nasal process of premaxilla; (2) inserted between frontal and posterior end of nasal process of premaxilla. UNORDERED

**Character 97.** *Posterior border of palatine*: (0) not incised, merely shallowly concave; (1) incised or deeply indented; (2) very deeply incised, to as far forward as level of M1. ORDERED

**Character 99.** *Anterior border of palatine*: (0) extend to or anteriorly beyond the posterior edge of the zygomatic-orbital bridge; (1) does not extend so far forward, BINARY

**Character 101.** *Alisphenoid canal*: (0) present; (1) absent. BINARY

**Character 102.** *Pterygoid fossa*: (0) absent; (1) present, extending above level of roof of internal nares; (2) reduced, confined to below roof of internal nares. UNORDERED

**Character 103.** *Foramen ovale*: (0) enclosed by bone; (1) opened to form a notch or incisure. BINARY

**Character 105.** *Sphenopalatine region*: (0) long with pterygoid processes not enlarged; (1) short, with pterygoid process enlarged, thickened and downwardly projecting. BINARY.

**Character 115.** *Periotic*: (0) fused to alisphenoid; (1) not fused with any other skull bone, set in close fitting socket in squamosal, but contacting alisphenoid; (2) not in contact with alisphenoid. ORDERED

**Character 118.** *Mastoid portion of periotic*: (0) not exposed on outside of skull; (1) exposed only via fenestra in dorsal occiput. BINARY

**Character 121.** *Mandibular symphysis*: (0) dorsoventrally compressed, with transverse incisor rows; (1) laterally compressed, long, with parallel incisor rows and a narrow masticating surface scarcely wider than the two rows of (functional or nonfunctional) tooth alveoli it bears; (2) wider, with rows of alveoli separated by a concavity broader than one alveolus; (3) broad, more or less rectangular, without functional alveoli; (4) broad, with exception of abruptly narrowed anterior part. UNORDERED

**Character 122.** *Ventral border of horizontal mandibular ramus*: (0) straight or only slightly concave; (1) moderately concave, sharply downturned anteriorly; (2) moderately and evenly concave; (3) strongly concave. STEPMATRIX

**Character 123.** *Accesory mental foramina*: (0) present, in addition to and usually posterior to the large principal foramen; (1) absent. BINARY

**Character 125.** *Posterior border of mandible*: (0) descends ventrally or posteroventrally from condyle without marked interruption or abrupt change in direction; (1) bears a steplike

process (processus angularis superior) below condyle; (2) has no distinct processus angularis superior but does have broadly convex outline beginning well below condyle', ORDERED

**Character 126.** *Anterior border of coronoid process:* (0) approximately vertical; (1) extends slightly anterior to base of process; (2) extends very far anterior to base. ORDERED

**Character 127.** *Mandibular dental capsule:* (0) completely enclosed by bone of mandible; (1) exposed posteroventrally; (2) absent. ORDERED

**Character 128.** *Horizontal ramus of mandible:* (0) slender (minimum dorsoventral height < 0.25 x length of mandible); (1) broad dorsoventrally (height > 0.25 x length of mandible). BINARY

**Character 129.** *Ventral border of horizontal ramus of mandible:* (0) tangent to angle; (1) not tangent to angle. BINARY

**Character 137.** *First upper incisor:* (0) enamel crown distinct from root; (1) enamel extends entire length of tusk. BINARY

**Character 139.** *First upper incisor:* (0) present; (1) vestigial or absent. BINARY

**Character 140.** *Depth of I1 alveolus:* (0) much less than half of the premaxillary symphysis; (1) about half the length of the symphysis; (2) much greater than half the length of the symphysis. UNORDERED

**Character 141.** *Cross section of I1 crown:* (0) suboval or subelliptical; (1) lens-shaped, with sharp anterior and posterior edges; (2) lozenge-shaped; (3) broad and extremely flattened mediolaterally. UNORDERED

**Character 142.** *First upper incisor:* (0) with enamel on all sides, forming complete enamel crown; (1) with enamel mainly on medial side. BINARY

**Character 143.** *Second and third upper incisors, first through third lower incisors:* (0) present, at least in part; (1) all absent. BINARY

**Character 144.** *Canines:* (0) double-rooted; (1) single-rooted; (2) absent. ORDERED

**Character 145.** *Premolars 1-4:* (0) all present; (1) some absent (anterior ones); (2) all absent (no permanent premolars). ORDERED

**Character 146.** *Permanent premolar 5:* (0) present; (1) absent. BINARY

**Character 150.** *Supernumerary molars:* (0) absent; (1) present and replenished indefinitely by horizontal replacement. BINARY

**Character 155.** *Postcanine dental formula:* (0) P4, M3; (1) P5, M3, or inferred to be secondarily reduced by loss of premolars. BINARY

**Character 157.** *Permanent premolars:* (0) some double- or triple-rooted; (1) all single-rooted; (2) all absent. ORDERED

**Character 200.** *Cervical vertebrae*: (0) Seven in number; (1) six in number. BINARY

**Character 204.** *Lumbar vertebrae*: (0) Four in number; (1) three in number; (2) fewer than three. ORDERED

**Character 205.** *Sacrum*: (0) includes more than one vertebra, all fused in the adult; (1) includes more than one vertebra, not fused in the adult; (2) includes only one vertebra; (3) no vertebra is identifiable as a sacral by having a distinct attachment to the innominate bone. ORDERED

**Character 207.** *Posterior caudal vertebrae*: (0) Taper continuously in breadth posterad; (1) Show transverse narrowing in peduncle region, then broadening (indicative of the presence of flukes) then tapering to tip of tail. BINARY

**Character 213.** *Bicipital groove of humerus*: (0) Large, tubercles well separated; (1) Small, tubercles largely united; (2) Vestigial or absent, tubercles completely united. ORDERED

**Character 215.** *Pubis*: (0) Arclike, symphysis present; (1) Pronglike, symphysis present but very short; (2) Pronglike or indistinct, symphysis absent. ORDERED

**Character 220.** *Tibia*: (0) Present; (1) Absent. BINARY

**Character 221.** *Humerus*: (0) Slender; (1) Robust. BINARY

**Character 222.** *Deltoid process of humerus*: (0) Low blunt rugosity; (1) Prominent, sharply recurved and pointed; (2) Reduced or lost. UNORDERED

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Anexo 4.2. Matriz de datos empleada en el análisis filogenético 1.

nstates 16 ;

taxna + 100

taxname[!]

TAXONOMY=;

xread 'Dataset of Berenguer et al. 2018 including updated scores for Sobrarbesiren cardieli.

Also removed a typo in which characters 16, 44 and 87 where scored as 15, 43 and 86'

223 50

&[num]

Anomotherium\_langewieschei\_\_\_\_@sirenia

AAA?AA?A?A??A??A?AAA?A??AAAAAAA0AAAA001AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAAAA  
0A0AAA1A022A10AAA?2A??A?????A?AAA?A?A111A1AAAAAAAAAA1AA1AA311A2?100AAAAA  
AA?A?????1211AAA0AAAA1A1AAA?AA  
A?2A?AAAAA?A?AAAA???

Ashokia\_antiqua\_\_\_\_@sirenia

AAA?AA0A1A?1A00A?AAA0A01AAAAAAAA0AAAA00?AAA0A0?AAAAA1AAAAAAAAAAAA  
A0A0AAA0A012A00AAA01A00A0?0?1A?AAA?A?A0?1A1AAAAAAAAAA?AA1AA??A?????AAAAA  
AA?A??????0?AAA?AAAA?A?AAA?AAA  
??A?AAAAA?A?AAAA???

Bharatisiren\_indica\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A10A10A0AAA?A00AAAAAAAA1AAA310AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAAAA  
A0A0AAA0A?02A11AAA01A02A010?1A?AAA2A0A121A1AAAAAAAAAA1AA1AA?3?A11111AAAA  
AAA?A020?1221AAA0AAAA1A?AAA?A  
AA??A?AAAAA?A?AAAA???

Bharatisiren\_kachchensis\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA1A1A10A10A0AAA1A00AAAAAAAA1AAA310AAA2A10AAAAA1AAAAAAAAAAAA  
A1A0AAA0A002A11AAA01A02A01011A1AAA2A0A111A1AAAAAAAAAA1AA1AA??A?????AAAA  
AAA?A022?1221AAA0AAAA1A?AAA?A  
AA??A?AAAAA?A?AAAA???

Caribosiren\_turneri\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A10A10A0AAA?A00AAAAAAAA1AAA100AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAAAA  
A?A?AAA?A?02A11AAA01A0?A0?0?1A1AAA1A0A111A1AAAAAAAAAA1AA1AA??A?????AAAA  
AA?A?0??1221AAA0AAAA1A?AAA?AA  
A??A?AAAAA?A?AAAA???

Corystosiren\_varguezi\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA?A1A1?A??A?AAA?A??AAAAAA?AAAA32?AAA2A01AAAAA1AAAAAAAAAAAA  
?A0AAA1A?02A01AAA0?A02A?10?1A1AAA?A?A??A1AAAAAAAAAA?AA1AA??A?????AAAAA

ANEXO 4

A1A023112?1AAA0AAAA1A?AAA?AAA  
??A?AAAAA?A?AAAA???

Crenatosiren\_olseni\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A10A10A0AAA0A00AAAAAA1AAAA310AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A0A0AAA1A002A11AAA01A01A00011A1AAA?A0A111A1AAAAAAAAAA1AA1AA431A21111AAAA  
AAA0A01001221AAA0AAAA1A?AAA0A  
AA12A?AAAAA0A?AAAA101

Dioplotherium\_allisoni\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA2A1A10A10A1AAA1A00AAAAAA1AAAA31?AAA2A11AAAAA1AAAAAAAAAA  
A0A0AAA2A0?2A01AAA01A02A01111A1AAA1A0A121A1AAAAAAAAAA1AA1AA430A21111AAAA  
AAA1A02211221AAA0AAAA1A?AAA?A  
AA??A?AAAAA0A?AAAA???

Dioplotherium\_manigaulti\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA2A1A10A10A0AAA1A00AAAAAA1AAAA310AAA2A01AAAAA1AAAAAAAAAA  
A1A0AAA2A0??A1?AAA??A?2A01111A1AAA2A0A121A1AAAAAAAAAA1AA1AA??A?????AAAAA  
AA1A022?1221AAA0AAAA1A?AAA?AA  
A??A?AAAAA?A?AAAA???

Domningia\_sodhae\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA2A1A10A10A0AAA0A00AAAAAA1AAAA321AAA2A10AAAAA1AAAAAAAAAA  
A0A0AAA1A002A11AAA01A02A11012A1AAA2A0A111A1AAAAAAAAAA2AA1AA431A?1?1?AAAA  
AAA1A02211221AAA0AAAA1A?AAA?A  
AA??A?AAAAA?A?AAAA???

Dugong\_dugon\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A10A21A1AAA0A00AAAAAA1AAAA320AAA2A11AAAAA1AAAAAAAAAA  
A1A1AAA1A002A13AAA01A02A11011A1AAA1A1A111A1AAAAAAAAAA1AA1AA431A21111AAAA  
AAA1A02011221AAA0AAAA1A?AAA0A  
AA12A1AAAAA0A2AAAA111

Dusisiren\_jordani\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A11A10A0AAA0A10AAAAAA1AAAA100AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A1A1AAA4A002A12AAA01A02A10002A0AAA1A0A111A1AAAAAAAAAA1AA1AA321A21101AAAA  
AAA?A10??1221AAA0AAAA1A?AAA0A  
AA12A?AAAAA0A2AAAA111

ECOCHM\_2491\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA2A1A10A?0A0AAA0A00AAAAAA1AAAA020AAA2A10AAAAA1AAAAAAAAAA  
A0A1AAA1A002A11AAA01A12A01111A?AAA?A0A121A1AAAAAAAAAA1AA1AA??A?????AAAA  
AAA1A022112?1AAA0AAAA1A?AAA?A  
AA??A?AAAAA?A?AAAA???

Elephantidae\_\_\_\_@proboscidea

AAA0AA0A0A01A21A0AAA0A00AAAAAA0AAAA00?AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A0A0AAA?A100A00AAA0?A00A00001A0AAA0A1A000A0AAAAAA0AA0AA?00A00010AAAA



ANÁLISIS FILOGENÉTICO

AAA?A1??0221AAA0AAAA0A2AAA0A  
AA?0A?AAAA?A0AAAA010

Eotheroides\_aegyptiacum\_\_\_\_@sirenia

AAA?AA0A1A10A00A0AAAA0A?AAAAAA0AAAA000AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A0A0AAA1A002A11AAA?0A0?A0??0A0AAA0A?A111A1AAAAAAAAA1AA1AA?11A??0?AAAA  
AAA?A??0101AAA0AAAA1A1AAA?A  
AA??A?AAAA?A?AAAA???

Kaupitherium\_gruelli\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A10A10A0AAA0A00AAAAAA0AAAA000AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A0A0AAA1A002A11AAA01A01A000?0A1AAA1A0A111A1AAAAAAAAA1AA1AA410A21101AAAA  
AAA0A01001211AAA0AAAA1A1AAA0A  
AA12A?AAAA0A2AAAA111

Halitherium\_taulannense\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A10A10A0AAA0A00AAAAAA0AAAA000AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A0A0AAA1A002A11AAA01A00A000?0A1AAA1A0A111A1AAAAAAAAA1AA1AA110A21100AAAA  
AAA0A01000101AAA0AAAA1A1AAA?A  
AA??A1AAAA0A2AAAA1??

Hydrodamalis\_cuestae\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A11A11A0AAA0A20AAAAAA1AAAA100AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A1A1AAA4A003A12AAA01A02A10002A1AAA1A1A111A1AAAAAAAAA1AA1AA321A21101AAAA  
AAA?A10??1221AAA0AAAA1A?AAA0A  
AA?2A?AAAA0A2AAAA1??

Hydrodamalis\_gigas\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A11A11A0AAA0A20AAAAAA1AAAA200AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A1A1AAA5A003A10AAA01A02A10002A0AAA1A1A111A1AAAAAAAAA1AA1AA321A20201AAAA  
AAA?A10??1221AAA0AAAA1A?AAA0A  
AA12A1AAAA0A2AAAA111

Kutchisiren\_cylindrica\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA1A1A10A10A0AAA0A00AAAAAA1AAAA310AAA1A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A1A0AAA?A??2A11AAA?1A12A01?11A0AAA2A0A121A1AAAAAAAAA1AA?AA130A21111AAAA  
AAA1A02211221AAA0AAAA1A?AAA?A  
AA??A?AAAA?A?AAAA???

Metaxytherium\_arctodites\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A11A10A0AAA0A00AAAAAA1AAAA100AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A1A1AAA2A002A11AAA01A02A10001A0AAA1A0A111A1AAAAAAAAA1AA1AA431A21111AAAA  
AAA0A00001221AAA0AAAA1A?AAA0A  
AA12A1AAAA0A2AAAA111

Metaxytherium\_crataegense\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A11A10A0AAA0A00AAAAAA1AAAA100AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A1A1AAA2A002A11AAA01A02A00001A1AAA1A0A111A1AAAAAAAAA1AA1AA431A21111AAAA

ANEXO 4

AAA0A00001221AAA0AAAA1A?AAA0A  
AA12A?AAAA0A2AAAA111

Metaxytherium\_floridanum\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A11A1A0AAA0A00AAAAA1AAAA100AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAA  
A1A1AAA2A002A11AAA01A02A00001A1AAA1A0A111A1AAAAAAAAA1AA1AA431A21111AAAA  
AAA0A00001221AAA0AAAA1A?AAA0A  
AA12A1AAAA0A2AAAA111

Metaxytherium\_krahuletzii

AAA2AA0A1A11A1A0AAA0A00AAAAA?AAAA100AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAA  
A1A1AAA2A002A11AAA01A01A?000?A1AAA?A?A111A1AAAAAAAAA1AA1AA431A21111AAAA  
AAA0A00??1221AAA0AAAA1A?AAA0A  
AA12A?AAAA0A2AAAA111

Metaxytherium\_medium\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A11A1A0AAA0A00AAAAA1AAAA100AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAA  
A1A1AAA2A002A11AAA01A02A00001A1AAA1A0A111A1AAAAAAAAA1AA1AA431A21111AAAA  
AAA0A00001221AAA0AAAA1A?AAA0A  
AA12A?AAAA0A2AAAA1??

Metaxytherium\_serresii\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A11A1A0AAA0A00AAAAA1AAAA100AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAA  
A1A1AAA2A002A11AAA01A02A00001A1AAA1A1A111A1AAAAAAAAA1AA1AA431A21111AAAA  
AAA0A01001221AAA0AAAA1A?AAA0A  
AA12A?AAAA0A2AAAA111

Miosiren\_kockii\_\_\_\_@sirenia

AAA1AA0A1A10A10A1AAA0A?1AAAAAA0AAAA101AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAA  
A1A0AAA1A022A10AAA02A02A00001A0AAA1A0A111A1AAAAAAAAA1AA1AA??A????AAAA  
AAA0A02001221AAA0AAAA1A1AAA0A  
AA?2A?AAAAA?A2AAAA???

Nanosiren\_garciae\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA?A1A10A?1A0AAA0A0?AAAAAA1AAAA?10AAA1A?1AAAAA1AAAAAAAAA  
A1A1AAA1A102A13AAA01A01A?001?A?AAA?A0A121A1AAAAAAAAA2AA1AA?31A2?11?AAAA  
AAA?A00??1221AAA0AAAA1A?AAA?A  
AA??A?AAAAA0A?AAAA?01

Nanosiren\_sanchezi\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A10A?1A0AAA0A00AAAAA1AAAA?10AAA1A?1AAAAA1AAAAAAAAA  
A1A1AAA1A102A13AAA01A01A?001?A?AAA?A0A??A1AAAAAAAAA2AA1AA??A????AAAA  
AA0A00001221AAA0AAAA1A?AAA?AA  
A??A?AAAAA?A?AAAA???

Pezosiren\_portelli\_\_\_\_@sirenia

AAA1AA0A1A11A?0A?AAA?A??AAAAAA0AAAA00?AAA0A00AAAA0AAAAAAAAA  
0A0AAA0A000A00AAA01A0?A????A?AAA?A0A0?0A0AAAAAAAAA1AA1AA110A10000AAAAA

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

AA0A01000100AAA0AAAA1A0AAA0AA  
A01A0AAAA0A0AAAA011

Phosphatherium\_escuillei\_\_\_\_@proboscidea

AAA0AA0A0A01A00A?AAA0A?1AAAAAAAA0AAAA00?AAA0A00AAAA0AAAAAAAAA  
A?A0AAAA0A0??A00AAA?0A?0A0000?A0AAA0A0A000A0AAAAAAAAA0AA0AA?00A00?00AAAA  
AAA0A0000001AAA0AAAA0A0AAA?A  
AA??A?AAAAA?A?AAAA???

Prorastomus\_sirenoides\_\_\_\_@sirenia

AAA1AA0A1A11A00A0AAA0A?0AAAAAAAA0AAAA000AAA0A00AAAAA?AAAAAAAAA  
A0A0AAA0A001A00AAA00A0A000?0A0AAA0A0A000A0AAAAAAAAA0AA1AA100A00000AAAA  
AAA?A0?0?0000AAA0AAAA1A0AAA?A  
AA??A?AAAAA?A?AAAA???

Protosiren\_fraasi\_\_\_\_@sirenia

AAA1AA0A1A10A00A0AAA0A?1AAAAAAAA0AAAA000AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAA  
A0A0AAA0A011A00AAA10A00A000??A0AAA0A0A001A1AAAAAAAAA1AA1AA210A??100AAAA  
AAA0A00000100AAA0AAAA1A1AAA?A  
AA??A?AAAAA?A?AAAA???

Protosiren\_smithae\_\_\_\_@sirenia

AAA1AA0A1A10A00A0AAA?A01AAAAAAAA1AAAA000AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAA  
A0A1AAA1A011A00AAA10A00A000??A0AAA0A0A001A1AAAAAAAAA?AA1AA210A11101AAAA  
AAA?A020?0100AAA0AAAA1A1AAA0A  
AA02A?AAAA0A0AAAA000

Rytiodus\_capgrandi\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA2A1A??A?0A?AAA?A??AAAAAA1AAAA31?AAA2A00AAAAA1AAAAAAAAA  
?A0AAA1A?02A?1AAA0?A02A0?0??A1AAA?A?A?1?A1AAAAAAAAA1AA1AA??A???A?AAAA  
A1A0231??1AAA0AAAA1A?AAA?AAA  
??A?AAAAA?A?AAAA???

Rytiodus\_heali\_\_\_\_@sirenia

AAA2AA2A1A10A20A0AAA0A00AAAAAA1AAAA310AAA2A00AAAAA1AAAAAAAAA  
A0A1AAA1A00?A01AAA0?A02A01011A1AAA2A0A111A1AAAAAAAAA1AA1AA?31A??11?AAAA  
AAA1A02311221AAA0AAAA1A?AAA?A  
AA??A?AAAAA?A?AAAA???

Trichechus\_inunguis\_\_\_\_@sirenia

AAA1AA0A1A11A10A1AAA0A01AAAAAAAA1AAAA000AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAA  
A0A0AAA3A112A10AAA12A00A000?3A0AAA1A1A111A1AAAAAAAAA2AA1AA320A22100AAAA  
AAA?A10??1221AAA1AAAA1A?AAA1A  
AA23A0AAAAA1A2AAAA112

Trichechus\_manatus\_\_\_\_@sirenia

AAA1AA0A1A11A10A1AAA0A01AAAAAAAA1AAAA000AAA1A00AAAAA1AAAAAAAAA  
A0A0AAA1A112A10AAA12A10A000?3A0AAA1A1A111A1AAAAAAAAA2AA1AA320A22101AAAA

ANEXO 4

AAA?A10??1221AAA1AAAA1A?AAA1A  
AA23A0AAAAA2A2AAAA112

Trichechus\_senegalensis\_\_\_@sirenia

AAA1AA0A1A11A10A1AAA0A01AAAAAA1AAAA000AAA1A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A0A0AAA1A012A10AAA12A10A000?3A0AAA1A1A111A1AAAAAAAAAA2AA1AA320A22101AAAA  
AAA?A10??1221AAA1AAAA1A?AAA1A  
AA23A0AAAAA2A2AAAA112

Metaxytherium\_albifontanum\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A10A10A0AAA0A00AAAAAA1AAAA100AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A1A1AAA2A002A11AAA01A01A00001A1AAA1A0A111A1AAAAAAAAAA?AA1AA431A2?111AAAA  
AAA0A00001221AAA0AAAA1A?AAA0A  
AA12A1AAAAA0A2AAAA111

Priscosiren\_atlantica

AAA2AA0A1A10A10A0AAA0A00AAAAAA1AAAA000AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A0A0AAA0A002A11AAA01A02A00001A1AAA1A0A111A1AAAAAAAAAA1AA1AA431A21101AAAA  
AAA?A000?1221AAA0AAAA1A?AAA?  
AA12A?AAAAA?A?AAAA???

Xenosiren\_yucateca

AAA?AA2A1A?0A?2A1AAA1A0?AAAAAA1AAAA310AAA2A01AAAA?AAAAAAAAAA  
A?A?AAA?A??A?1AAA0?A01A?111?A?AAA?A0A??A?AAAAAAAAAA?AA?AA??A??A??A??A?  
AA1A02?1??1AAA0AAAA1A?AAA?AA  
A??A?AAAAA?A?AAAA???

Sobrarbesiren\_\_\_@sirenia

AAA2AA0A1A11A00A0AAA0A00AAAAAA0AAAA000AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A0A0AAA1A?02A11AAA00A0[01]A000?0A0AAA[01]A0A011A1AAAAAAAAAA1AA?AA??A??A??  
AAAAAAAA0A00100100AAA0AAAA1A1AAA  
AA0AAA?1A?AAAAA0A0AAAA01[01]

Eotheroides\_lambondrano\_\_\_@sirenia

AAA1AA1A1A1?A11A?AAA0A00AAAAAA0AAAA00?AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A0A?AAA?A??A?1AAA0?A01A0?101A1AAA?A0A??A1AAAAAAAAAA?AA?AA??A??A??A??A?  
AA?A0?A?  
??A?AAAAA?A?AAAA???

Eotheroides\_sandersi

AAA1AA[01]A1A1?A11A?AAA?A?0AAAAAA0AAAA?0?AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
AA0A0AAA1A001A11AAA0?A00A0?101A1AAA0A0A1??A1AAAAAAAAAA2AA?AA110A??A??A??A?  
AAAA?A0??A?  
AAA02A?AAAAA0A1AAAA?1[01]

Eotheroides\_clavigerum\_\_\_@sirenia

AAA1AA[01]A1A??A11A?AAA?A?0AAAAAA0AAAA00?AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
AA0A0AAA?A0??A11AAA0?A00A0??01A?AAA?A0A1??A1AAAAAAAAAA?AA?AA110A21?00AAA

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

AAAAOAO00?0101AAA0AAAA1A1AAA0  
AAA?2A?AAAAO2AAAA?1[01]

Prototherium\_veronense\_\_\_\_@sirenia

AAA1AA0A1A11A10A0AAA?A10AAAAAAAA0AAAA000AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A1A0AAA[01]A??A11AAA01A00A0001?A0AAA1A?A1[12]1A1AAAAAAAAAA?AA?AA?20A10100  
AAAAAAAA0A00100101AAA0AAAA1A1AAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAA  
AA?AAA??A?AAAAO0A?AAAA?0?

Prototherium\_intermedium\_\_\_\_@sirenia

AAA?AA0A1A10A?0A0AAA?A10AAAAAAAA0AAAA000AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A0A0AAA[01]A??A11AAA0?A00A0000?A?AAA?A0A11?A?AAAAAAAAAA?AA?AA?10A21100AA  
AAAAOAO1??010?AAA0AAAA1A1AAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAA  
?AAA??A?AAAAO0A?AAAA?0?

Prototherium\_auzetanum

AAA1AA0A1A10A??A0AAA?A00AAAAAA0AAAA00?AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A1A0AAA1A?0?A11AAA0?A00A?0000A?AAA0A0A11A1AAAAAAAAAA?AA?AA??A?????AAAA  
AA?A?????101AAA0AAAA0A1AAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAA?AA  
A??A?AAAAA?A?AAAA???

Libysiren\_sickenbergi\_\_\_\_@sirenia

AAA1AA0A1A10A10A0AAA0A?1AAAAAAAA0AAAA00?AAA0A00AAAAA1AAAAAAAAAA  
A0A0AAA1A012A01AAA10A00A000?1A2AAA?A?A00?A1AAAAAAAAAA?AA1AA210A?1100AAAA  
AAA?A00??0100AAA0AAAA1A1AAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAA?A  
AA??A?AAAAA?A?AAAA???

;

Ccode

- ]/1 0    -]/1 1    -]/1 2    +[/1 3    -]/1 4
- ]/1 5    -[/1 6    -]/1 7    -[/1 8    -]/1 9
- [/1 10   -]/1 11   -]/1 12   +[/1 13   +[/1 14
- ]/1 15   -[/1 16   -]/1 17   -]/1 18   -]/1 19
- [/1 20   -]/1 21   ([/1 22   -[/1 23   -]/1 24
- ]/1 25   -]/1 26   -]/1 27   -]/1 28   -]/1 29
- ]/1 30   -[/1 31   -]/1 32   -]/1 33   -]/1 34
- ]/1 35   -[/1 36   -]/1 37   -[/1 38   -]/1 39

ANEXO 4

-]/1 40 -]/1 41 +[/1 42 -]/1 43 -[/1 44  
 -[/1 45 -]/1 46 -]/1 47 -]/1 48 -]/1 49  
 -]/1 50 -[/1 51 -]/1 52 -]/1 53 -]/1 54  
 -]/1 55 -]/1 56 -]/1 57 -]/1 58 -]/1 59  
 -]/1 60 -]/1 61 -]/1 62 -]/1 63 -[/1 64  
 -]/1 65 -[/1 66 -]/1 67 -]/1 68 -]/1 69  
 -[/1 70 -]/1 71 -[/1 72 -[/1 73 -[/1 74  
 -]/1 75 -[/1 76 ([/1 77 -]/1 78 -]/1 79  
 -]/1 80 -[/1 81 -[/1 82 -]/1 83 -[/1 84  
 +[/1 85 -]/1 86 -[/1 87 -[/1 88 -[/1 89  
 -[/1 90 +[/1 91 -]/1 92 -[/1 93 -]/1 94  
 -]/1 95 -]/1 96 +[/1 97 -]/1 98 -[/1 99  
 -]/1 100 -[/1 101 -[/1 102 -[/1 103 -]/1 104  
 -[/1 105 -]/1 106 -]/1 107 -]/1 108 -]/1 109  
 -]/1 110 -]/1 111 -]/1 112 -]/1 113 -]/1 114  
 +[/1 115 -]/1 116 -]/1 117 -[/1 118 -]/1 119  
 -]/1 120 -[/1 121 ([/1 122 -[/1 123 -]/1 124  
 +[/1 125 +[/1 126 +[/1 127 -[/1 128 -[/1 129  
 -]/1 130 -]/1 131 -]/1 132 -]/1 133 -]/1 134  
 -]/1 135 -]/1 136 -[/1 137 -]/1 138 -[/1 139  
 -[/1 140 -[/1 141 -[/1 142 -[/1 143 +[/1 144  
 +[/1 145 -[/1 146 -]/1 147 -]/1 148 -]/1 149  
 -[/1 150 -]/1 151 -]/1 152 -]/1 153 -]/1 154  
 +[/1 155 -]/1 156 +[/1 157 -]/1 158 -]/1 159  
 -]/1 160 -]/1 161 -]/1 162 -]/1 163 -]/1 164  
 -]/1 165 -]/1 166 -]/1 167 -]/1 168 -]/1 169  
 -]/1 170 -]/1 171 -]/1 172 -]/1 173 -]/1 174

*ANÁLISIS FILOGENÉTICO*

-]/1 175 -]/1 176 -]/1 177 -]/1 178 -]/1 179  
-]/1 180 -]/1 181 -]/1 182 -]/1 183 -]/1 184  
-]/1 185 -]/1 186 -]/1 187 -]/1 188 -]/1 189  
-]/1 190 -]/1 191 -]/1 192 -]/1 193 -]/1 194  
-]/1 195 -]/1 196 -]/1 197 -]/1 198 -]/1 199  
-]/1 200 -]/1 201 -]/1 202 -]/1 203 +]/1 204  
+]/1 205 -]/1 206 -]/1 207 -]/1 208 -]/1 209  
-]/1 210 -]/1 211 -]/1 212 +]/1 213 -]/1 214  
+]/1 215 -]/1 216 -]/1 217 -]/1 218 -]/1 219  
-]/1 220 -]/1 221 -]/1 222 ;

cost 22 = 0>1 1 0>2 1 1>0 1 1>2 2 2>0 1 2>1 2;

cost 77 = 0>1 1 0>2 2 0>3 2 1>0 1 1>2 1 1>3 1 2>0 2 2>1 1 2>3 2 3>0 2 3>1 1 3>2 2;

cost 122 = 0>1 2 0>2 1 0>3 2 1>0 2 1>2 1 1>3 2 2>0 1 2>1 1 2>3 1 3>0 2 3>1 2 3>2 1;

cnames

{3 Rostrum;

{6 Nasal\_processes\_of\_premaxillae;

{8 External\_nares;

{10 Premaxillary\_symphysis;

{11 Level\_of\_zygomatic-orbital\_bridge\_of\_maxilla;

{13 'Infraorbital\_foramen';

{14 Length\_of\_zygomatic-orbital\_bridge\_of\_Maxilla;

{16 Palate;

{20 Infraorbital\_canal;

{22 Edges\_of\_zygomatic-orbital\_bridge\_of\_maxilla;

{23 Anterior\_palate;

{31 Nasals;

{36 Supraorbital\_process\_of\_frontal;



{37 Nasal\_incisure\_at\_posterior\_end\_of\_mesorostral\_fossa;

{38 Frontal,\_lamina\_orbitalis;

{42 Frontal\_roof\_shape;

{44 Supraorbital\_process\_of\_frontal;

{45 Frontal\_roof\_bosses;

{51 Sagittal\_crest;

{64 Supraoccipital;

{66 Union\_of\_exoccipitals;

{70 Exoccipital,\_dorsolateral\_border;

{72 'Hypoglossal\_foramen';

{73 'Postympanic\_process\_of\_squamosal';

{74 Squamosal,\_sigmoid\_ridge;

{76 Cranial\_portion\_of\_squamosal;

{77 Processus\_retroversus\_of\_squamosal;

{81 'Outline\_of\_zygomatic\_process\_of\_squamosal';

{82 'External\_auditory\_meatus\_of\_squamosal';

{84 'Zygomatic\_process\_of\_squamosal';

{85 'Ventral\_extremity\_of\_jugal';

{87 'Preorbital\_process\_of\_jugal contact with;

{88 'Preorbital\_process\_of\_jugal';

{89 Zygomatic\_process\_of\_jugal;

{90 'Ventral\_rim\_of\_orbit';

{91 Lacrimal\_foramen;

{93 Lacrimal-premaxilla\_contact;

{97 Posterior\_border\_of\_palatine;

{99 Anterior\_border\_of\_palatine;

{101 'Alisphenoid\_canal';

{102 'Pterygoid\_fossa';  
{103 'Foramen\_ovale';  
{105 Sphenopalatine\_region;  
{115 Periotic;  
{118 Mastoid\_portion\_of\_periotic;  
{121 Mandibular\_symphysis;  
{122 Ventral\_border\_of\_horizontal\_mandibular\_ramus;  
{123 'Accesory\_mental\_foramina';  
{125 'Posterior\_border\_of\_mandible';  
{126 Anterior\_border\_of\_coronoid\_process;  
{127 Mandibular\_dental\_capsule;  
{128 Horizontal\_ramus\_of\_mandible;  
{129 Ventral\_border\_of\_horizontal\_ramus\_of\_mandible;  
{137 First\_upper\_incisor;  
{139 First\_upper\_incisor;  
{140 Depth\_of\_I1\_alveolus;  
{141 Cross\_section\_of\_I1\_crown;  
{142 First\_upper\_incisor;  
{143 Second\_and\_third\_upper\_incisors,\_first\_through\_third\_lower\_incisors;  
{144 Canines;  
{145 Premolars\_1-4;  
{146 Permanent\_premolar\_5;  
{150 Supernumerary\_molars;  
{155 Postcanine\_dental\_formulaCharacter\_64;  
{157 Permanent\_premolars;  
{200 Cervical\_vertebrae;  
{204 Lumbar\_vertebrae;

ANEXO 4

{205 Sacrum;  
{207 'Posterior\_caudal\_vertebrae';  
{213 Bicipital\_groove\_of\_humerus;  
{215 Pubis;  
{220 Tibia;  
{221 Humerus;  
{222 Deltoid\_process\_of\_humerus;  
;  
;

Ancstates

-0 -1 -2 -3 -4 -5 -6 -7 -8 -9  
-10 -11 -12 -13 -14 -15 -16 -17 -18 -19  
-20 -21 -22 -23 -24 -25 -26 -27 -28 -29  
-30 -31 -32 -33 -34 -35 -36 -37 -38 -39  
-40 -41 -42 -43 -44 -45 -46 -47 -48 -49  
-50 -51 -52 -53 -54 -55 -56 -57 -58 -59  
-60 -61 -62 -63 -64 -65 -66 -67 -68 -69  
-70 -71 -72 -73 -74 -75 -76 -77 -78 -79  
-80 -81 -82 -83 -84 -85 -86 -87 -88 -89  
-90 -91 -92 -93 -94 -95 -96 -97 -98 -99  
-100 -101 -102 -103 -104 -105 -106 -107 -108 -109  
-110 -111 -112 -113 -114 -115 -116 -117 -118 -119  
-120 -121 -122 -123 -124 -125 -126 -127 -128 -129  
-130 -131 -132 -133 -134 -135 -136 -137 -138 -139  
-140 -141 -142 -143 -144 -145 -146 -147 -148 -149  
-150 -151 -152 -153 -154 -155 -156 -157 -158 -159  
-160 -161 -162 -163 -164 -165 -166 -167 -168 -169

*ANÁLISIS FILOGENÉTICO*

-170 -171 -172 -173 -174 -175 -176 -177 -178 -179  
-180 -181 -182 -183 -184 -185 -186 -187 -188 -189  
-190 -191 -192 -193 -194 -195 -196 -197 -198 -199  
-200 -201 -202 -203 -204 -205 -206 -207 -208 -209  
-210 -211 -212 -213 -214 -215 -216 -217 -218 -219  
-220 -221 -222 ;

blocks 0;

Outgroup 13;

Outgroup[ proboscidea;

Hold 50000;

Mult 1000; bb;

proc/;

**Anexo 4.3.** Listado de caracteres de la matriz de Vélez-Juarbe y Woods (2019)

**Character 3.** *Rostrum*: (0) Premaxillae do not form an elongated rostrum; (1) rostrum elongated but small relative to cranium (length of pmx symphysis smaller or equal to  $0.27 \times AB$ ); (2) rostrum enlarged (length of pmx symphysis larger than  $0.27 \times AB$ ); (4)

**Character 6.** *Nasal process of premaxilla*: (0) thin and tapering at posterior end, overlapping frontal and/or nasal; (1) tapering but thickened at posterior end, with long overlap of frontal and/or nasal; (2) Broadened and bulbous at posterior end, having more or less vertical, transverse butt joint surface in contact with frontal and/or nasal.

**Character 7.** *Nasal process of premaxilla*: (0) Long (distance from rear of symphysis to posterior end of premaxilla  $>1/2$  length of symphysis); (1) Very short.

**Character 8.** *External nares*: (0) not retracted; (1) retracted and enlarged, reaching to or beyond the level of the anterior margin of orbit.

**Character 9.** *Premaxilla*: (0) short, does not contact frontal; (1) long, contacts frontal; (2) long, contact with frontal nearly lost, premaxilla abuts mainly against nasal instead.

**Character 10.** *Premaxillary symphysis*: (0) not laterally compressed to form a middorsal ridge; (1) laterally compressed, bearing a middorsal ridge anteriorly with its posterior end upraised to form a boss in lateral view; (2) laterally compressed but without a boss, posterior end being dorsally flattened instead.

**Character 11.** *Zygomatic-orbital bridge of maxilla*: (0) nearly level with palate; (1) elevated above palate, with its ventral surface lying  $>1$  cm above the alveolar margin.

**Character 13.** *Infraorbital foramen*: (0) small (diameter about  $15 \times 10$  mm or less); (1) large (diameters greater than  $15 \times 10$  mm, but less than  $30$  mm); (2) very large (both diameters greater than  $30$  mm).

**Character 14.** *Zygomatic-orbital bridge of maxilla*: (0) long anteroposteriorly (vertical thickness  $< 0.40 \times$  minimum length); (1) shortened (thickness greater than or equal to  $0.40 \times$  length); (2) shortened and transformed into a transverse vertical wall.

**Character 16.** *Palate*: (0) thin or incomplete at level of penultimate cheek tooth; (1)  $> 1$  cm thick at level of penultimate tooth.

**Character 20.** *Infraorbital canal*: (0) not obstructed; (1) partly obstructed by a transverse bony ridge.

**Character 21.** *Paranasal air sinuses*: (0) present (in any facial bones); (1) absent.

**Character 22.** *Zygomatic-orbital bridge of maxilla*: (0) anterior edge thin and sharp, posterior edge thick and more or less rounded; (1) both edges thin and sharp; (2) both edges thick and rounded.

**Character 23.** *Anterior palate* (=palatal gutter; fwd of IO foramen): (0) very narrow relative to posterior palate including teeth and (especially) to rostral masticating surface; (1) almost as wide as posterior palate and rostral masticating surface.

**Character 31.** *Nasals*: (0) meet in midline; (1) separated in midline by frontals and/or an incisure or separated and fused with frontals.

**Character 36.** *Supraorbital process of frontal*: (0) well developed, dorsoventrally thin overall (< 2 cm thick) with prominent, dorsoventrally flattened posterolateral corner; (1) dorsoventrally thickened, with posterolateral corner only moderately or weakly developed; (2) reduced, rounded, lacking posterolateral corner; (3) dorsoventrally thickened (>2cm), with dorsal surface inclined strongly ventrolaterad and with posterolateral corner strongly developed and more or less recurved.

**Character 37.** *Nasal incisure at posterior end of mesorostral fossa*: (0) absent or small (does not extend posterior to supraorbital process); (1) deep and narrow (extends posterior to supraorbital process); (2) comparably deep but broad, with the anterior margin displaying a median convexity.

**Character 42.** *Frontal roof*: (0) convex, more or less flat, or moderately concave between temporal crest (if present); (1) deeply concave or depressed overall (with or without a small median convexity) between temporal crests, but not sloping ventrad anteriorly; (2) deeply concave or depressed, and sloping steadily ventrad to anterior margin.

**Character 44.** *Supraorbital process of frontal*: (0) not divided; (1) divided by one or more distinct, deep dorsoventral grooves indenting its lateral margin.

**Character 45.** *Frontal roof*: (0) bear no knoblike bosses; (1) bears bilateral pair of knoblike bosses, more or less cylindrical in shape and directed anterad; or at least a distinct longitudinal ridge or swelling medial and parallel to, and distinct from, each temporal crest.

**Character 51.** *Sagittal crest*: (0) present; (1) absent.

**Character 64.** *Supraoccipital*: (0) wider in dorsal half than at ventral extremities of lateral borders; (1) wider ventrally than dorsally, or equally wide throughout.

**Character 66.** *Exoccipitals*: (0) meet in a suture dorsal to foramen magnum; (1) do not meet in a suture.

**Character 67.** *Supracondylar fossa of exoccipital*: (0) absent; (1) distinct, but shallow, directly dorsal to condyle; (2) deep and extending across entire width of occipital condyle; (3) reduced and located dorsomedial to condyle, or lost.

**Character 70.** *Dorsolateral border of exoccipital*: (0) thin and sharp (< 0.5 cm thick); (1) Thicker, rounded, and more or less smooth (ca. 0.5-1.5 cm thick); (2) thickened with smoothly rounded posterior edge and (in adults) a flat lateral surface ca. 1-2.5 cm wide (which may overhang a deep supracondylar fossa if one is present), but not otherwise forming a posteriorly-overhanging flange; (3) ca. 2.5 cm wide, but with sharp, overhanging flange; (4)

overhanging the posterior face of exoccipital as a thick, rugose flange ca. 2.5-3.5 cm wide in adults; (5) greatly thickened, forming broad, rugose, overhanging flange >3.5 cm wide.

**Character 72.** *Hypoglossal foramen:* (0) surrounded by bone; (1) open (forming a notch), or absent.

**Character 73.** *Postsympanic process of squamosal:* (0) distinctly projects anteroventrally (supporting a facet for insertion of sternomastoid m.) from the ventral squamosal border that intersects the paroccipital processes; (1) less salient, ends nearly in line with the ventral squamosal border; (2) elongated directly downwards.

**Character 74.** *Sigmoid ridge of squamosal:* (0) absent (no ridge on surface of squamosal extends above bottom of mastoid foramen); (1) present and prominent; (2) weak or absent.

**Character 76.** *Cranial portion of squamosal:* (0) does not extend to temporal crest; (1) extends to temporal crest.

**Character 77.** *Processus retroversus of squamosal:* (0) absent; (1) present, moderately inflected; (2) present, not inflected; (3) present, strongly inflected.

**Character 81.** *Outline of zygomatic process of squamosal:* (0) gradually tapered and pointed anteriorly, with triangular anterior cross-section; (1) regularly or irregularly rounded anteriorly, with non-triangular, sometimes inflated cross-section.

**Character 82.** *External auditory meatus of squamosal:* (0) narrow and slitlike (anteroposterior breadth less than dorsoventral); (1) about as wide (anterodorsal-posteroventral) as high (posterodorsal-anteroventral); (2) very broad and shallow, wider anteroposteriorly than high.

**Character 84.** *Zygomatic process of squamosal:* (0) medial side not swollen, appears relatively flat or concave and inclined inward dorsally; (1) medial side markedly swollen, inclined inward ventrally or forming a vertical wall.

**Character 85.** *Ventral extremity of jugal:* (0) lies posterior to orbit; (1) lies approximately under posterior edge of orbit, but forward of jugal's postorbital process; (2) lies ventral to orbit.

**Character 87.** *Preorbital process of jugal:* (0) does not contact premaxilla; (1) contacts premaxilla.

**Character 88.** *Preorbital process of jugal:* (0) relatively flat and thin (posteromedial-anterolateral breadth of portion lateral to maxillojugal suture > anteromedial-posterolateral thickness); (1) thick and robust (breadth ? thickness).

**Character 89.** *Zygomatic process of jugal:* (0) as long as or longer than diameter of orbit; (1) shorter than diameter of orbit.

**Character 90.** *Ventral rim of orbit:* (0) does not distinctively overhang lateral surface of jugal, where such a surface is present below the orbit; (1) does distinctively overhang.

**Character 91.** *Lacrima:* (0) with foramen (nasolacrimal canal); (1) without foramen, but still large; (2) vestigial or absent.



**Character 93.** *Lacrima*: (0) does not contact premaxilla; (1) contacts lateral surface of nasal process of premaxilla; (2) inserted between frontal and posterior end of nasal process of premaxilla.

**Character 97.** *Posterior border of palatine*: (0) not incised, merely shallow concave; (1) incised or deeply indented; (2) very deeply incised, to as far forward as level of M1.

**Character 99.** *Anterior border of palatine*: (0) extend to or anteriorly beyond the posterior edge of the zygomatic-orbital bridge; (1) does not extend so far forward.

**Character 101.** *Alisphenoid canal*: (0) present; (1) absent.

**Character 102.** *Pterygoid fossa*: (0) absent; (1) present, extending above level of roof of internal nares; (2) reduced, confined to below or above roof of internal nares.

**Character 103.** *Foramen ovale*: (0) enclosed by bone; (1) opened to form a notch or incisure.

**Character 105.** *Sphenopalatine region*: (0) long with pterygoid processes not enlarged; (1) short, with pterygoid process enlarged, thickened and downwardly projecting.

**Character 115.** *Periotic*: (0) fused to alisphenoid; (1) not fused with any other skull bone, set in close fitting socket in squamosal, but contacting alisphenoid; (2) not in contact with alisphenoid.

**Character 118.** *Mastoid portion of periotic*: (0) not exposed on outside of skull; (1) exposed only via fenestra in dorsal occiput.

**Character 121.** *Mandibular symphysis*: (0) dorsoventrally compressed, with transverse incisor rows; (1) laterally compressed, long, with parallel incisor rows and a narrow masticating surface scarcely wider than the two rows of functional or nonfunctional tooth alveoli it bears; (2) wider, with rows of alveoli separated by a concavity broader than one alveolus; (3) broad, more or less rectangular, without functional alveoli; (4) broad, with exception of abruptly narrowed anterior part.

**Character 122.** *Ventral border of horizontal mandibular ramus*: (0) straight or only slightly concave; (1) moderately concave, sharply downturned anteriorly; (2) moderately and evenly concave; (3) strongly concave.

**Character 123.** *Accessory mental foramina*: (0) present, in addition to and usually posterior to the large principal foramen; (1) absent.

**Character 125.** *Posterior border of mandible*: (0) descends ventrally or posteroventrally from condyle without marked interruption or abrupt change in direction; (1) bears a steplike process (processus angularis superior) below condyle; (2) has no distinct processus angularis superior but does have broadly convex outline beginning well below condyle.

**Character 126.** *Anterior border of coronoid process*: (0) approximately vertical; (1) extends slightly anterior to base of process; (2) extends very far anterior to base.

**Character 127.** *Mandibular dental capsule:* (0) completely enclosed by bone of mandible; (1) exposed posteroventrally; (2) absent.

**Character 128.** *Horizontal ramus of mandible:* (0) slender (minimum dorsoventral height  $< 0.25$  x length of mandible); (1) broad dorsoventrally (height  $\geq 0.25$  x length of mandible).

**Character 129.** *Ventral border of horizontal ramus of mandible:* (0) tangent to angle; (1) not tangent to angle.

**Character 137.** *First upper incisor:* (0) enamel crown distinct from root; (1) enamel extends entire length of tusk.

**Character 139.** *First upper incisor:* (0) present; (1) vestigial or absent.

**Character 140.** *Depth of I1 alveolus:* (0) much less than half of the premaxillary symphysis; (1) about half the length of the symphysis; (2) much greater than half the length of the symphysis.

**Character 141.** *Cross section of I1 crown:* (0) suboval or subelliptical; (1) lens-shaped, with sharp anterior and posterior edges; (2) lozenge-shaped; (3) broad and extremely flattened mediolaterally.

**Character 142.** *First upper incisor:* (0) with enamel on all sides, forming complete enamel crown; (1) with enamel mainly on medial side.

**Character 143.** *Second and third upper incisors, first through third lower incisors:* (0) present, at least in part; (1) all absent.

**Character 144.** *Canines:* (0) double-rooted; (1) single-rooted; (2) absent.

**Character 145.** *Premolars 1-4:* (0) all present; (1) some absent (anterior ones); (2) all absent (no permanent premolars).

**Character 146.** *Permanent premolar 5:* (0) present; (1) absent.

**Character 147.** *Molar 3:* (0) with crown longer than or equal to that of M2; (1) smaller than M2; (2) with reduced circular crown; (3) no molar identifiable as M3, all molars subequal.

**Character 150.** *Supernumerary molars:* (0) absent; (1) present and replenished indefinitely by horizontal replacement.

**Character 151.** *Cheek teeth:* (0) present in adult; (1) present in juvenile only; (2) absent.

**Character 155.** *Postcanine dental formula:* (0) P4, M3; (1) P5, M3, or inferred to be secondarily reduced by loss of premolars.

**Character 157.** *Permanent premolars:* (0) some double- or triple-rooted; (1) all single-rooted; (2) all absent.

**Character 200.** *Cervical vertebrae:* (0) Seven in number; (1) Six in number.

**Character 203.** *Tips of thoracic, lumbar and sacral neural spines:* (0) Do not bear pronounced transverse flanges; (1) Do bear pronounced transverse flanges.

**Character 204.** *Lumbar vertebrae:* (0) Four in number; (1) Three in number.

**Character 205.** *Sacrum:* (0) Includes more than one vertebra; (1) Includes only one vertebra; (2) No vertebra is identifiable as a sacral by having a distinct attachment to the innominate bone.

**Character 206.** *Anterior caudal vertebrae:* (0) Transverse process small, pierced dorsoventrally by a foramen; (1) Transverse process elongate, not pierced by a foramen.

**Character 207.** *Posterior caudal vertebrae:* (0) Taper continuously in breadth posterad; (1) Show transverse narrowing in peduncle region, then broadening (indicative of the presence of flukes) then tapering to tip of tail.

**Character 213.** *Bicipital groove of humerus:* (0) Large, tubercles well separated; (1) Small, tubercles largely united; (2) Vestigial or absent, tubercles completely united.

**Character 215.** *Pubis:* (0) Arclike, symphysis present; (1) Pronglike, symphysis present but very short; (2) Pronglike or indistinct, symphysis absent.

**Character 217.** *Femur:* (0) Present; (1) Reduced or absent.

**Character 218.** *Third trochanter of femur:* (0) Present; (1) Absent.

**Character 220.** *Tibia:* (0) Present; (1) Absent.

**Character 221.** *Humerus:* (0) Slender; (1) Robust.

**Character 222.** *Deltoid process of humerus:* (0) Low blunt rugosity; (1) Prominent, sharply recurved and pointed; (2) Reduced or lost.

**Anexo 4.4.** Matriz de datos empleada en el análisis filogenético 2.

nstates 8 ;

xread 'Data saved from TNT'

83 63

&[num]

Phosphatherium

00000010000??10000000?0000??00?0?00000?0000000000000?0000000000100000??????  
??????

Cornwallius\_sookensis

00000000000?0100000000100?10000?0000001000?00000000?0000?000?011100000??????  
??????

Prorastomus\_sirenoides

100111100?01000000000000001100000000?0000001000110000000?000?000000010??????  
??????

Pezosiren\_portelli

1001111?0??1??000000000000000010????????00?0?1?1101?000001000100000100100000  
000011

Sobrarbesiren\_cardieli

200111100001000000000100[01]1?0111000[01]000000[01]0011111????????00010010000011  
00?01?000001[01]

Ashokia\_antiqua

?0011?1?00010000000010020011000200000011??000111????????????????0?001?????????  
?????

Protosiren\_fraasi

100111000001??0000001??100110010000000??000011112111110000000010000011??????  
??????

Protosiren\_smithae

10011100000100100000101110120010000000??000011?121111101?020?01000001100?1??  
0101000

Libysiren\_sickenbergi

10?1210100010100000010001011011000000012??001111210?1100?00?0100?0011?0?????  
??????

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Anomotherium\_langewieschei

????????????0000001?021?0110?20????????1111113112?100?????1211?0011?????????  
????

Miosiren\_kocki

10011101010100010000110210211002020000200011111????????10200121120011001????  
??????

Potamosiren\_madgalenensis

??????1?00??320??100?????122100012?????????  
??

Ribodon\_limbatus

??????1?010?0??320?110?????122131012?????????  
??

Trichechus\_manatus\_latirostris

1001111101010110000011001101101210000020111111132022101?10??122131012101210  
2211112

Trichechus\_senegalensis

1001111101010110000011001101101210000020111111132022101?10??122131012101210  
2211112

Trichechus\_inunguis

1001111101010110000011013101101210000020111111132022100?10??122131012101210  
2211112

Eotheriodes\_aegyptiacus

?001110?0001?00000001001100111000?0???000?111?11110?????????010100011????????  
?????

Eotheroides\_clavigerum

200111010?0100000000100?10?1110101000010?01111?11102110?0000001010001100?11?  
02???00

Eotheroides\_sandersi

200111?10?0100000000100?10021101010000110011?111110?????000?010100011?0011?0  
211100

Eotheroides\_lambondrano

1001110[01]0?01000000001??????110?01000011?0?1?1????????????000?010100011?????  
???????

Prototherium\_veronense

1001111?00???000000010001??11101000000?01?1?11???201000000010010100011??????  
??????

ANEXO 4

Prototherium\_auetanum

1001110?0?00?0?00011011?0?110?00?0000?001111????????????????10100011?????????  
????

Prototherium\_intermedium\_s.l.

2001110?00???000000010011???110?000000???011?????1021100001??010100011????????  
?????

Eosiren\_libyca

20011?0?00???000000010021??111?10000001??01?1?1??1011100000??010100011????????  
?????

Eosiren\_imenti

2001101100???00000001002???111?10000001??01?1?1??1011100000??010100011????????  
?????

Halitherium\_taulannense

200111?100010000000010021001110100000001101111111102110000100010100011??????  
???????

Kaupitherium\_gruelli

2001111100010000000010021001110101000001101111111102110100100121100011001?11  
?211101

Kaupitherium\_bronni

?00111010001000000001002100111010100000010111111110211010010012110001100111?  
?21??0?

Lentiarenium\_cristolii

?0?1??0?0001??1000001002?00111010?????????1111?133021111?????121100011?0????0?  
?????

Priscosiren\_atlantica

200111010001001000001002000111010200001110111111133121111?000?122100012?0111?  
???????

Metaxytherium\_krahuletzii

200111110001001100001102200111010100001110111111143121111000001221000120011??  
0211111

Metaxytherium\_medium

20011111000100110000111220011101020000111011111114312111100000122100012?????  
???????

Metaxytherium\_serresii

20011111000100110000111320011101020000111111111143121111001001221000120011??  
0211111

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Metaxytherium\_subapenninum

20011112000100110000111320011101021000111111111431211110020012210001200111?  
0????11

Metaxytherium\_floridanum

200111110001001100001112200111010200001101111114312111100000122100012001111  
0211111

Metaxytherium\_crataegense

2001111100010011000011122001110102000011011111143121111000001221000120011??  
0211111

Metaxytherium\_arctodites

2001110100011011000011122001110102000011201111114312111100000122100012001111  
0211111

Dusisiren\_reinharti

?001?11?00011??10000111[12][12]00111010?????????11111132?21????10??122100012?0?  
???0????11

Dusisiren\_jordani

200111110001[01]0110000111340011201021000201011111132121101?10??1221000120011  
??0211111

Dusisiren\_dewana

2001111100011011000011104002120102?000??101111?1321?1101?10??1221?0012?0????0  
2???1?

Hydrodamalis\_cuestae

20011112100121110000111340021201021000201011111132121101?10??1221?0112???????  
??????

Hydrodamalis\_gigas

20011112100101120000111350021201021000201011111132120201?10??1221?0212001111  
0211111

Metaxytherium\_albifontanum

2001111100010011000011122001110101000011011111143?2111100000122100012001111  
0211111

Caribosiren\_turneri

200111010001001000001?????0111010?000?1110111111?????????10??122100012?????????  
?????

Crenatosiren\_olseni

2001110100010011100010021001110101000111?0111111431211110010012210001200111?  
0?11101

ANEXO 4

Nanosiren\_sanchezi

2011?10?1001001?11?111121101130101?001???0???21??????100000122100012????????  
?????

Nanosiren\_garciae

2??1?10?1001001?11?111121101130101?001??01211214312111?00??1221?0012?0????0?  
???01

Dugong\_dugon

2001110211010011211111121001130102110112101111114312111110201122100012001111  
0111111

Callistosiren\_boriquensis

210111010001001012001002100111010201001210111111????????10221122100012?1111??  
??????

Bharatisiren\_indica

2101110100010013101010020001110102011112201111?1???211???020?122100012????????  
??????

Bharatisiren\_kachchensis

2101120100110010121011020?011?0102010112201111?1????????1020?122100012????????  
??????

Domningia\_sodhae

2201110100010013120010021?01111102010111201211?143121?11?021?122100012????????  
??????

Kutchisiren\_cylindrica

21011101000100111200110?0?111?10201?11020121111430??11?10221122100012????????  
??????

Dioplotherium\_manigaulti

22011101001100131201100220??1???0201111120121111????????10220122100012????????  
?????

Dioplotherium\_allisoni

220112020??100131110100?200111010201111101211?14302111110221122100012????????  
??????

Culebratherium\_alemani

22111202000100131210100230011101020101111011?1?143021?0110221122100012????????  
??????

MPEG\_63V\_D.\_cf.\_D.\_allisoni

220112010011001011101002100111010201011??01211114302111110221122100012????????  
??????



ANÁLISIS FILOGENÉTICO

ECOCHM\_2491\_Diop.\_sp.

2201120?00010013111010121001110112011111??121111????????10221122100012????????  
??????

Xenosiren\_yucateca

?2?1????2111??1312011????????11?02?111????????????????10?3112?100012?????????  
???

Corystosiren\_varguezi

2?1111?????1?01321011?011?011?0?0201001????????111????????10231122100012?????????  
?????

Rytiodus\_heali

22012102000100111200101?10??110?020101122011?111?31?111?10231122100012?????????  
??????

Rytiodus\_capgrandi

?1111??10??1??1112101?0?1??1110?020?01?????????1????????10231122100012?????????  
?????

Sirenavus\_hungaricus

?????10????[02]?000000????????10?00?????[01]01111????????1????????000????????  
???????

;

Ccode

- [/1 0    -[/1 1    -[/1 2    -[/1 3    -[/1 4
- [/1 5    -[/1 6    -[/1 7    -[/1 8    -[/1 9
- [/1 10   -[/1 11   -[/1 12   -[/1 13   -[/1 14
- [/1 15   -[/1 16   -[/1 17   -[/1 18   -[/1 19
- [/1 20   -[/1 21   -[/1 22   -[/1 23   -[/1 24
- [/1 25   -[/1 26   -[/1 27   -[/1 28   -[/1 29
- [/1 30   -[/1 31   -[/1 32   -[/1 33   -[/1 34
- [/1 35   -[/1 36   -[/1 37   -[/1 38   -[/1 39
- [/1 40   -[/1 41   -[/1 42   -[/1 43   -[/1 44
- [/1 45   -[/1 46   -[/1 47   -[/1 48   -[/1 49
- [/1 50   -[/1 51   -[/1 52   -[/1 53   -[/1 54

ANEXO 4

-[/1 55 -[/1 56 -[/1 57 -[/1 58 -[/1 59  
-[/1 60 -[/1 61 -[/1 62 -[/1 63 -[/1 64  
-[/1 65 -[/1 66 -[/1 67 -[/1 68 -[/1 69  
-[/1 70 -[/1 71 -[/1 72 -[/1 73 -[/1 74  
-[/1 75 -[/1 76 -[/1 77 -[/1 78 -[/1 79  
-[/1 80 -[/1 81 -[/1 82 ;

;

Ancstates

-0 -1 -2 -3 -4 -5 -6 -7 -8 -9  
-10 -11 -12 -13 -14 -15 -16 -17 -18 -19  
-20 -21 -22 -23 -24 -25 -26 -27 -28 -29  
-30 -31 -32 -33 -34 -35 -36 -37 -38 -39  
-40 -41 -42 -43 -44 -45 -46 -47 -48 -49  
-50 -51 -52 -53 -54 -55 -56 -57 -58 -59  
-60 -61 -62 -63 -64 -65 -66 -67 -68 -69  
-70 -71 -72 -73 -74 -75 -76 -77 -78 -79  
-80 -81 -82 ;

xgroup

;

agroup

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

;

taxcode

+0 +1 +2 +3 +4 +5 +6 +7

+8 +9 +10 +11 +12 +13 +14 +15

+16 +17 +18 +19 +20 +21 +22 +23

+24 +25 +26 +27 +28 +29 +30 +31

+32 +33 +34 +35 +36 +37 +38 +39

+40 +41 +42 +43 +44 +45 +46 +47

+48 +49 +50 +51 +52 +53 +54 +55

+56 +57 +58 +59 +60 +61 +62

;

blocks 0;

tshrink

;

force

+

[Trichechus\_manatus\_latirostris Trichechus\_senegalensis (Cornwallius\_sookensis  
Prorastomus\_sirenoides Pezosiren\_portelli Sobrabesiren\_cardieli Ashokia\_antiqua  
Protosiren\_fraasi Protosiren\_smithae Libysiren\_sickenbergi Anomotherium\_langewieschei  
Miosiren\_kocki Potamosiren\_madgalenensis Ribodon\_limatus Eotheriodes\_aegyptiacus  
Eotheroides\_clavigerum Eotheroides\_sandersi Eotheroides\_lambondrano  
Prototherium\_veronense Prototherium\_auzetanum Prototherium\_intermedium\_s.l.  
Eosiren\_libyca Eosiren\_imenti Halitherium\_taulannense Kaupitherium\_gruelli  
Kaupitherium\_bronni Lentiarenium\_cristolii Priscosiren\_atlantica Metaxytherium\_krahuletzki  
Metaxytherium\_medium Metaxytherium\_serresii Metaxytherium\_subapenninum  
Metaxytherium\_floridanum Metaxytherium\_crataegense Metaxytherium\_arctodites  
Dusisiren\_reinharti Dusisiren\_jordani Dusisiren\_dewana Metaxytherium\_albifontanum  
Caribosiren\_turneri Crenatosiren\_olseni Nanosiren\_sanchezi Nanosiren\_garciae  
Callistosiren\_boriquensis Bharatisiren\_indica Bharatisiren\_kachchhensis Domningia\_sodhae  
Kutchisiren\_cylindrica Dioplotherium\_manigaulti Dioplotherium\_allisoni

ANEXO 4

Culebratherium\_alemani MPEG\_63V\_D.\_cf.\_D.\_allisoni ECOCHM\_2491\_Diop.\_sp.  
Xenosiren\_yucateca Corystosiren\_varguezi Rytiodus\_heali Rytiodus\_capgrandi )]

[Trichechus\_manatus\_latirostris Trichechus\_senegalensis Trichechus\_inunguis  
(Cornwallius\_sookensis Prorastomus\_sirenoides Pezosiren\_portelli Sobrarbesiren\_cardieli  
Ashokia\_antiqua Protosiren\_fraasi Protosiren\_smithae Libysiren\_sickenbergi  
Anomotherium\_langewieschei Miosiren\_kocki Potamosiren\_madgalenensis Ribodon\_limbatus  
Eotheriodes\_aegyptiacus Eotheroides\_clavigerum Eotheroides\_sandersi  
Eotheroides\_lambondrano Prototherium\_veronense Prototherium\_ausetanum  
Prototherium\_intermedium\_s.l. Eosiren\_libyca Eosiren\_imenti Halitherium\_taulannense  
Kaupitherium\_gruelli Kaupitherium\_bronni Lentiarenium\_cristolii Priscosiren\_atlantica  
Metaxytherium\_krahuletz Metaxytherium\_medium Metaxytherium\_serresii  
Metaxytherium\_subapenninum Metaxytherium\_floridanum Metaxytherium\_crataegense  
Metaxytherium\_arctodites Dusisiren\_reinharti Dusisiren\_jordani Dusisiren\_dewana  
Metaxytherium\_albifontanum Caribosiren\_turneri Crenatosiren\_olseni Nanosiren\_sanchezi  
Nanosiren\_garciae Callistosiren\_boriquensis Bharatisiren\_indica Bharatisiren\_kachchhensis  
Domningia\_sodhae Kutchisiren\_cylindrica Dioplotherium\_manigaulti Dioplotherium\_allisoni  
Culebratherium\_alemani MPEG\_63V\_D.\_cf.\_D.\_allisoni ECOCHM\_2491\_Diop.\_sp.  
Xenosiren\_yucateca Corystosiren\_varguezi Rytiodus\_heali Rytiodus\_capgrandi )]

[Trichechus\_manatus\_latirostris Trichechus\_senegalensis Trichechus\_inunguis  
Hydrodamalis\_cuestae Hydrodamalis\_gigas Dugong\_dugon (Cornwallius\_sookensis  
Prorastomus\_sirenoides Pezosiren\_portelli Sobrarbesiren\_cardieli Ashokia\_antiqua  
Protosiren\_fraasi Protosiren\_smithae Libysiren\_sickenbergi Anomotherium\_langewieschei  
Miosiren\_kocki Potamosiren\_madgalenensis Ribodon\_limbatus Eotheriodes\_aegyptiacus  
Eotheroides\_clavigerum Eotheroides\_sandersi Eotheroides\_lambondrano  
Prototherium\_veronense Prototherium\_ausetanum Prototherium\_intermedium\_s.l.  
Eosiren\_libyca Eosiren\_imenti Halitherium\_taulannense Kaupitherium\_gruelli  
Kaupitherium\_bronni Lentiarenium\_cristolii Priscosiren\_atlantica Metaxytherium\_krahuletz  
Metaxytherium\_medium Metaxytherium\_serresii Metaxytherium\_subapenninum  
Metaxytherium\_floridanum Metaxytherium\_crataegense Metaxytherium\_arctodites  
Dusisiren\_reinharti Dusisiren\_jordani Dusisiren\_dewana Metaxytherium\_albifontanum  
Caribosiren\_turneri Crenatosiren\_olseni Nanosiren\_sanchezi Nanosiren\_garciae  
Callistosiren\_boriquensis Bharatisiren\_indica Bharatisiren\_kachchhensis Domningia\_sodhae  
Kutchisiren\_cylindrica Dioplotherium\_manigaulti Dioplotherium\_allisoni  
Culebratherium\_alemani MPEG\_63V\_D.\_cf.\_D.\_allisoni ECOCHM\_2491\_Diop.\_sp.  
Xenosiren\_yucateca Corystosiren\_varguezi Rytiodus\_heali Rytiodus\_capgrandi )]

[Hydrodamalis\_cuestae Hydrodamalis\_gigas (Cornwallius\_sookensis Prorastomus\_sirenoides  
Pezosiren\_portelli Sobrarbesiren\_cardieli Ashokia\_antiqua Protosiren\_fraasi  
Protosiren\_smithae Libysiren\_sickenbergi Anomotherium\_langewieschei Miosiren\_kocki  
Potamosiren\_madgalenensis Ribodon\_limbatus Eotheriodes\_aegyptiacus  
Eotheroides\_clavigerum Eotheroides\_sandersi Eotheroides\_lambondrano  
Prototherium\_veronense Prototherium\_ausetanum Prototherium\_intermedium\_s.l.  
Eosiren\_libyca Eosiren\_imenti Halitherium\_taulannense Kaupitherium\_gruelli  
Kaupitherium\_bronni Lentiarenium\_cristolii Priscosiren\_atlantica Metaxytherium\_krahuletz

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Metaxytherium\_medium Metaxytherium\_serresii Metaxytherium\_subapenninum  
Metaxytherium\_floridanum Metaxytherium\_crataegense Metaxytherium\_arctodites  
Dusisiren\_reinharti Dusisiren\_jordani Dusisiren\_dewana Metaxytherium\_albifontanum  
Caribosiren\_turneri Crenatosiren\_olseni Nanosiren\_sanchezi Nanosiren\_garciae  
Callistosiren\_boriquensis Bharatisiren\_indica Bharatisiren\_kachchhensis Domningia\_sodhae  
Kutchisiren\_cylindrica Dioplotherium\_manigaulti Dioplotherium\_allisoni  
Culebratherium\_alemani MPEG\_63V\_D.\_cf.\_D.\_allisoni ECOCHM\_2491\_Diop.\_sp.  
Xenosiren\_yucateca Corystosiren\_varguezi Rytiodus\_heali Rytiodus\_capgrandi ]]

[Hydrodamalis\_cuestae Hydrodamalis\_gigas Dugong\_dugon (Cornwallius\_sookensis  
Prorastomus\_sirenoides Pezosiren\_portelli Sobrarbesiren\_cardieli Ashokia\_antiqua  
Protosiren\_fraasi Protosiren\_smithae Libysiren\_sickenbergi Anomotherium\_langewieschei  
Miosiren\_kocki Potamosiren\_madgalenensis Ribodon\_limbatu Eotheriodes\_aegyptiacus  
Eotheroides\_clavigerum Eotheroides\_sandersi Eotheroides\_lambondrano  
Prototherium\_veronense Prototherium\_auzetanum Prototherium\_intermedium\_s.l.  
Eosiren\_libyca Eosiren\_imenti Halitherium\_taulannense Kaupitherium\_gruelli  
Kaupitherium\_bronni Lentiarenium\_cristolii Priscosiren\_atlantica Metaxytherium\_krahuletzii  
Metaxytherium\_medium Metaxytherium\_serresii Metaxytherium\_subapenninum  
Metaxytherium\_floridanum Metaxytherium\_crataegense Metaxytherium\_arctodites  
Dusisiren\_reinharti Dusisiren\_jordani Dusisiren\_dewana Metaxytherium\_albifontanum  
Caribosiren\_turneri Crenatosiren\_olseni Nanosiren\_sanchezi Nanosiren\_garciae  
Callistosiren\_boriquensis Bharatisiren\_indica Bharatisiren\_kachchhensis Domningia\_sodhae  
Kutchisiren\_cylindrica Dioplotherium\_manigaulti Dioplotherium\_allisoni  
Culebratherium\_alemani MPEG\_63V\_D.\_cf.\_D.\_allisoni ECOCHM\_2491\_Diop.\_sp.  
Xenosiren\_yucateca Corystosiren\_varguezi Rytiodus\_heali Rytiodus\_capgrandi ]]

;

Hold 50000;

mult 1000;bb;ne;

proc/;



**Anexo 5.** Catálogo de los puntos fosilíferos con vertebrados del Eoceno de la cuenca de Aínsa (Comarca de Sobrarbe, Huesca). Fichas paleontológicas con más detalles de la localización de los afloramientos están en manos de la administración del departamento de patrimonio Paleontológico de la DGA (Gobierno de Aragón).

***Contenido***

1) ÁREA RÍO VERO.....	389
2) ÁREA ERIPOL.....	390
3) ÁREA MONDOT .....	392
4) ÁREA SAN HIPÓLITO .....	398
5) ÁREA CASTEJÓN DE SOBRARBE .....	403
6) ÁREA CAMPORROTUNO .....	405
7) ÁREA LA PARDINA NORTE.....	414
8) ÁREA LA PARDINA SUR .....	418
9) ÁREA SAMITIER.....	423
10) ÁREA MESÓN DE LIGÜERRE.....	431
11) ÁREA BARRANCO CAJIGAR .....	432
12) ÁREA JÁNOVAS.....	433





## 1) ÁREA RÍO VERO

El área de Río Vero comprende una sola localización con fósiles de mamíferos marinos. Esta zona forma parte del término municipal de Bárcabo. Hasta el momento se desconocía la existencia de fósiles de vertebrados en esta zona. Geológicamente, este punto fosilífero se localiza en la Fm Sobrarbe.

### RÍO VERO

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Río Vero / RV
Localización geográfica	T.M. Bárcabo / Lecina
Titularidad del terreno / Uso	Privada / Uso forestal (FO)
Localización geológica / Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	- Mammalia, Sirenia indet.

- **Antecedentes:** hasta el momento se desconocía la existencia de fósiles en esta zona, pero su existencia fue puesta en conocimiento del Grupo Aragosaurus-IUCA por D. Ánchel Belmonte, Director Científico del Geoparque Mundial UNESCO Sobrarbe-Pirineos.
- **Descripción del afloramiento:** los fósiles de vertebrados se encuentran en la base de niveles de potencia métrica de conglomerados heterométricos y areniscas de grano grueso. En la base de estos niveles se observaron abundantes icnofósiles y ostreidos de gran tamaño. Bajo los conglomerados aparecen lutitas con abundantes restos de carbón, crustáceos, equinodermos y *Teredolites*.
- **Actuaciones realizadas:** los fósiles se encuentran incluidos en conglomerados, por lo que el material se fotografió para registrar su existencia, pero no se recogieron restos.
- **Contenido fósil:** varias costillas asignadas a mamíferos sirenios. Los restos están muy deteriorados y aparecen aislados. En algunas partes ha desaparecido el hueso fósil, y únicamente queda el molde en la roca.
- **Valoración científica:** punto con escaso valor científico, dada la escasez de restos que aparecen de forma aislada y que pertenecen a un grupo fósil (sirenios) ya conocido en la Fm. Sobrarbe.
- **Propuesta de actuación:** revisión de este punto en futuras prospecciones por si aparecieran nuevos restos de vertebrados.

## 2) ÁREA ERIPOL

El área de Eripol comprende dos localizaciones con fósiles de vertebrados, una al noreste y otra al sureste de la localidad de la que recibe su nombre. Ambas están incluidas en el término municipal de Bárcabo. Hasta el momento se desconocía la existencia de fósiles de vertebrados en esta zona. Geológicamente, estos puntos fosilíferos se localizan en la Fm. Sobrarbe y en ellos se han recuperado restos de testudinos y mamíferos sirenios.

### ERIPOL-2

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Eripol-2 / E-2
Localización geográfica	T. M. Bárcabo / Eripol
Titularidad del terreno/Uso	Particular / Improductivos (IM)
Localización geológica/Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	- Chelonii indet. 2 - Mammalia, Sirenia indet.

- **Antecedentes:** se desconocía la existencia de este punto hasta el momento.
- **Descripción del afloramiento:** zona de campos de cultivo compuesta por lutitas marrones, intercaladas con niveles de areniscas de espesor centimétrico. Se observaron varias acumulaciones de fragmentos de placas de testudinos dispersos por una gran extensión de terreno, en los niveles de lutitas. Además, estos niveles contenían grandes acumulaciones de *Teredolites* y una gran diversidad de gasterópodos.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron fragmentos dispersos por la superficie del afloramiento para la identificación de los grupos fósiles presentes.
- **Contenido fósil:** fragmentos de placas de tortuga finas y lisas asignadas a *Chelonii indet. 2* y fragmentos de huesos del esqueleto axial de mamíferos sirenios.
- **Valoración científica:** este punto tiene un valor científico bajo. Los restos son fragmentarios y aunque pertenecen a varios taxones, éstos ya son conocidos en la Fm. Sobrarbe.
- **Propuesta de actuación:** es necesario realizar una cata en este punto para poder valorar la existencia de fósiles completos de testudinos y sirenios. Además, se deben hacer prospecciones periódicas ya que se encontraron numerosos fragmentos aislados en una amplia superficie de terreno.

## ERIPOL-3

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Eripol-3 / E-3
Localización geográfica	T. M. Bárcabo / Eripol
Titularidad del terreno / Uso	Particular / Uso forestal (FO)
Localización geológica / Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	- Chelonii indet. 2

- **Antecedentes:** no se tenían antecedentes de la existencia de este punto fosilífero.
- **Descripción del afloramiento:** barranquera con lutitas marrones de potencia métrica, alternantes con niveles de areniscas en los que se observaron bivalvos de gran tamaño. Los restos de vertebrados aparecían aislados en superficie, pero no se localizó el punto exacto de procedencia.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron algunos fragmentos de placas de tortuga dispersos por la superficie para su posterior identificación.
- **Contenido fósil:** restos fragmentarios de placas de tortuga, por el momento asignadas a Chelonii indet. 2.
- **Valoración científica:** escaso valor científico por tratarse de restos aislados y fragmentarios de vertebrados ya conocidos en la Fm. Sobrarbe.
- **Propuesta de actuación:** revisión de este punto en futuras prospecciones para controlar que no aparezcan nuevos restos de vertebrados.

### 3) ÁREA MONDOT

El área llamada Mondot se divide en dos zonas localizadas al noroeste y al oeste de la localidad que les da el nombre. En esta zona se desconocía la existencia de fósiles de vertebrados. En las campañas de prospección se han localizado cinco puntos con restos fósiles. Todos ellos forman parte del término municipal Aínsa-Sobrarbe.

Los afloramientos con restos fósiles de vertebrados localizados en esta área se sitúan en la Fm. Sobrarbe. Principalmente se han encontrado restos de testudinos, pero también restos de mamíferos sirenios.

#### MONDOT B-3

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	<b>Mondot B-3 / MB-3</b>
Localización geográfica	<b>T. M. Aínsa-Sobrarbe/ Mondot</b>
Titularidad del terreno/ Uso	<b>Público / Pasto arbustivo (PR)</b>
Localización geológica/ Edad	<b>Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense</b>
Listado faunístico	- <b>Chelonii indet. 1</b>

- **Antecedentes:** hasta el momento se desconocía la existencia de fósiles en esta localización.
- **Descripción del afloramiento:** el afloramiento se encuentra en un pequeño reguero de apenas un metro de ancho. Se observó una acumulación de cientos de fragmentos de placa en superficie procedentes de un nivel duro, de espesor centimétrico, en el que se identificaron placas completas *in situ*. Este nivel duro tiene cierta continuidad lateral y se encuentra incluido dentro de un paquete de lutitas de aproximadamente 1 m de potencia, intercalado entre paquetes de areniscas de espesor decimétrico. Se observaron más restos de testudinos a unos metros de la acumulación. En las lutitas se observaron, además, restos de bivalvos ostreidos y *Teredolites*.
- **Actuaciones realizadas:** dada la gran acumulación de fragmentos de placa de testudinos esparcidos por la superficie y la presencia de placas *in situ*, probablemente pertenecientes al mismo ejemplar o ejemplares, únicamente se recogieron pequeños fragmentos para la identificación preliminar de los taxones.
- **Contenido fósil:** los fragmentos recogidos presentan una fuerte ornamentación por lo que preliminarmente se han asignado a *Chelonii indet. 1*.
- **Valor científico:** en esta primera evaluación de los restos parecen pertenecer a un único taxón de tortuga y probablemente se trate de uno de los taxones que ya se conocían con anterioridad en la Fm. Sobrarbe. Ahora bien, la gran acumulación observada en superficie indica que el potencial de que en este yacimiento haya ejemplares completos es alto, por lo que su valor a nivel científico es medio.

- **Propuesta de actuación:** este yacimiento requiere una excavación de urgencia de los restos, dada la presencia de abundantes restos *in situ* en claro riesgo de destrucción por la meteorización. Es probable que se puedan encontrar caparazones de testudinos completos en este punto.

## MONDOT B-4

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	<b>Mondot B-4 / B4</b>
Localización geográfica	<b>T. M. Aínsa-Sobrarbe / Mondot</b>
Titularidad del terreno/ Uso	<b>Ayuntamiento Aínsa / Pasto arbustivo (PR)</b>
Localización geológica/ Edad	<b>Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense</b>
Listado faunístico	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>Chelonii indet. 1</b></li> <li>- <b>Chelonii indet. 2</b></li> <li>- <b>Mammalia, Sirenia indet.</b></li> </ul>

- **Antecedentes:** punto fosilífero desconocido hasta el momento.
- **Descripción del afloramiento:** los fósiles aparecen en un nivel de lutitas de aproximadamente 1 m de espesor, intercaladas entre paquetes de areniscas de espesor decimétrico. Se observaron fragmentos aislados de restos de vertebrados dispersos por una superficie de varios metros de ancho, junto con restos de invertebrados (bivalvos ostreidos, y *Teredolites*).
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron algunos fragmentos superficiales de vertebrados fósiles para su posterior identificación.
- **Contenido fósil:** en este punto aparecen fragmentos de costillas de mamíferos sirenios y fragmentos de placas de testudinos pertenecientes a dos taxones diferentes. Algunas de las placas presentan una fuerte ornamentación, por lo que se han asignado a *Chelonii indet. 1*, mientras que otros fragmentos carecen de ellas y se han asignado preliminarmente a *Chelonii indet. 2* o al menos, a un taxón diferente.
- **Valoración científica:** los restos de vertebrados fósiles observados parecen pertenecer a varios taxones diferentes, así que tiene un valor científico medio. Sin embargo, es probable que se trate de taxones ya conocidos en la Fm. Sobrarbe.
- **Propuesta de actuación:** en este punto es necesario realizar una o varias catas a lo largo del afloramiento para evaluar la presencia de fósiles *in situ* y así descartar o no la necesidad de realizar una excavación sistemática.

## MONDOT B-5

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Mondot B5 / B5
Localización geográfica	T. M. Aínsa-Sobrarbe / Mondot
Titularidad del terreno/ Uso	Ayuntamiento Aínsa / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica/ Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	- Chelonii indet. 2 - Mammalia, Sirenia indet.

- **Antecedentes:** no se conocía la existencia de fósiles de vertebrados en este punto.
- **Descripción del afloramiento:** los fósiles se localizaron en una pequeña barranquera. Los elementos rodados procedían de un nivel de lutitas/areniscas de 1,5 m de espesor, en el que se reconocieron algunos fragmentos de costilla y otros restos aislados, pero también se observaron algunos fragmentos *in situ*. Por encima de este paquete de areniscas se observó un estrato de potencia centimétrica con una gran acumulación de fragmentos de bivalvos. Infrayacente al nivel de areniscas, aparecía una sucesión de lutitas con intercalaciones de paquetes de areniscas de poco espesor similar al observado en otros puntos.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron algunos fragmentos de placa rodados, así como el bloque caído que contenía un fragmento de caparazón de tortuga, de aproximadamente 10 cm, dado el claro riesgo de deterioro del ejemplar.
- **Contenido fósil:** restos de placas de tortuga y un caparazón parcial de poco espesor y sin ornamentación, asignadas a *Chelonii indet. 2*, y restos muy fragmentarios de mamíferos sirenios. De este punto proceden restos craneales de sirenio que actualmente se encuentran en el Museo Paleontológico de Lamata.
- **Valoración científica:** el contenido fósil de este punto es similar al de otras localizaciones de la Fm. Sobrarbe, con restos aislados y fragmentarios pertenecientes a varios taxones. Sin embargo, la existencia de fósiles craneales pertenecientes a sirenios hace que este punto tenga un valor científico medio.
- **Propuesta de actuación:** deben hacerse sucesivos controles de prospección en este punto, ya que pueden aparecer nuevos restos de mayor valor a los encontrados en la actualidad.

## MONDOT B-6

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Mondot B-6 / B6
Localización geográfica	T. M. Aínsa-Sobrarbe/ Mondot
Titularidad del terreno/ Uso	Ayuntamiento Aínsa / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica/ Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	- Vertebrata indet.

- **Antecedentes:** punto fosilífero desconocido hasta el momento.
- **Descripción del afloramiento:** los restos aparecieron rodados en superficie cerca de las barras de conglomerado de la base de la Fm. Escanilla. No se pudo localizar el nivel exacto de procedencia de los fósiles.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron los fragmentos de hueso encontrados en superficie por ser restos aislados.
- **Contenido fósil:** una vez limpiados los fragmentos de hueso, pudieron pegarse y compusieron un hueso de mayor tamaño. Se trata de una esquirla y no se ha podido realizar una determinación más específica. Posiblemente se trata de un vertebrado de gran tamaño.
- **Valor científico:** al tratarse de fósiles aislados y muy escasos, su valor científico es escaso, pero si se localizara el nivel de procedencia, con la posibilidad de encontrar nuevos restos, y se confirmara que proceden de la Fm. Escanilla, su valor aumentaría, ya que se desconocen fósiles de vertebrados procedentes de esta formación, salvo los incluidos en este anexo.
- **Propuesta de actuación:** revisión de este punto en futuras prospecciones para ver si aparecen nuevos restos y se puede identificar su nivel de procedencia.



## MONDOT 0-3

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Mondot O-3 / O-3
Localización geográfica	T. M. Aínsa-Sobrarbe / Mondot
Titularidad del terreno/ Uso	Ayuntamiento Aínsa / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica/ Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	- Chelonii indet. 2 - Mammalia, Sirenia indet.

- **Antecedentes:** punto fosilífero desconocido hasta el momento.
- **Descripción del afloramiento:** barranquera en la que afloran niveles de lutitas de 1 m de espesor intercalados con pequeños estratos de arenisca. Algunos de los fósiles se encontraron rodados en superficie, pero otros estaban *in situ*. Dentro del paquete de lutitas aparecen pequeñas pasadas de arenas y niveles milimétricos de carbón. Este mismo nivel contenía, además, bivalvos ostreídos y *Teredolites*.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron fragmentos de placa de tortuga, fragmentos de costilla de sirenios encontrados en superficie y se extrajo una posible vértebra en riesgo de destrucción, siguiendo la metodología habitual para la excavación de fósiles de vertebrados.
- **Contenido fósil:** fragmentos de costillas asignados a mamíferos sirenios, además de una posible vértebra y fragmentos de placas de tortuga lisa asignadas a *Chelonii indet. 2*.
- **Valor científico:** al tratarse de fósiles aislados y muy escasos y pertenecientes a taxones ya conocidos en la Fm. Sobrarbe, hace que el valor científico de este punto sea muy bajo.
- **Propuesta de actuación:** revisión de este punto en futuras prospecciones por si quedaran expuestos nuevos restos debido a la meteorización.

## 4) ÁREA SAN HIPÓLITO

El área de San Hipólito se sitúa al suroeste de la localidad de Castejón de Sobrarbe. Forma parte del término municipal de Aínsa-Sobrarbe.

En esta zona se han identificado cinco puntos fosilíferos distintos en los que se han recuperado principalmente restos de testudinos, crocodilios, sirenios y mamíferos indeterminados de gran talla. Todos ellos se localizan en la Fm. Sobrarbe.

### SAN HIPÓLITO-1

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	San Hipólito 1 / SH1
Localización geográfica	T. M. Aínsa-Sobrarbe / Ermita de San Hipólito
Titularidad del terreno/ Uso	Particular / Forestal (FO)
Localización geológica/ Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	- Chelonii indet. 2 - Mammalia, Sirenia indet.

- **Antecedentes:** hasta el momento no se tenía información de la existencia de este punto fosilífero.
- **Descripción del afloramiento:** los fósiles, que se encuentran *in situ*, afloran en un pequeño montículo de lutitas marrones, en una gran explanada formada por un estrato de areniscas. Como se ha descrito en otros puntos, se observa una alternancia de niveles de lutitas marrones de espesor métrico que alternan con niveles de arenisca de poca potencia muy bioturbados.
- **Actuaciones realizadas:** en este punto únicamente se recogieron algunos restos superficiales de vertebrados para su posterior clasificación.
- **Contenido fósil:** restos del esqueleto axial de mamíferos sirenios y fragmentos de placa de testudinos asignadas a Chelonii indet. 2.
- **Valoración científica:** los restos de vertebrados fósiles observados parecen pertenecer a varios taxones diferentes. Sin embargo, es probable que se trate de taxones ya conocidos en la Fm. Sobrarbe. La gran acumulación de fósiles en superficie hace pensar que el potencial de encontrar restos completos de mamíferos sirenios en este yacimiento sea alto, por lo que se le asigna un valor científico medio.
- **Propuesta de actuación:** la gran acumulación de huesos en superficie y su deterioro inminente requiere de una actuación urgente para su recuperación. Este yacimiento deber ser uno de los lugares que se priorice en las próximas actuaciones paleontológicas que se lleven a cabo en la Comarca de Sobrarbe.

## SAN HIPÓLITO -4

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	San Hipólito 4 / SH4
Localización geográfica	T. M. Aínsa-Sobrarbe / Ermita de San Hipólito
Titularidad del terreno/Uso	Particular / Forestal (FO)
Localización geológica/Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Chelonii indet. 1</li> <li>- Crocodylia indet.</li> <li>- Mammalia sirenia</li> <li>- Mammalia indet.</li> </ul>

- **Antecedentes:** afloramiento con fósiles de vertebrados desconocido hasta el momento.
- **Descripción del afloramiento:** los fósiles se encontraron acumulados en un espacio de pocos metros de ancho, en una explanada cubierta por mucha vegetación. En este punto afloran lutitas marrones que suprayacen sobre un nivel de areniscas.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron numerosos restos de vertebrados dispersos por la superficie del afloramiento.
- **Contenido fósil:** numerosos restos del esqueleto axial de mamíferos sirenios, principalmente cuerpos vertebrales y algunos fragmentos de costillas. Además, se han recuperado fragmentos de huesos de las extremidades posiblemente también pertenecientes a mamíferos sirenios dado su tamaño. A parte de los restos de sirenio, se han identificado huesos del autopodio asignados a un mamífero indeterminado de gran talla. También se han encontrado fragmentos de placas de tortuga asignadas a Chelonii indet. 1 y una vértebra preliminarmente asignada a Crocodylia indet. Por último, cabe destacar la recuperación de un coprolito de gran tamaño. Este tipo de fósil no se ha encontrado en ningún otro punto de los incluidos en este anexo. Su productor pudo ser un crocodilio.
- **Valoración científica:** punto con un valor científico alto, no sólo por la abundancia de restos encontrados, sino también por la diversidad de fauna presente en este yacimiento que incluye mamíferos, testudinos y cocodrilos, y posiblemente una nueva especie de mamífero en la Fm. Sobrarbe.
- **Propuesta de actuación:** en este punto es necesario realizar una cata que permita valorar el potencial paleontológico del yacimiento.

## SAN HIPÓLITO-5

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	San Hipólito 5 / SH5
Localización geográfica	T. M. Aínsa-Sobrarbe / Ermita de San Hipólito
Titularidad del terreno/Uso	Público / Forestal (FO)
Localización geológica/Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	- Chelonia indet. 1 - Chelonia indet. 2

- **Antecedentes:** punto desconocido hasta el momento.
- **Descripción del afloramiento:** restos aislados localizados en una barranquera en la que aflora una alternancia de lutitas y areniscas con abundantes gasterópodos y nummulites.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron algunos restos de vertebrados dispersos por la superficie para su posterior clasificación.
- **Contenido fósil:** fragmentos de placas de tortuga pertenecientes a dos taxones diferentes. Unas placas son gruesas y presentan ornamentación (Chelonii indet. 1), mientras que las otras son finas y sin ornamentar (Chelonii indet. 2).
- **Valoración científica:** punto con escaso valor científico dado el carácter fragmentario de los restos y por pertenecer a grupos ya conocidos en la Fm Sobrarbe.
- **Propuesta de actuación:** revisión de este punto en futuras prospecciones para localizar nuevos restos de vertebrados.

## SAN HIPÓLITO-6

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	San Hipólito 6 / SH6
Localización geográfica	T. M. Aínsa-Sobrarbe / Barranco Fiscal
Titularidad del terreno / Uso	Particular / Forestal (FO)
Localización geológica / Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Chelonii indet. 1</li> <li>- Chelonii indet. 2</li> <li>- Mammalia indet.</li> </ul>

- **Antecedentes:** punto desconocido hasta el momento.
- **Descripción del afloramiento:** el afloramiento se encuentra en una gran explanada en la que se observaron numerosas acumulaciones de fósiles. Estos fósiles proceden de un nivel duro, de unos 10 cm de espesor, intercalado en un nivel de lutitas marrones. Además de los restos de vertebrados, aparecen abundantes fósiles de invertebrados como corales, bivalvos ostreidos y gasterópodos, y litoclastos. Aunque aparecen numerosas placas de tortuga completas, los fósiles se encuentran desarticulados y en algunos de ellos se observan bioerosiones. Las facies se componen de una alternancia de lutitas de espesor métrico, con niveles de arenisca de espesor decimétrico.
- **Actuaciones realizadas:** en este punto se recogió una gran cantidad de fósiles acumulados en superficie, dado el alto riesgo de deterioro y desaparición de los mismos.
- **Contenido fósil:** se han encontrado abundantes fragmentos placas de tortuga con fuerte ornamentación asignadas a Chelonii indet. 1, entre las que cabe destacar una placa costal completa. También se han recuperado fragmentos de placa sin ornamentación, probablemente pertenecientes a Chelonii indet. 2, y una vértebra por el momento también asignada a Chelonii indet. Además, se recuperaron fragmentos de una mandíbula con alveolos perteneciente a un mamífero indeterminado y fragmentos de costilla de vertebrado indet.
- **Valoración científica:** punto con valor científico medio, dado la diversidad de taxones recuperados, que incluyen un mamífero no sirenio, y por lo tanto desconocido hasta el momento en la Fm. Sobrarbe.
- **Propuesta de actuación:** revisión de este punto en futuras prospecciones para localizar nuevas acumulaciones de fósiles, tanto en el punto localizado como en los alrededores.

## SAN HIPÓLITO-7

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	San Hipólito 7 / SH7
Localización geográfica	T. M. Aínsa-Sobrarbe / Ermita de San Hipólito
Titularidad del terreno/Uso	Particular / Forestal (FO)
Localización geológica/Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Chelonii indet. 2</li> <li>- Mammalia, Sirenia indet.</li> <li>- Mammalia indet.</li> </ul>

- **Antecedentes:** afloramiento desconocido hasta el momento.
  - **Descripción del afloramiento:** los fósiles se encontraron dispersos en una amplia explanada, donde afloraba un nivel de areniscas, sobre el que se dispone un nivel de lutitas marrones de espesor métrico. No se pudo localizar el nivel exacto del que procedían los fósiles.
  - **Actuaciones realizadas:** se recogieron numerosos fósiles en superficie para su posterior identificación.
  - **Contenido fósil:** numerosos restos del esqueleto axial de mamíferos sirenios, que incluyen cuerpos vertebrales y restos de costillas. Además, se recuperó un fragmento de escápula y una cabeza femoral de un mamífero indeterminado de gran talla.
- Valoración científica:** punto con un valor científico medio, dada la abundancia de fósiles de mamíferos, que incluyen un taxón de mamífero de gran talla desconocido hasta el momento en la Fm. Sobrarbe.
- **Propuesta de actuación:** este punto debe revisarse en futuras prospecciones para localizar el nivel de procedencia de los fósiles.

## 5) ÁREA CASTEJÓN DE SOBRARBE

El área de Castejón de Sobrarbe se sitúa al suroeste de la localidad de Castejón de Sobrarbe, a la que debe su nombre, y forma parte del término municipal de Aínsa-Sobrarbe.

En esta zona se sitúa el yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41), yacimiento tipo de la especie de mamífero sirenio *Sobrarbesiren cardieli* (Díaz-Berenguer et al., 2018a). Por el momento no se han localizado nuevos puntos fosilíferos en esta área. Desde un punto de vista geológico, el yacimiento se encuentra en la parte alta de la Fm. Sobrarbe.

### CASTEJÓN DE SOBRARBE-41

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Castejón de Sobrarbe-41 / CS-41
Localización geográfica	T.M. Aínsa-Sobrarbe / Castejón de Sobrarbe
Titularidad del terreno/Uso	Privada / Pasto arbustivo (PA)
Localización geológica/Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Chondrichthyes, Selachimorfa indet.</li> <li>- Chondrichthyes, Batoidea indet.,</li> <li>- Chondrichthyes, Batoidea indet., Myliobatiforme indet.</li> <li>- Osteichthyes indet.</li> <li>- Chelonii, <i>Eocnochelus ereberti</i></li> <li>- Chelonii, Cryptodira indet.</li> <li>- Squamata, Lacertilia indet.</li> <li>- Crocodylia, Tomistominae indet.</li> <li>- Crocodylia, <i>Asiatosuchus</i> sp.</li> <li>- Crocodylia, cf. <i>Diplocynodon</i></li> <li>- Mammalia, Rodentia, Theridomyidae indet.</li> <li>- Mammalia, Primate, Omomyidae indet.</li> <li>- Mammalia, Sirenia, <i>Sobrarbesiren cardieli</i></li> <li>- Veterovata, Testudoolithidae</li> </ul>
Publicaciones	Pérez-García et al. (2019) Díaz-Berenguer et al. (2019) Díaz-Berenguer et al. (2018a) Díaz Berenguer et al. (2018b) Díaz-Berenguer et al. (2017) Moreno-Azanza et al. (aceptado)

- **Antecedentes:** el yacimiento de Castejón de Sobrarbe- 41 (CS-41) está siendo excavado desde el año 2009 por el Grupo de investigación Aragosaurus-IUCA de la Universidad de

Zaragoza, en colaboración con algunos investigadores de la Universidad del País Vasco/EHU, bajo la autorización de la DGA del Gobierno de Aragón. Se han realizado cinco campañas de excavación paleontológica en las que se han recuperado más de 700 restos de vertebrados. Además, se han lavado más de 600 kg de sedimento, en los que se han recuperado miles de restos de microvertebrados. El estudio de los fósiles presentes en este yacimiento se ha realizado en el contexto de la presente Tesis Doctoral. Los resultados han sido presentados en numerosos congresos y artículos científicos (ver apartado Publicaciones en la Ficha Técnica de este de este yacimiento y el Anexo 6 de esta Tesis Doctoral).

- **Descripción del afloramiento:** los fósiles de vertebrados aparecen en un nivel de margas limolíticas marrones rico en restos de invertebrados, de 79 cm de espesor, que supra yace sobre un nivel de areniscas azoicas. Los fósiles se encuentran *in situ* y desarticulados.
- **Actuaciones realizadas:** se realizó una prospección de las áreas aledañas al yacimiento y no se localizaron nuevos restos de vertebrados.
- **Contenido fósil:** el listado faunístico de CS-41 se compone de tres taxones de peces condriictios, al menos dos taxones de osteíctios, un escamoso indeterminados, la pleurodira *Eocenocheilus eremberti* y una criptodira indeterminada, tres especies de crocodilios, dos especies de micromamíferos (un roedor y un primate), y el sirenio *Sobrarbesiren cardieli*. Además, se han recuperado miles de fragmentos de cáscaras de tortuga asignadas al ootaxón Testudoolithidae, lo que parece indicar que el yacimiento se encontraba cerca de un área de nidificación de testudinos. También se han recuperado restos de invertebrados y plantas, conformando una representación de todo el ecosistema presente en esta zona durante el Eoceno medio (Luteciense medio).
- **Valoración científica:** este yacimiento tiene un alto valor científico ya que se trata del yacimiento tipo de la especie *Sobrarbesiren cardieli* (Díaz-Berenguer et al., 2018a), un taxón clave para entender los primeros pasos de la evolución de este grupo de mamíferos marinos. CS-41 es el yacimiento tipo del primer sirenio con extremidades posteriores funcionales de Eurasia y el más antiguo del oeste de Europa. Además, los fósiles de sirenio de CS-41 constituyen la colección más completa de un sirenio del Luteciense (Eoceno medio) del Viejo Mundo. Por otra parte, el yacimiento presenta gran riqueza faunística. La asociación fósil, que está compuesta por microfósiles y macrofósiles, comprende al menos 14 taxones de vertebrados distintos (más detalles en esta Tesis Doctoral).
- **Propuesta de actuación:** en los próximos años deben continuarse con las excavaciones sistemáticas del mismo, así como con la recogida de sedimento para la recuperación de microfósiles.



## 6) ÁREA CAMPORROTUNO

El área denominada Camporrotuno se localiza al oeste de la localidad que le da nombre y se incluye en el término municipal Aínsa-Sobrarbe.

En esta zona se han localizado nueve puntos fosilíferos, en los que principalmente se han encontrado restos fragmentarios de testudinos y mamíferos marinos del grupo de los sirenios, pero también se conoce la existencia de fósiles de otro grupo de mamíferos. Todos los yacimientos forman parte de la Fm. Sobrarbe.

### CAMPORROTUNO-1

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Camporrotuno-1 / CA-1
Localización geográfica	T. M. Aínsa-Sobrarbe / Camporrotuno
Titularidad del terreno/Uso	Particular / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica/Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	- Mammalia, Sirenia, cf. <i>Sobrarbesiren cardieli</i>

- **Antecedentes:** punto fosilífero desconocido hasta el momento.
- **Descripción del afloramiento:** barranquera en la que afloran lutitas marrones con alto contenido de bivalvos ostreidos de gran tamaño. Los restos de vertebrados recuperados aparecen *in situ* y desarticulados.
- **Actuaciones realizadas:** en este punto se recuperaron dos costillas de sirenio semicompletas. Las piezas fueron consolidadas y engasadas y posteriormente extraídas, debido al alto riesgo de destrucción que tenían en un corto periodo de tiempo. Parte de estas costillas ya se habían fragmentado y esparcido en fragmentos irrecuperables por la superficie del afloramiento.
- **Contenido fósil:** dos cortillas casi completas de mamífero sirenio preliminarmente asignadas a cf. *Sobrarbesiren cardieli*.
- **Valoración científica:** punto con valor científico bajo por tratarse de piezas aisladas de taxones ya conocidos en la Fm. Sobrarbe.
- **Propuesta de actuación:** sería necesario realizar una cata en este punto y ver si se trata de un nivel rico en fósiles con piezas completas.

## CAMPORROTUNO-PISTA

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	<b>Camporrotuno Pista / CA-</b>
Localización geográfica	<b>T. M. Aínsa-Sobrarbe / Camporrotuno</b>
Titularidad del terreno/Uso	<b>Particular / Pasto arbustivo (PR)</b>
Localización geológica/Edad	<b>Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense</b>
Listado faunístico	- <b>Chelonii indet. 2</b>

- **Antecedentes:** no se tenían antecedentes de la existencia de este punto fosilífero.
- **Descripción del afloramiento:** los restos se encontraron rodados en un montículo de lutitas grises en el que se observó, además, una gran acumulación de bivalvos ostreidos de gran tamaño. Algunos de los restos de vertebrados estaban incluidos en una matriz dura. Por lo tanto, los restos probablemente procedan de un nivel duro no identificado por el momento. Se observan bioturbaciones en algunas de las placas.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron una docena de fragmentos superficiales de placas de tortuga de varios centímetros de longitud. Posteriormente, en el laboratorio, se pegaron los fragmentos y resultaron ser placas bastantes completas. Probablemente, los fragmentos proceden de un punto cercano que no se pudo localizar.
- **Contenido fósil:** varios fragmentos de placas aisladas. En algunas de ellas, se conservan los bordes originales de la placa, así como las suturas de los escudos de queratina. Las placas carecen de ornamentación y se asignan Chelonii indet. 2. Se ha identificado una placa periferal y dos costales.
- **Valoración científica:** punto con escaso valor científico. Los restos recuperados son escasos y fragmentarios y pertenecen a grupos fósiles ya conocidos en la Fm. Sobrarbe.
- **Propuesta de actuación:** revisión anual de este punto para intentar localizar nuevos restos descubiertos por la erosión y las lluvias con el fin de identificar el nivel exacto de procedencia de los fósiles.

## CAMPORROTUNO 3-1

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Camporrotuno 3-1 / C3-1
Localización geográfica	T. M. Aínsa-Sobrarbe / Camporrotuno
Titularidad del terreno/Uso	Particular / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica/Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	- <i>Chelonii indet. 1.</i>

- **Antecedentes:** punto fosilífero desconocido hasta el momento.
- **Descripción del afloramiento:** pequeña barranquera en la que aflora una alternancia de lutitas marrones con niveles de potencia decimétrica de areniscas. Dentro de estos niveles, los fósiles de vertebrados aparecen tanto en los niveles blandos como en los duros. Además de los vertebrados, abundan los fósiles de invertebrados, entre los que se han identificado gasterópodos, ostreidos y *Teredolites*.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron varios fragmentos de placas de tortuga rodados y pequeñas acumulaciones de fragmentos *in situ*.
- **Contenido fósil:** restos fragmentarios de placas de tortuga, con una fuerte ornamentación, y por el momento asignadas a *Chelonii indet. 1.* Se han podido identificar dos placas costales.
- **Valoración científica:** punto con escaso valor ya que se trata de restos fragmentarios de grupos ya conocidos en la Fm. Sobrarbe.
- **Propuesta de actuación:** revisión de este punto en futuras prospecciones para localizar nuevos restos *in situ*.

## CAMPORROTUNO 3-1New

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Camporrotuno 3-1New / C3-1N
Localización geográfica	T. M. Aínsa-Sobrarbe / Camporrotuno
Titularidad del terreno/Uso	Particular / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica/Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	- Chelonii indet. 2

- **Antecedentes:** punto fosilífero desconocido hasta el momento.
- **Descripción del afloramiento:** los fósiles de vertebrados se encontraron rodados en superficie. Los restos proceden de un nivel de lutitas marrones, ricas en bivalvos ostreidos de gran tamaño y gasterópodos.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron algunos fragmentos de placas de tortuga dispersos por la superficie del afloramiento.
- **Contenido fósil:** varios fragmentos de pequeño tamaño de placas de tortuga. Aunque los restos son muy fragmentarios y están meteorizados, parece que carecen de ornamentación. Se clasifican preliminarmente como Chelonii indet. 2.
- **Valoración científica:** este punto carece de valor científico por tratarse de fósiles muy fragmentarios de grupos de los que ya se conocía su existencia en la Fm. Sobrarbe.
- **Propuesta de actuación:** revisión de este punto en futuras prospecciones para ver si aparecen nuevos restos en superficie y se puede localizar un nivel fosilífero.

## CAMPORROTUNO-7

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Camporrotuno-7 / CA-7
Localización geográfica	T. M. Aínsa-Sobrarbe / Camporrotuno
Titularidad del terreno / Uso	Particular / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica / Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Chelonii indet. 1</li> <li>- Chelonii indet. 2</li> <li>- Mammalia indet.</li> </ul>

- **Antecedentes:** no se tenían antecedentes de la existencia de este punto fosilífero.
- **Descripción del afloramiento:** barranquera en la que afloran niveles de lutitas marrones alternantes con niveles de arenisca, ambos de potencia métrica. Los fósiles de vertebrados se encontraron rodados en superficie. Además de los restos de vertebrados, se observaron abundantes gasterópodos de al menos 3 morfotipos diferentes y restos de crustáceos.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron algunos fragmentos de fósiles de vertebrados dispersos por la superficie para su posterior identificación.
- **Contenido fósil:** epífisis distal de un metápodo de mamífero indeterminado y fragmentos de pequeño tamaño de placas de tortuga. Además, existen más huesos de las extremidades anteriores pertenecientes a mamíferos marinos no sirenios en el Museo Paleontológico de Lamata.
- **Valoración científica:** punto con un alto valor científico, ya que se han localizado fósiles de mamíferos marinos no sirenios, y por lo tanto nuevos taxones presentes en la Fm. Sobrarbe.
- **Propuesta de actuación:** ya que en la prospección realizada no se observaron grandes acumulaciones de restos en superficie, por el momento, se descarta realizar una cata, y las futuras actuaciones se limitarán a revisar este punto para ver si aparecen nuevos restos.

## CAMPORROTUNO-8

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Camporrotuno-8 / CA-8
Localización geográfica	T. M. Aínsa-Sobrarbe / Camporrotuno
Titularidad del terreno / Uso	Particular / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica / Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Chelonii indet. 1</li> <li>- Chelonii indet. 2</li> <li>- Chelonii indet. 3</li> </ul>

- **Antecedentes:** punto fosilífero desconocido hasta el momento.
- **Descripción del afloramiento:** en este punto se observó una gran acumulación de fragmentos de placas de tortuga en un pequeño montículo de lutitas marrones. Intercalado en este nivel de lutitas, y por debajo de la acumulación de restos de testudinos, afloraba un nivel con muchos bivalvos de pequeño tamaño muy meteorizados.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron numerosos fragmentos de placas de tortuga en superficie. La gran acumulación observada parece indicar que no se trata de material rodado, si no que los fósiles se encuentran *in situ*, pero en proceso de destrucción por la meteorización.
- **Contenido fósil:** en este punto se han recogido varias docenas de fragmentos de placas de tortuga. Estos fragmentos parecen pertenecer al menos a 3 morfotipos de testudinos diferentes. El primer morfotipo presenta una ornamentación fuerte y carece de líneas de suturas para los escudos similares a las recuperadas en otros puntos (Chelonii indet. 1). El segundo morfotipo presenta una ornamentación fina en forma de punteados. A esta se superpone una ornamentación en líneas paralelas de mayor tamaño que el punteado. Además, se observan líneas de sutura para los escudos (Chelonii indet. 3). El tercer morfotipo presenta una ornamentación con crestas de pequeño tamaño y numerosos poros superficiales. Además, se observan unas líneas de sutura para los escudos muy marcadas (Chelonii indet. 2).
- **Valoración científica:** punto con científico medio, ya que se han observado tres taxones diferentes de testudinos. Existe, además, una alta probabilidad de encontrar ejemplares completos o semicompletos.
- **Propuesta de actuación:** en este punto se debe realizar una cata para evaluar el potencial paleontológico del yacimiento.

**CAMPORROTUNO-11-15**

<b>FICHA TÉCNICA</b>	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	<b>Camporrotuno 11-15 / CA-11-15</b>
Localización geográfica	<b>T. M. Aínsa-Sobrarbe / Camporrotuno</b>
Titularidad del terreno/Uso	<b>Particular / Pasto arbustivo (PR)</b>
Localización geológica/Edad	<b>Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense</b>
Listado faunístico	- <b>Chelonii indet. 2</b>

- **Antecedentes:** punto fosilífero desconocido hasta el momento.
- **Descripción del afloramiento:** barranquera en la que afloran niveles de lutita de potencia métrica, alternantes con niveles de arenisca de potencia decimétrica. En este punto, los fósiles de vertebrados aparecen rodados y no se localizó el nivel fosilífero. Se observaron, además, abundantes restos de bivalvos ostreidos.
- **Actuaciones realizadas:** se recogió un fragmento de vertebrado para su posterior identificación.
- **Contenido fósil:** fragmento de placa de tortuga muy gruesa y sin ornamentación asignada preliminarmente a Chelonii indet. 2.
- **Valoración científica:** punto con escaso valor científico, dada la escasez de restos de vertebrados y pertenecientes a grupos fósiles ya conocidos en la Fm. Sobrarbe.
- **Propuesta de actuación:** revisión de este punto en futuras prospecciones para localizar nuevos restos de vertebrados.

## CAMPORROTUNO-33

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Camporrotuno 33 / C33
Localización geográfica	T. M. Aínsa-Sobrarbe / Camporrotuno
Titularidad del terreno/Uso	Particular / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica/Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Chelonii indet. 1</li> <li>- Chelonii indet. 2</li> <li>- Mammalia, Sirenia indet.</li> </ul>

- **Antecedentes:** no se tenían antecedentes de la existencia de este punto.
- **Descripción del afloramiento:** los restos fósiles se encontraron aislados y rodados en una barranquera en la que afloran niveles de lutitas marrones, de potencia métrica, ricos en gasterópodos, y que se alternan con niveles de arenisca de potencia decimétrica. Algunos de los restos estaban cubiertos por fósiles de briozoos incrustantes.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron algunos restos de vertebrados para su posterior identificación.
- **Contenido fósil:** en este punto se recuperaron varios fragmentos del esqueleto axial asignados a mamíferos sirenios, así como fragmentos de placas de testudinos pertenecientes a dos taxones diferentes: Chelonii indet 1 y Chelonii indet. 2.
- **Valoración científica:** punto con escaso valor científico, dado el carácter fragmentario y aislado de los fósiles de vertebrados pertenecientes a grupos ya conocidos en la Fm. Sobrarbe.
- **Propuesta de actuación:** revisión de este punto en futuras prospecciones para localizar nuevos restos de vertebrados.



## CAMPORROTUNO

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Camporrotuno / CT
Localización geográfica	T. M. Aínsa-Sobrarbe / Camporrotuno
Titularidad del terreno / Uso	Particular / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica / Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	- Chelonii, Pleurodira, Podocnemididae, <i>Neochelys cf. salmanticensis</i>
Publicaciones	Pérez-García et al. (2013)

- **Antecedentes:** en este punto se conocía la existencia de fósiles de testudinos publicadas por Pérez-García et al. (2013), pero se desconocía su localización exacta.
- **Descripción del afloramiento:** barranquera en la que se alternan niveles de lutitas marrones, de potencia métrica, con niveles de arenisca de potencia decimétrica. Se observaron algunos fragmentos de placas de tortuga en superficie. Además de los restos de vertebrados, estos niveles son ricos en fragmentos de madera y *Teredolites*.
- **Actuaciones realizadas:** En este punto no se recogieron restos de vertebrados, pero sí fragmentos de madera, y *Teredolites* para el estudio del ambiente sedimentario del afloramiento.
- **Contenido fósil:** los restos publicados consisten en un espaldar y un plastrón parcialmente preservados, de aproximadamente 50 cm de longitud (Pérez-García et al., 2013, figure 2), asignados a la especie *Neochelys cf. salmanticensis*. Se trata de un género de testudinos de agua dulce, muy abundantes en el Eoceno de Europa.
- **Valoración científica:** a este punto se le asigna un valor científico medio ya que se ha realizado una publicación científica sobre los restos recuperados en él.
- **Propuesta de actuación:** revisión de este punto en futuras prospecciones por si aparecieran nuevos restos de vertebrados.

## 7) ÁREA LA PARDINA NORTE

El área denominada la Pardina Norte, se encuentra al norte de la localidad que le da nombre. En esta zona se conocía un yacimiento con abundantes restos fósiles de diferentes grupos de vertebrados, siendo uno de los yacimientos con mayor potencial de todos los expuestos en este anexo. Se han localizado dos nuevos puntos con fósiles en esta zona. Todos ellos están incluidos en el término municipal de Aínsa-Sobrarbe.

Geológicamente, los puntos fosilíferos se sitúan en la Fm Sobrarbe y en ellos se han identificado restos de varios taxones de testudinos, mamíferos sirenios y mamíferos indeterminados.

### LA PARDINA-7

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	<b>La Pardina-7 / L-7</b>
Localización geográfica	<b>T. M. Aínsa-Sobrarbe / La Pardina</b>
Titularidad del terreno/ Uso	<b>Privado / Pasto arbustivo (PR)</b>
Localización geológica/ Edad	<b>Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense</b>
Listado faunístico	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>Chelonii indet. 1</b></li> <li>- <b>Chelonii indet. 2</b></li> <li>- <b>Mammalia, Sirenia indet.,</b></li> <li>- <b>Mammalia indet.</b></li> </ul>

- **Antecedentes:** este afloramiento se descubrió en el contexto de la actuación DGA083/2009 realizada por el Grupo Aragosaurus-IUCA en el año 2009, en colaboración con Jesús Cardiel. En ese momento ya se puso de manifiesto la gran acumulación de fósiles presentes en este punto. En el año 2017, se realizó una nueva prospección en el yacimiento y se localizaron nuevos restos de mamíferos desconocidos en la Fm. Sobrarbe.

- **Descripción del afloramiento:** el afloramiento se sitúa en una pequeña barranquera en la que se observaron numerosos restos de vertebrados fósiles dispersos por la superficie, así como fósiles *in situ* y completos. Las facies se componen de lutitas grises con fósiles de vertebrados y abundantes restos de bivalvos, que alternan con finos niveles de areniscas.

- **Actuaciones realizadas:** en la nueva prospección realizada en este punto se recogieron varios fragmentos de huesos craneales rodados y, además, se extrajeron una vértebra sacra casi completa y una costilla de sirenio, siguiendo la metodología habitual para restos de vertebrados fósiles. Ambos fósiles estaban totalmente expuestos, por lo que se encontraban en alto riesgo de destrucción por la meteorología y la acción de las plantas.

- **Contenido fósil:** en este punto existen dos taxones de testudinos diferentes. Se han recuperado placas con ornamentación asignadas a *Chelonia* indet. 1 y placas finas sin ornamentación asignadas a *Chelonia* indet. 2. Cabe destacar la recuperación de una placa costal

completa, así como una vértebra de testudino. Durante la prospección realizada en el año 2009, se observó la presencia de caparazones completos o semicompletos en el nivel fosilífero. Además, se han podido diferenciar dos taxones diferentes de mamíferos. Por un lado, se han recuperado elementos del esqueleto axial de sirenios, y por otro, elementos del autopodio de un mamífero indeterminado de gran talla.

- **Valor científico:** L-7 es uno de los afloramientos más importantes de los incluidos en este catálogo. La gran abundancia de fósiles, su buen estado de conservación, junto con la gran diversidad de especies identificadas, siendo algunas de ellas únicas en la Fm. Sobrarbe, hace que este tenga un alto valor científico.

- **Propuesta de actuación:** en este punto se debe llevar a cabo una primera excavación paleontológica, a la mayor brevedad posible. El nivel fosilífero es muy superficial y el afloramiento se sitúa en una barranquera, lo que facilita a una rápida erosión del nivel fosilífero y la posibilidad de una destrucción rápida de los restos rodados.

**LA PARDINA NEW-1 (LPN1)**

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	<b>La Pardina new-1 / LPN1</b>
Localización geográfica	<b>T. M. Aínsa-Sobrarbe / La Pardina</b>
Titularidad del terreno/Uso	<b>Particular / Pasto arbustivo (PR)</b>
Localización geológica/Edad	<b>Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense</b>
Listado faunístico	- <b>Chelonii indet. 2</b>

- **Antecedentes:** punto fosilífero desconocido hasta el momento.
- **Descripción del afloramiento:** amplio afloramiento surcado por regueros en el que se encontró una pequeña acumulación de fragmentos de placa de tortuga. Las facies se componen de una alternancia de paquetes de lutitas, de espesor métrico, y abundantes bivalvos, con niveles de arenisca de poca potencia.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron algunos fragmentos de restos de vertebrados expuestos en la superficie de afloramiento.
- **Contenido fósil:** fragmentos de placas de tortuga muy finas y carentes de ornamentación asignadas preliminarmente a *Chelonii indet. 2*.
- **Valoración científica:** punto con escaso valor científico por tratarse de restos fragmentarios de un único taxón de tortuga.
- **Propuesta de actuación:** revisión de este punto en futuras prospecciones para ver si aparecen nuevos restos de vertebrados.

**LA PARDINA NEW-2 (LPN2)**

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	<b>La Pardina new-1 / LPN1</b>
Localización geográfica	<b>T. M. Aínsa-Sobrarbe/ La Pardina</b>
Titularidad del terreno/ Uso	<b>Particular / Pasto arbustivo (PR)</b>
Localización geológica/ Edad	<b>Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense</b>
Listado faunístico	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>Chelonii indet. 1</b></li> <li>- <b>Chelonii indet. 2</b></li> <li>- <b>Mammalia, Sirenia indet.</b></li> </ul>

- **Antecedentes:** punto fosilífero desconocido hasta el momento.
- **Descripción del afloramiento:** alternancia de paquetes de lutitas de espesor métrico con abundantes bivalvos y niveles de arenisca de poca potencia. Los fósiles se encontraron rodados en superficie en una amplia zona surcada por regueros.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron algunos fragmentos de restos de vertebrados expuestos en la superficie del afloramiento.
- **Contenido fósil:** fragmentos de placas de tortuga con fuerte ornamentación asignadas preliminarmente Chelonii indet. 1, fragmentos de placas sin ornamentación asignados a Chelonii indet. 2, y fragmentos de huesos del esqueleto axial también pertenecientes a testudinos. Además, se encontraron fragmentos aislados de costillas asignadas a mamíferos sirenios indeterminados.
- **Valoración científica:** a pesar de que se han identificado al menos tres taxones diferentes, pertenecen a grupos ya conocidos en la Fm. Sobrarbe, y son muy fragmentarios. Así que el valor científico de este punto es bajo.
- **Propuesta de actuación:** por la acumulación de restos observada en superficie, es necesario realizar una cata para valorar la existencia de fósiles completos.

## 8) ÁREA LA PARDINA SUR

El área llamada La Pardina Sur se localiza al sureste de la localidad que le da nombre. En esta zona se localizaron , tres afloramientos con fósiles de vertebrados durante la actuación DGA083/2009. En el transcurso de esta Tesis Doctoral se ha localizado un nuevo punto fosilífero con restos de vertebrados. Todos ellos forman parte del término municipal Aínsa-Sobrarbe.

Los puntos fosilíferos localizados en el área de La Pardina Sur se encuentran en la Fm. Sobrarbe y se caracterizan principalmente por su riqueza en fósiles de testudinos de diferentes especies y asociadas a diferentes hábitats. También se conoce la existencia de fósiles de mamíferos sirenios procedentes de esta zona. Cabe destacar el yacimiento A-32, en el que se ha recuperado un caparazón de testudino muy completo que está en proceso de preparación.

### LA PARDINA-30

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	<b>La Pardina-30 / A-30</b>
Localización geográfica	<b>T. M. Aínsa-Sobrarbe / La Pardina</b>
Titularidad del terreno/Uso	<b>Particular / Pasto arbustivo (PR)</b>
Localización geológica/Edad	<b>Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense</b>
Listado faunístico	- <b>Chelonii, Cryptodira, Carettochelyidae, <i>Allaeochelys</i> sp.</b>
Publicaciones	- <b>Pérez-García et al. (2013)</b>

- **Antecedentes:** el punto fosilífero A-30 se localizó durante las prospecciones realizadas en el año 2009 (actuación DGA083/2009) por el Grupo Aragosaurus IUCA de la Universidad de Zaragoza. Restos de testudinos procedentes de este yacimiento fueron publicados por Pérez-García et al. (2013).
- **Descripción del afloramiento:** los fósiles se localizan en un nivel de lutitas marrones de varios metros de potencia, que aflora en una gran extensión de terreno surcado por pequeñas barranqueras. Este nivel presenta una gran abundancia de restos de bivalvos ostreidos y navajas.
- **Actuaciones realizadas:** durante la revisión y prospección de este afloramiento, no se observaron nuevos restos de vertebrados en superficie.
- **Contenido fósil:** los restos recuperados en A-30 consisten en numerosas placas de tortuga correspondientes tanto al peto como al espaldar. Algunas están descritas como *Allaeochelys* sp. (Pérez-García et al., 2013, figure 3) y otras asignadas a la familia Testudinidae (Pérez-García et al., 2013, figure 5). Por el momento, se trata del único afloramiento en el que se ha identificado más de un taxón de testudinos y, además, correspondientes a diferentes hábitats.

*Allaeochelys* es un género de testudinos acuático que pueden habitar tanto en agua dulce como en medios con aguas salobres, mientras que los testudínidos son terrestres.

- **Valoración científica:** este afloramiento tiene un valor científico medio, ya que en él se han recuperado restos de varios taxones diferentes de tortuga. Se trata del único punto donde se han encontrado fósiles de *Allaeochelys* sp.
- **Propuesta de actuación:** este punto deber prospectarse con asiduidad porque existe la posibilidad de que aparezcan nuevos restos de vertebrados.

## LA PARDINA-31

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	<b>La Pardina-31 / A-31</b>
Localización geográfica	<b>T. M. Aínsa-Sobrarbe / La Pardina</b>
Titularidad del terreno/Uso	<b>Particular / Pasto arbustivo (PR)</b>
Localización geológica/Edad	<b>Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense</b>
Listado faunístico	- <b>Mammalia, Sirenia indet.</b>

- **Antecedentes:** el punto A-31 fue localizado en las prospecciones llevadas a cabo en la actuación DGA083/2009 por miembros del Grupo Aragosaurus-IUCA de la Universidad de Zaragoza, en colaboración con Jesús Cardiel. Aunque en esta prospección no se encontraron nuevos restos, se conoce la existencia de costillas de sirenio en este punto.
- **Descripción del afloramiento/Geología:** A-31 se encuentra a pocos metros de A-30, afloramiento arriba mencionado, y en los mismos niveles de lutitas marrones.
- **Actuaciones realizadas:** en las prospecciones realizadas durante el transcurso de esta Tesis Doctoral, no se observaron esquilas de hueso en superficie, lo que indica que probablemente los fósiles anteriormente recuperados eran piezas aisladas y no había una gran acumulación fósiles de vertebrados.
- **Contenido fósil:** restos aislados del esqueleto axial (costillas), preliminarmente asignadas a mamíferos sirenios que actualmente se encuentran en el Museo Paleontológico de Lamata.
- **Valoración científica:** los restos recuperados en este afloramiento son restos aislados del esqueleto axial de sirenio de los que ya se han recuperado numerosas piezas en distintos puntos de la Fm. Sobrarbe, por lo que, por el momento, se le da un valor bajo.
- **Propuesta de actuación:** este punto deber ser revisado en futuras prospecciones, ya que existe la posibilidad de que aparezcan nuevos restos de vertebrados.



**LA PARDINA-32**

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	<b>La Pardina-32 / A-32</b>
Localización geográfica	<b>T. M. Aínsa-Sobrarbe / La Pardina</b>
Titularidad del terreno/Uso	<b>Particular / Paso arbustivo (PR)</b>
Localización geológica/Edad	<b>Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense</b>
Listado faunístico	<ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>Chelonii, Pleurodyra indet.</b></li> <li>- <b>Crocodylia indet.</b></li> <li>- <b>Mammalia, Sirenia indet.</b></li> </ul>

- **Antecedentes:** La Pardina-32 fue descubierto en las prospecciones realizadas en 2009 (actuación DGA083/2009) por el Grupo Aragosaurus-IUCA, en colaboración con Jesús Cardiel. Durante estas prospecciones se identificó un caparazón de tortuga parcialmente completo y expuesto. Durante el mes de noviembre de 2017, se extrajo este caparazón en una actuación de urgencia llevada a cabo por miembros del Grupo Aragosaurus, entre los que se encuentra la autora de esta Tesis Doctoral. Los restos estaban deteriorándose debido a la erosión y la acción de las plantas.
- **Descripción del afloramiento:** los fósiles se localizan en un nivel de lutitas arenosas de varios metros de potencia, que aflora en una gran extensión de terreno surcado por pequeñas barranqueras. Además, en este nivel se observó una gran concentración de fósiles de bivalvos ostreidos y navajas, superior a la observada en el resto de los puntos fosilíferos de la zona, así como numerosos fósiles de vegetales.
- **Actuaciones realizadas:** durante esta prospección no se localizaron nuevos restos de vertebrados en superficie.
- **Contenido fósil:** caparazón de tortuga parcialmente completo que conserva el peto y aproximadamente la mitad del espaldar. Este material está siendo restaurado en el Área de Paleontología de la Universidad de Zaragoza. Por su semejanza al caparazón de tortuga recuperado en el yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41, este ejemplar ha sido preliminarmente asignado al infraorden de testudinos Pleurodira. Además de esta tortuga, se recuperó un diente aislado de cocodrilo y se conoce la existencia de dientes de sirenio procedentes de este mismo punto.
- **Valoración científica:** la presencia de varios taxones diferentes en este yacimiento, así como la recuperación de ejemplares completos en el caso de las testudinos, hace que este punto tenga un interés científico medio.
- **Propuesta de actuación:** se deben realizar prospecciones continuas en este punto, dada la alta posibilidad de que aparezcan nuevos restos de vertebrados.

## LA PARDINA-32 NEW (A-32N)

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	La Pardina-32 new/ A-32N
Localización geográfica	T. M. Aínsa-Sobrarbe / La Pardina
Titularidad del terreno/Uso	Particular / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica/Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	- Chelonii indet. 2

- **Antecedentes:** se trata de un punto fosilífero nuevo desconocido hasta el momento.
- **Descripción del afloramiento:** Nivel de lutitas marrones de varios metros de potencia. El punto exacto del que procedían los fósiles no pudo ser localizado pero la conservación del ejemplar, parcialmente completo y sin evidencias claras de una meteorización prolongada, indica que habría sufrido un desplazamiento muy pequeño desde su nivel de origen, y que su desprendimiento habrá sido reciente. En este nivel también se encontraron bivalvos y *Teredolites*.
- **Actuaciones realizadas:** en este punto se recogieron varios fragmentos rodados de placa de tortuga, algunos de los cuales pudieron ser pegados posteriormente formando una placa de gran tamaño.
- **Contenido fósil:** placa de tortuga parcialmente completa de aproximadamente 10 cm de longitud que carece de ornamentación, y varios fragmentos más. Por el momento, se ha asignado a *Chelonii indet. 2*.
- **Valoración científica:** punto con escaso valor científico, dada la escasez de restos pertenecientes a grupos fósiles ya conocidos en la Fm. Sobrarbe.
- **Propuesta de actuación:** en los próximos años se recomienda revisar este punto con el objetivo de recuperar nuevos fósiles rodados e identificar su punto exacto de procedencia de los fósiles.

## 9) ÁREA SAMITIER

El área de Samitier se localiza al oeste de la localidad de Samitier y abarca los términos municipales de La Fueva y Aínsa-Sobrarbe.

En esta zona se han localizado cinco puntos fosilíferos en los que principalmente se han identificado restos de mamíferos marinos del grupo de los sirenios. Cabe destacar el descubrimiento de una mandíbula completa con dentición de un mamífero perisodáctilo del grupo de los lofidóntidos en el yacimiento Casa Monclús 3, y la existencia de una mandíbula de cocodrilo procedente de esta área. Todos los puntos se sitúan en la Fm. Sobrarbe.

### SAMITIER 2

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Samitier 2 / S2
Localización geográfica	T.M. La Fueva / Samitier
Titularidad del terreno / Uso	Particular / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica / Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	- Vertebrata indet.

- **Antecedentes:** punto desconocido hasta el momento, pero existen restos que proceden de esta localización en el Museo Paleontológico de Lamata.
- **Descripción del afloramiento:** los restos debieron aparecer en un montículo de lutitas, suprayacente sobre una extensa capa de areniscas. Las facies observadas en esta zona consisten en alternancias de niveles de lutitas marrones, de potencia métrica, y niveles de arenisca de muy poca potencia con abundantes gasterópodos.
- **Actuaciones realizadas:** en esta campaña de prospección no se observaron más esquilas de vertebrados en superficie.
- **Contenido fósil:** por las descripciones proporcionadas sobre los fósiles presentes en este punto, los restos han sido atribuidos a vertebrados indeterminados.
- **Valoración científica:** este punto carece de valor científico ya que los restos son escasos y fragmentarios.
- **Propuesta de actuación:** Este punto debe ser revisado en futuras prospecciones porque cabe la posibilidad de que aparezcan nuevos restos.

## SAMITIER 2.1

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Samitier 2.1 / S2.1
Localización geográfica	T.M. La Fueva / Samitier
Titularidad del terreno / Uso	Particular / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica / Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	- Mammalia, Sirenia indet.?

- **Antecedentes:** no se conocía la existencia de este punto fosilífero hasta este momento.
- **Descripción del afloramiento:** esquirlas de hueso rodadas en un afloramiento de varios metros de extensión. Las facies observadas en esta zona consisten en alternancias de niveles de lutitas marrones, de potencia métrica, con niveles de arenisca de muy poca potencia con abundantes restos de vertebrados y galerías. No se pudo localizar el punto exacto del que procedían los restos, porque no se observaron fósiles *in situ*.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron esquirlas superficiales con el objetivo de identificar los restos posteriormente.
- **Contenido fósil:** aunque los restos son muy fragmentarios, sus características histológicas parecen indicar que pertenecen a mamíferos del grupo de los sirenios.
- **Valoración científica:** punto con escaso valor científico, dada la escasez de restos encontrados muy fragmentarios.
- **Propuesta de actuación:** revisión de este punto en futuras prospecciones para localizar nuevos restos, así como, el nivel del que proceden los fósiles de vertebrados.

## SAMITIER 3

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Samitier 3/S3
Localización geográfica	T.M. La Fueva / Samitier
Titularidad del terreno/Uso	Particular / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica/Edad	Cuenca de Aínsa/ Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Chelonii indet. 1</li> <li>- Crocodylia indet.</li> <li>- Mammalia, Sirenia indet.</li> </ul>

- **Antecedentes:** la localización de este yacimiento era desconocida hasta el momento, pero varios restos postcraneales de sirenio, así como restos craneales de cocodrilos procedentes de este punto se encuentran expuestos en el Museo paleontológico de Lamata.
- **Descripción del afloramiento:** en esta zona se localizaron varios puntos con fósiles de vertebrados. El nivel de lutitas en el que se localizan los restos de vertebrados es continuo y tiene una potencia aproximada de 1 metro. Se observaron fósiles en superficie en varios puntos, en una pequeña extensión de terreno a pocos metros unos de otros. En uno de ellos, denominado S3A, se observaron numerosos fragmentos de vértebras y costillas de mamíferos sirenios, junto con fragmentos de placas de tortuga *in situ*. En el punto denominado S3B, se recuperó con anterioridad una mandíbula de cocodrilo de gran tamaño asignada preliminarmente a Crocodylia y expuesta también en el Museo paleontológico de Lamata. Durante esta prospección no se observaron más fósiles en superficie en este punto. En el punto S3C, se reconoció una costilla de sirenio en superficie, en el lecho de un pequeño curso de agua. Debido a que el fósil estaba muy húmedo, se descartó extraerlo para evitar su destrucción. Además, cerca de estos puntos afloraba, en una gran extensión, el nivel de areniscas infrayacente al nivel de lutitas anteriormente mencionado, donde se localizaron varias costillas de sirenio en superficie. A pesar del riesgo de meteorización y erosión de los fósiles, dada la dureza de los materiales, se descartó extraerlas durante esta campaña de campo. Para evitar un mayor deterioro, se consolidaron estas piezas.
- **Actuaciones realizadas:** ninguna.
- **Contenido fósil:** restos completos del esqueleto axial de mamíferos sirenios, fragmentos de placas de tortuga asignados a Chelonii indet 1 y una mandíbula muy completa asignada preliminarmente a Crocodylia indet.
- **Valoración científica:** se trata de uno de los puntos más ricos en fósiles de los afloramientos descritos en este anexo. Se han recuperado fósiles completos pertenecientes a varios taxones diferentes de vertebrados, incluyendo una mandíbula completa de cocodrilo. Se le asigna un valor científico alto.
- **Propuesta de actuación:** en esta zona se debe realizar una primera excavación paleontológica del punto S3A y ver su potencial como yacimiento paleontológico. Primero,

## *ANEXO 5*

es recomendable realizar una cata para evaluar la presencia de más restos de vertebrados. Se ha identificado el nivel fosilífero con abundantes restos de mamíferos marinos y testudinos.

**SAMITIER S4**

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	<b>Samitier 4 / S4</b>
Localización geográfica	<b>T.M. La Fueva / Samitier</b>
Titularidad del terreno / Uso	<b>Particular / Pasto arbustivo (PR)</b>
Localización geológica / Edad	<b>Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense</b>
Listado faunístico	- <b>Mammalia, Sirenia indet.</b>

- **Antecedentes:** en este punto se conocía la existencia de fósiles de sirenios que actualmente se encuentran en el Museo Paleontológico de Lamata.
- **Descripción del afloramiento:** los restos debieron aparecer en un montículo de lutitas, suprayacente sobre una extensa capa de areniscas. Las facies observadas consisten en alternancias de niveles de lutitas marrones, de potencia métrica, con niveles de arenisca de poca potencia
- **Actuaciones realizadas:** en esta campaña de prospección no se observaron más esquilas de vertebrados en superficie.
- **Contenido fósil:** huesos del esqueleto axial (costillas) de mamíferos sirenios.
- **Valoración científica:** este punto carece de valor científico, ya que no se han podido localizar más restos en superficie.
- **Propuesta de actuación:** este punto debe ser revisado en futuras prospecciones porque cabe la posibilidad de que aparezcan nuevos restos.

## SAMITIER 5

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Samitier 5 / S5
Localización geográfica	T.M. La Fueva / Samitier
Titularidad del terreno / Uso	Particular / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica / Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	- Vertebrata indet.

- **Antecedentes:** no se conocía la existencia de este punto fosilífero hasta este momento.
- **Descripción del afloramiento:** esquirlas de hueso rodadas en un afloramiento de varios metros de extensión. Las facies observadas consisten en alternancias de niveles de lutitas marrones, de potencia métrica, con niveles de arenisca de muy poca potencia. No se pudo localizar el punto exacto del que procedían los restos, porque no se observaron fósiles *in situ*.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron esquirlas superficiales con el objetivo de identificar los restos posteriormente.
- **Contenido fósil:** los restos son muy fragmentarios, por lo que por el momento se han asignado a vertebrados indeterminados.
- **Valoración científica:** punto con escaso valor científico, dada la escasez de restos encontrados muy fragmentarios.
- **Propuesta de actuación:** revisión de este punto en futuras prospecciones para localizar nuevos restos, así como, el nivel del que proceden.



## CASA MONCLÚS 3

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Casa Monclús 3 / M3
Localización geográfica	T.M. Aínsa-Sobrarbe / Samitier
Titularidad del terreno/Uso	Particular / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica/Edad	Cuenca de Aínsa / Fm Sobrarbe / Luteciense
Listado faunístico	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Chelonii indet.</li> <li>- Mammalia, Perissodactyla, Lophiodontidae indet.</li> </ul>

- **Antecedentes:** punto desconocido hasta el momento.
- **Descripción del afloramiento:** los fósiles se encontraron en una zona abarrancada en la que afloran niveles de lutitas gris oscuro, intercalados con pequeños estratos de arenisca. Dentro del paquete de lutitas aparecen nódulos arenosos y niveles milimétricos de carbón. Este mismo nivel contenía, además, invertebrados como los ostreídos y *Teredolites*.
- **Actuaciones realizadas:** extracción de una mandíbula de mamífero perisodáctilo siguiendo la metodología habitual utilizada en los yacimientos de vertebrados fósiles: consolidado de la pieza, limpieza del contorno y engasado (para más detalles véase el capítulo 2 de esta Tesis Doctoral). Además de la mandíbula, se extrajo un incisivo aislado, probablemente perteneciente al mismo ejemplar, y se recogieron 25 kg de sedimento para lavarlo y triarlo y buscar microfósiles de vertebrados. Tras la recuperación de la pieza, se volvió a tapar la cata realizada de aproximadamente 1,5 m x 1 m.
- **Contenido fósil:** mandíbula completa con series dentales izquierda y derecha completas e incisivo, asignados a la familia de mamíferos terrestres Lophiodontidae (*Perissodactyla*). En el sedimento triado no se han encontrado fósiles.
- **Valoración científica:** la presencia de un nuevo taxón hasta el momento desconocido en la Fm. Sobrarbe (el lofidóntido) y correspondiente a un grupo de perisodáctilos del que existe poco registro en el Luteciense de la península ibérica, así como la recuperación de piezas completas, hace que este punto tenga un valor científico medio-alto.
- **Propuesta de actuación:** en la cata realizada no se encontraron más restos fósiles, por lo que parece que se trata de una pieza aislada. No obstante, es necesario realizar varias catas alrededor de donde ha salido la mandíbula, con el fin de averiguar si se trata de un resto aislado o existe una acumulación de fósiles de vertebrados importante. En este caso, se prepararía una primera excavación paleontológica sistemática.

## CASA MONCLÚS 4

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento /Abreviatura	<b>Casa Monclús 4 / M4</b>
Localización geográfica	<b>T.M. Aínsa-Sobrarbe / Samitier</b>
Titularidad del terreno/Uso	<b>Particular / Pasto arbustivo (PR)</b>
Localización geológica/Edad	<b>Cuenca de Aínsa /Fm Sobrarbe /Luteciense</b>
Listado faunístico	- <b>Chelonii indet.</b>

- **Antecedentes:** no se conocía la existencia de este punto fosilífero hasta este momento.
- **Descripción del afloramiento:** restos rodados en un afloramiento de varios metros de extensión. Las facies observadas consisten en alternancias de niveles de lutitas marrones, de potencia métrica, con niveles de arenisca de muy poca potencia. No se pudo localizar el punto exacto del que procedían los restos, porque no se observaron fósiles *in situ*.
- **Actuaciones realizadas:** se recogieron esquirlas superficiales con el objetivo de identificar los restos posteriormente.
- **Contenido fósil:** los restos pertenecen a testudinos, pero están muy alterados por la meteorización, por lo que no se puede distinguir la presencia o ausencia de una ornamentación superficial.
- **Valoración científica:** punto con escaso valor científico, dada la escasez de restos encontrados muy fragmentarios.
- **Propuesta de actuación:** revisión de este punto en futuras prospecciones para localizar nuevos restos, así como, el nivel del que proceden.

## 10) ÁREA MESÓN DE LIGÜERRE

El área denominada Mesón de Ligüerre se sitúa al sureste de la localidad de Ligüerre de Cinca y pertenece al término municipal de Abizanda. En esta zona se ha localizado un único punto con fósiles de vertebrados identificados como mamíferos sirenios. Geológicamente, es el único punto que parece localizarse en la Fm. San Vicente.

### MESÓN DE LIGÜERRE (ML)

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento /Abreviatura	Mesón de Ligüerre / ML
Localización geográfica	T.M. Abizanda/ Ligüerre de Cinca
Titularidad del terreno/Uso	Pública / Pasto arbustivo (PR)
Localización geológica/Edad	Cuenca de Aínsa / Fm San Vicente? / Luteciense
Listado faunístico	- Mammalia, Sirenia indet.

- **Antecedentes:** no se tenían antecedentes de la existencia de este punto fosilífero.
  - **Descripción del afloramiento:** los restos fósiles se recogieron en una zona de barranquera dispersos por la superficie. Algunos de los fragmentos de hueso aparecían en una matriz caliza con abundantes nummulites. Estos niveles calizos, de poca potencia, aparecen intercalados en niveles de lutitas de potencia métrica y con abundantes restos de gasterópodos, equinodermos y galerías de invertebrados. Por el momento, no se ha podido identificar el estrato del que procedían los fósiles de vertebrados. Tanto por la litología como por el contenido fósil, estos niveles parecen corresponder con las facies de prodelta de la Fm. San Vicente.
  - **Actuaciones realizadas:** se recogieron fragmentos de hueso dispersos por la superficie, así como moldes de los huesos fósiles.
  - **Contenido fósil:** abundantes fragmentos del esqueleto axial (costillas y vértebras) asignadas a mamíferos sirenios indeterminados embebidos en una matriz carbonatada. Al tratarse de fragmentos aislados de pequeño tamaño, no se han podido asignar a ninguna especie en concreto.
  - **Valoración científica:** si se confirma que los restos de vertebrados fósiles se encuentran en la Fm. San Vicente, se trataría de los restos de sirenio más antiguos localizados en la Cuenca de Aínsa. Ahora bien, se trata de restos aislados y fragmentarios, por lo que, por el momento, este punto tiene un alto científico medio.
- Propuesta de actuación:** en este punto deben realizarse nuevas prospecciones para localizar el nivel de procedencia de los fósiles, hasta el momento desconocido.

## 11) ÁREA BARRANCO CAJIGAR

El área llamada Barranco Cajigar se localiza al sur de la localidad de Lamata y se incluye dentro del término municipal de Abizanda. Se desconocía la existencia de puntos fosilíferos en esta zona, y a diferencia del resto de puntos descritos en este anexo, los fósiles encontrados se localizan en la Fm Escanilla, formación suprayacente a la Fm. Sobrarbe. En esta área se ha encontrado un único punto fosilífero con restos de vegetales, testudinos y cocodrilos.

### BARRANCO CAJIGAR

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	<b>Barranco Cajigar / BC</b>
Localización geográfica	<b>T. M. Abizanda / Lamata</b>
Titularidad del terreno/ Uso	<b>Particular / Forestal (FO)</b>
Localización geológica/ Edad	<b>Cuenca de Aínsa / Fm Escanilla / Luteciense sup-Priaboniense</b>
Listado faunístico	- <b>Chelonii indet.</b> - <b>Crocodylia indet.</b>

- **Antecedentes:** hasta el momento se desconocía la existencia de fósiles en esta zona.
- **Descripción del afloramiento:** los fósiles se localizan en una barranquera y en bloques caídos procedentes de niveles de conglomerados y areniscas de potencia métrica con estratificación cruzada. Estos niveles se han identificado como facies de canal pertenecientes a la Fm Escanilla tanto por su litología como por la geometría de los cuerpos. En la base de los conglomerados aparecen niveles más arenosos en los que se observan restos vegetales.
- **Actuaciones realizadas:** los fósiles se encuentran incluidos en las areniscas y conglomerados, por lo que los fósiles se fotografiaron para registrar su existencia, pero no se recogieron.
- **Contenido fósil:** en este punto se encontraron un caparazón parcial de tortuga, un diente de crocodilio y restos indeterminados de vertebrados. La conservación del material, así como la ausencia de bibliografía referente a fósiles de vertebrados en esta formación, impide por el momento realizar asignaciones taxonómicas más concretas. Además de los restos de vertebrados, se identificó un nivel con numerosos restos vegetales.
- **Valoración científica:** este punto tiene un valor científico medio por tratarse de los únicos fósiles localizados en la Fm. Escanilla, de edad Luteciense superior- Priaboniense. Se trata de los fósiles de vertebrados más modernos encontrados hasta el momento en la Cuenca de Aínsa. Ahora bien, se trata de restos aislados y fragmentarios.
- **Propuesta de actuación:** los fósiles encontrados en este punto deberían extraerse lo antes posible, fundamentalmente el fragmento de caparazón, ya que se encuentra en riesgo de destrucción por el agua.

## 12) ÁREA JÁNOVAS

El área de Jánovas se localiza al sur de la localidad que le da nombre y dentro del término municipal de Fiscal.

En esta zona se ha localizado un único yacimiento en el que se recuperó un esqueleto de mamífero sirenio articulado. Por el momento, la edad del material no está clara y es necesario hacer un estudio geológico detallado. Preliminarmente y de acuerdo con las cartografías existentes se incluye en la Fm. Sobrarbe.

### JÁNOVAS / JA-1

FICHA TÉCNICA	
Nombre del yacimiento / Abreviatura	Jánovas / JA-1
Localización geográfica	T. M. Fiscal / Jánovas
Titularidad del terreno/Uso	Particular / Improductivos (IM)
Localización geológica/Edad	Fm Boltaña? / Ypresiense sup?- Luteciense inf.
Listado faunístico	- Mammalia, Sirenia indet.
Publicaciones	Díaz-Berenguer et al. (2017b) Gaignason et al. (2016)

- **Antecedentes:** los restos de sirenio encontrados en las cercanías de Jánovas se extrajeron en el año 2012, dado el deterioro que estaban sufriendo los fósiles. Por el momento, el material se encuentra a la espera de ser restaurado una vez se disponga de la financiación necesaria.
- **Descripción del afloramiento:** los fósiles se localizaban en la parte alta de un barranco en un bloque caído. Los niveles que afloran en este punto son areniscas con alto contenido en invertebrados y dientes de tiburón. La formación a la que pertenecen estos materiales no está clara aún. Gaignason et al. (2016) proponen que se localizan en la Fm. Boltaña, Díaz-Berenguer et al. (2017b) lo incluyen erróneamente en la parte inferior de la Fm. Sobrarbe, mientras que ahora son se descarta que puedan pertenecer al Grupo Hecho.
- **Actuaciones realizadas:** en esta campaña no se realizó ninguna actuación en este punto.
- **Contenido fósil:** esqueleto articulado de un mamífero sirenio, por el momento indeterminado, que conserva el esqueleto axial y algunos huesos de las extremidades.
- **Valoración científica:** este punto tiene un valor científico medio-alto por tratarse de un esqueleto articulado, además de ser el único recuperado en toda la Cuenca de Aínsa.
- **Propuesta de actuación:** en este punto deben realizarse prospecciones porque existe la posibilidad de que aparezcan nuevos restos.

-

**Anexo 6. Publicaciones.**

**Artículos científicos**

**Díaz-Berenguer, E.**, Houssaye, A., Badiola, A., y Canudo, J. I., 2019. The Hind Limbs of *Sobrarbesiren cardieli* (Eocene, Northeastern Spain) and New Insights into the Locomotion Capabilities of the Quadrupedal Sirenians. *Journal of Mammalian Evolution*, 1-27. Factor de Impacto (JCR) en 2018: 2.082. Área Temática: Zoology.

Pérez-García, A., **Díaz-Berenguer, E.**, Badiola, A., y Canudo, J. I., 2019. An unexpected finding: identification of the first complete shell of the Franco-Belgian middle Eocene littoral pleurodiran turtle *Eocenchelus eremberti* in Spain. *Historical Biology*, 1-7. Factor de Impacto (JCR) en 2018: 1.489. Área Temática: Paleontology.

**Díaz-Berenguer, E.**, Badiola, A., Moreno-Azanza, M., y Canudo, J. I., 2018a. First adequately-known quadrupedal sirenian from Eurasia (Eocene, Bay of Biscay, Huesca, northeastern Spain). *Scientific Reports*, 8 (1), 5127. Factor de Impacto (JCR) en 2018: 4.011. Área temática: Multidisciplinary.

Moreno-Azanza, M., **Díaz-Berenguer, E.**, Silva-Casal, R., Pérez-García, A., Badiola, A., Canudo, J.I. (aceptado). A dismantled *Eocenchelus* (Testudines, Pleurodira) rookery in an Eocene deltaic plain (Sobrarbe Fm, Lutetian, northern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.

**Publicaciones en congresos:**

**Díaz-Berenguer, E.**, Badiola, A., Canudo, J., 2017. Unexpected abundance of Lutetian sirenian fossil sites from the southern Pyrenees (Huesca, Spain). Eight International Meeting of Secondary adaptation of tetrapods to life in water, (O. Hampe, D. Schwarz and M. Voss, eds.) Berlín, 3-8 April, Abstract volume, p. 26.

**Díaz-Berenguer, E.**, Silva Casal, R., Badiola, A., Canudo, J.I., Payrós, A., Aurell, M., 2016. The oldest sirenian remain from Europe (early Lutetian, Huesca, Spain). 14th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists, Haarlem, The Netherlands, 6-10 July 2016 – Abstract Volume, p. 153.

**Capítulos de libros**

**Díaz-Berenguer, E.**, Badiola, A., Canudo, J.I. y Astibia, H. (2018b) **El retorno de los mamíferos al medio acuático: sirenios del Eoceno del Golfo de Bizkaia.** A. Badiola, A. Gomez-Olivencia y X.Pereda Suberbiola (Eds.). *Registro fósil de los Pirineos occidentales. Bienes de interés paleontológico y geológico. Proyección social.* Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria Gasteiz, 151-160.

**Otras publicaciones**

**Díaz-Berenguer, E.**, Badiola Kortabitarte, A., Moreno-Azanza, M., Silva-Casal, R., Puértolas-Pascual, E. y Canudo, J.I. (2017). “**Reconstruyendo un yacimiento de fósiles de vertebrados del Eoceno: los sirenios de Sobrarbe**”. SOBRARBE, Revista del Centro de Estudios de Sobrarbe, nº 16, pp. 253-263.





# The Hind Limbs of *Sobrarbesiren cardieli* (Eocene, Northeastern Spain) and New Insights into the Locomotion Capabilities of the Quadrupedal Sirenians

Ester Díaz-Berenguer<sup>1</sup> · Alexandra Houssaye<sup>2</sup> · Ainara Badiola<sup>3</sup> · José Ignacio Canudo<sup>1</sup>

© Springer Science+Business Media, LLC, part of Springer Nature 2019

## Abstract

In the transition from a terrestrial to an aquatic environment, sirenian marine mammals reduced and lost their hind limbs and developed a horizontal caudal fin, the main propulsive organ in extant sirenians. Quadrupedal forms are only known from the Eocene and are represented by three different clades: the amphibious “prorastomids,” the aquatic quadrupedal protosirenids, and *Sobrarbesiren cardieli*, a four-legged sirenian from the middle Eocene of Spain, considered the sister taxon of the fully aquatic Dugongidae. This ecological shift from terrestrial to an aquatic environment was naturally associated with adaptations, among others, of the skeleton. However, sirenian hind limb bones have been poorly studied because of the scarce material available in the fossil record. Here, we describe in detail the hind limb bones of *Sobrarbesiren*, analyzing their functional morphology and comparing them with other basal sirenians and cetaceans, and with related terrestrial mammals such as proboscideans and hyracoids. The hind limbs of *Sobrarbesiren* were capable of a great variety of movements. Based on the presence of a strong sacroiliac articulation, we propose that it swam by dorsoventral pelvic undulation combined with pelvic paddling analogous to extant otters and the “prorastomid” *Pezosiren*. We also conduct the first microanatomical analysis of hind limb bones of an Eocene sirenian. Data reveal extreme inner compactness in the *Sobrarbesiren* innominate and femur, with the first description of osteosclerosis in an amniote innominate combined with the highest degree of osteosclerosis observed in amniote femora. The results confirm that the microanatomical changes precede the external morphological changes in such ecological transitions. The process of adaptation of sirenians to an aquatic life was thus a more complex process than previously thought.

**Keywords** Marine mammals · Aquatic adaptation · Bone microanatomy · Functional morphology

**Electronic supplementary material** The online version of this article (<https://doi.org/10.1007/s10914-019-09482-9>) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Ester Díaz-Berenguer  
ester.berenguer@gmail.com

<sup>1</sup> Grupo Aragosaurus-IUCA, Departamento de Ciencias de la Tierra, Área de Paleontología, Universidad de Zaragoza, Pedro Cerbuna, 12, 50009 Zaragoza, Spain

<sup>2</sup> Département Adaptations du Vivant, UMR 7179 CNRS/Muséum National d'Histoire Naturelle, 57 rue Cuvier CP-55, 75005 Paris, France

<sup>3</sup> Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad del País Vasco (UPV/EHU), Apartado 644, 48080 Bilbao, Spain

## Introduction

The transition of mammals from land to sea has occurred in independent mammalian lineages including cetaceans, sirenians, desmostylians, pinnipeds, the sea sloth, mustelids (the sea otter, the South American marine otter, and the extinct sea mink), and the only marine-living ursid, the polar bear (Berta et al. 2015). This transition implies great skeletal and physiological modifications. Extant sirenians and cetaceans are the only obligate aquatic mammals, and they share several morphological features, such as a fusiform body, a short neck, paddle-like forelimbs, the loss of hind limbs (except for a vestigial innominate present in extant species, with no bony connection to the vertebrae (Adam 2018)), and horizontal tail fins as the main organ of propulsion (Domning 2000). These morphological traits for the adaptation of whales and sirenians

to aquatic life illustrate one of the classic examples of convergent evolution. The evolutionary history of both sirenians and cetaceans began in the Paleogene, but the variation in the morphologies and ecological niches reached by cetaceans in the fossil record and today is much greater than that of sirenians. The extant species of manatees and the dugong are limited to shallow coastal and freshwater environments at tropical latitudes, except for the giant Steller's sea cow *Hydrodamalis gigas* Zimmermann, 1780, which was adapted to cold climates (Domning 1978) before falling victim to the Earth's sixth extinction (Arita 2016).

By far the best-known evolutionary history of a mammalian transition from land to sea is that of the cetaceans. Among the Eocene basal cetaceans, five families in the suborder Archaeoceti have been described, including semiaquatic (Pakicetidae, Ambulocetidae, Remingtonocetidae, and Protocetidae) and fully aquatic (Basilosauridae) forms (Uhen 2008a; Berta et al. 2015 and references therein). All of them conserve the hind limbs. Less attention has been paid to the study of the first stages in the adaptation of sirenians to aquatic life. In the Eocene three basal sirenian families are known, including semiaquatic and aquatic quadrupedal (Prorastomidae, Protosirenidae, and *Sobrarbesiren* Díaz-Berenguer et al., 2018) and completely aquatic (Dugongidae) forms. Comparisons of Eocene sirenian hind limbs are scarce in the literature (e.g., Abel 1904; Stromer von Reichenbach 1921; Zalmout and Gingerich 2012), probably because of the scarcity of non-vestigial (i.e., still functional) elements in the fossil record. Nevertheless, hind limbs, in particular the innominates, are considered to be a key trait in basal sirenian evolution (Gingerich et al. 1995; Domning 2000; Zalmout and Gingerich 2012).

This paper includes the first in-depth morphofunctional interpretation of basal sirenian hind limbs, with the aim of providing key insights into the earliest stages of the evolution of locomotion in these marine mammals. To this end, we here examine the morphology and joints of the hind limbs of *Sobrarbesiren cardieli*, the oldest sirenian species in western Europe (Díaz-Berenguer et al. 2018), and compare them with the other known genera of Eocene quadrupedal sirenians, *Pezosiren* and *Protosiren*. Moreover, this study includes for the first time microanatomical data from a sirenian (*Sobrarbesiren*) innominate and femur.

## Background on the Eocene Sirenian Hind Limbs

Sirenians originated in Africa during the Paleogene from an indeterminate clade of afrotherian mammals (e.g., Domning et al. 1982; Hautier et al. 2012; Benoit et al. 2013), and as early as the middle Eocene were widely distributed across the western and eastern Atlantic coasts and across the Tethyan Realm (e.g., Gingerich et al. 1995; Domning 2001a; Bajpai et al. 2009; Astibia et al. 2010; Domning et al. 2010; Díaz-

Berenguer et al. 2018). Domning (2000) proposed three different stages of adaptation to aquatic life, represented by the families Prorastomidae, Protosirenidae, and Dugongidae.

The “prorastomids” (*Prorastomus* Owen, 1855, and *Pezosiren* Domning, 2001b) are the most primitive sirenians and are considered semiaquatic animals. The better known “prorastomid” by the most complete skeleton, *Pezosiren portelli* Domning, 2001b, from the Lutetian of Jamaica, combines aquatic skeletal characteristics, such as retracted nares and pachyosteosclerotic bones, with features of terrestrial mammals, such as a multivertebral sacrum, a weight-bearing sacroiliac articulation, and well-developed hind limbs. *Pezosiren* was an amphibious animal capable of locomotion on land, and probably used its hind limbs as the main propulsive organ for swimming, combined with spinal undulation (Domning 2000). The protosirenids (*Protosiren* Abel, 1907, *Ashokia* Bajpai et al., 2009 and *Libysiren* Domning et al., 2017) are aquatic quadrupedal sirenians with hind limbs that are well developed though reduced in size, only one sacral vertebra, and that use the tail as their main propulsive organ. In the Old World, protosirenids are found in the middle-upper Eocene of the south Tethyan coasts; no protosirenid fossils are known in Europe, with the exception of isolated remains of uncertain affinities (Hooijer 1952; Kordos 2002). Protosirenid hind limbs have only been described for the genus *Protosiren*. Abel (1904) was the first to describe an innominate of *Protosiren*. This Lutetian fossil, found in Egypt, was first identified as “*Eotherium*” and later assigned to *Protosiren fraasi* (Sickenberg, 1934). Abel (1904) recognized the primitive characteristics of the innominate, including a large and deep acetabulum, and proposed the existence of a still functional femur for this taxon. The most complete known skeleton of *Protosiren* is that of *Protosiren smithae* Domning and Gingerich, 1994, from the late Bartonian-early Priabonian of Egypt. This specimen preserves cranial, axial, and limb elements, including for the first time the patella, femur, tibia, and fibula. *Protosiren sattaensis* Gingerich et al., 1995, from the Bartonian of Pakistan, is described from a quite complete vertebral column, ribs, and innominates. Gingerich et al. (1997) published new remains assigned to *P. sattaensis* from the same stratigraphic level as the type specimen, including one innominate and a left femur. The only fossil of the hind limbs of a protosirenid found in the New World is a partial innominate from the Bartonian of the USA (South Carolina) assigned to the genus *Protosiren* (Beatty and Geisler 2010).

Eocene dugongids (*Halitherium* Kaup, 1838, *Prototherium* de Zigno, 1887, *Eotheroides* Palmer, 1899, *Eosiren* Andrews, 1902, *Sirenavus* Kretzoi, 1941, *Paralitherium* Kordos, 1977, and *Anisosiren* Kordos, 1979) are already fully aquatic animals, which lack external hind limbs and used the tail as the main propulsive element for swimming (Domning 2000). Only vestigial innominates and femora are known for this family. From Africa (Egypt), innominates and femora are

known in the early Priabonian species *Eotheroides sandersi* Zalmout and Gingerich, 2012, and in the late Priabonian species *Eosiren libyca* Andrews, 1902 (Andrews 1906; Stromer von Reichenbach 1921; Siegfried 1967; Zalmout and Gingerich 2012). *Eotheroides clavigerum* Zalmout and Gingerich, 2012, from the early Priabonian of Egypt, preserves the innominates. In Europe, sirenian innominates and femora are known in the taxon “*Halitherium*” *taulannense* Sagne, 2001, from the Priabonian of France, and in *Sirenavus* sp. from the late Eocene of Hungary (Kordos 2002). Incomplete innominates are also described in *Prototherium intermedium* Bizzotto, 1983, from the Priabonian of Italy, and in *Prototherium? montserratense* Pilleri et al. 1989, from the Bartonian of Spain, the last considered *Prototherium intermedium* by Domning (1996). Stromer von Reichenbach (1921) described the innominates of *Prototherium veronense* de Zigno, 1887, from the late Lutetian of Italy, but the origin and age of this material are not clear. From the New World, only the partial left innominate of an Eocene dugongid from North Carolina has been identified as *Eotheroides* sp. (Zalmout and Gingerich 2012), having previously been assigned to *Protosiren* sp. (Domning et al. 1982).

All the European Eocene sirenians are assigned to the family Dugongidae, with the exception of various specimens of uncertain affinities (Hooijer 1952; Kordos 2002). In the Pyrenean region, Eocene sirenian remains are scarce and fragmentary, and the most complete fossils are assigned to the genus *Prototherium* (e.g., Pilleri et al. 1989; Balaguer and Alba 2016). The exception is the sirenian fossil remains found in the middle Lutetian site of Castejón de Sobrarbe-41 (Huesca, Spain), which were described as *Sobrarbesiren cardieli* Díaz-Berenguer et al., 2018 (Fig. 1). This is the oldest sirenian from western Europe and has been recovered phylogenetically as a sister taxon to Dugongidae. This stem sirenian from the northeastern Atlantic coast (Bay of Biscay) is represented by a very complete skeleton including the skull, ribs, vertebrae, and fore- and hind limb elements. To date, *Sobrarbesiren* is the first quadrupedal sirenian from Eurasia known by a very complete skeleton and it has been hypothesized to represent a transitional stage of adaptation to aquatic life between the amphibious “prorastomid” *Pezosiren* and the aquatic quadrupedal protosirenid *Protosiren* (Díaz-Berenguer et al. 2018). This paper presents a microanatomical and morphofunctional analysis of the hind limb of *Sobrarbesiren* in order to test this hypothesis.

### Background on the Histology and Microanatomy of the Sirenian Skeleton

The microanatomy of mammals adapted to aquatic life has been studied in many groups, highlighting the link between bone microstructure and the aquatic lifestyle and locomotion



**Fig. 1** Life restoration based on cranial and postcranial bones of the middle Eocene (Lutetian) sirenian *Sobrarbesiren cardieli* Díaz-Berenguer et al., 2018, from the northeastern Atlantic coast (Bay of Biscay, Spain), the first adequately-known quadrupedal sirenian from Eurasia, which inhabited a deltaic plain. Paleoillustration by Rosa Alonso. Reproduced by permission of the Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza

abilities of the taxa, and thus these data are relevant to understanding how the process of return to an aquatic life occurred in the various lineages concerned (Houssaye et al. 2016 and references therein). According to the fossil record, microanatomical changes in bone tissue occur before the external morphological changes in aquatic amniotes (Gray et al. 2007; Houssaye 2013). The occurrence of bone mass increase, essentially as pachyosteosclerosis, i.e., the combination of pachyostosis (increase in cortical bone deposits engendering a change in morphology) and osteosclerosis (increase in bone inner compactness), is considered an autapomorphy of the order Sirenia (Kaiser 1960; Savage 1976; Domning and Buffrénil 1991; Buffrénil et al. 2010). This osseous specialization occurs mainly in cephalic and thoracic regions in sirenians and is regarded as enabling hydrostatic control of buoyancy and body trim in poorly active swimmers (Domning and Buffrénil 1991). According to Buffrénil et al. (2010), pachyostosis is the first process to appear and is already present in middle Eocene sirenian taxa, whereas osteosclerosis is incipient in basal sirenians such as *Pezosiren* but not strongly developed until the late Eocene (Domning 2000). Protosirenid ribs show osteosclerosis, much stronger than in *Pezosiren*, but not pachyostosis which is already present in the Jamaican taxon (Buffrénil et al. 2010). The internal structure of extant and fossil sirenian bones has previously been studied for the axial skeleton and humeri (Gingerich et al. 1994a; Astibia et al. 2005; Buffrénil et al. 2008, 2010; Laurin et al. 2011; Dumont et al. 2013; Hayashi et al. 2013, among others), but nothing is known about the microanatomy of sirenian hind limbs. This contribution presents, for the first time, the results of X-ray computed microtomography ( $\mu$ CT) of a sirenian innominate and femur.



## Material and Methods

The type locality of *Sobrarbesiren*, Castejón de Sobrarbe (province of Huesca, Spain), crops out in the Ainsa Basin (South Pyrenean Central Unit; Mochales et al. 2012). The sirenian bonebed (CS-41) is located in the uppermost part of the Sobrarbe Formation, which is interpreted as a deltaic plain related to the Sobrarbe Deltaic Complex (Dreyer et al. 1999). According to the magnetostratigraphic and paleontological data, the CS-41 site is dated as middle Lutetian (middle Eocene) and has been placed within Chron C19r and the biozone SBZ 15 (Díaz-Berenguer et al. 2018). The macrofossils of the vertebrate assemblage obtained from the studied Eocene bed are dominated by complete and well-preserved sirenian bones, although some pleurodiran turtle shells (Pérez-García et al. 2019) and eusuchian crocodylomorph teeth and bones have also been collected in the excavation campaigns.

Two innominates (MPZ 2017/47, MPZ 2017/48), three femora (MPZ 2017/53, MPZ 2017/55, MPZ 2018/520), two patellae (MPZ 2017/51, MPZ 2017/52), and two fibulae (MPZ 2017/56, MPZ 2018/521) are studied here. Some of the specimens included in this study (MPZ 2017/47, MPZ 2017/48, MPZ 2017/51, MPZ 2017/52, MPZ 2017/53, MPZ 2017/55, MPZ 2017/56) were preliminarily described in Díaz-Berenguer et al. (2018). In the present paper, extensive descriptions of these elements and comparisons with other Eocene sirenian fossils are carried out. In addition, new specimens are added to the study (MPZ 2018/520 and MPZ 2018/521). All the *Sobrarbesiren* fossils described here are housed in the Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza, Zaragoza, Spain (Canudo 2018).

In this study, different hind limb bones such as the innominates, femur, patella, tibia, and fibula of different Eocene sirenians are compared. Most of the comparative taxa have been studied at first hand, including *Pezosiren portelli*,

innominates of *Protosiren sattaensis*, *Protosiren smithae*, *Eosiren libyca*, “*Halitherium*” *taulannense*, *Prototherium? montserratense*, *Prototherium intermedium*, and *Sirenavus* sp. (see Table 1 for detailed material). The innominates and femora of *Protosiren fraasi*, *Eotheroides clavigerum*, and *Eotheroides sandersi* and the femora of *Eosiren libyca* and *Protosiren sattaensis* are studied from the literature (Abel 1904; Sickenberg 1934; Gingerich et al. 1995; Zalmout and Gingerich 2012; Siegfried 1967; Gingerich et al. 1997, respectively).

The names of the muscles mentioned in this paper, as well as their origins, insertions, and actions, come from the myology descriptions for equines in Getty and Sisson (1975), and from descriptions of more related taxa with sirenians such as hyracoids and proboscideans (Murie and Mivart 1865; Weissengruber et al. 2006), unless otherwise noted. The key to the measurement of fibulae and patellae used in this study is provided in Fig. 2. For the remaining bones, see the corresponding references in the table captions.

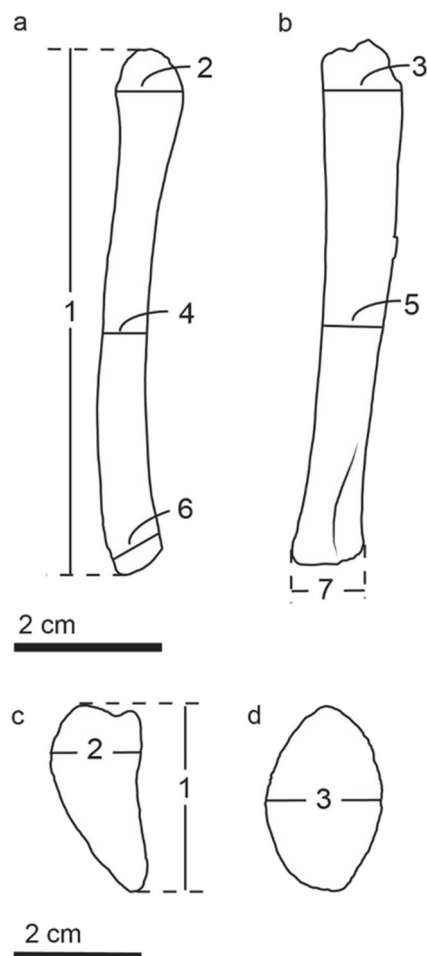
For the microanatomical section, we studied one of the innominates (MPZ 2017/48) and the femur (MPZ 2017/53) of *Sobrarbesiren cardieli*. These elements were scanned using high-resolution computed tomography (GEphoenix | X-ray v | tome | xs 240) at the AST-RX platform at the Museum National d’Histoire naturelle, Paris (France). Reconstructions were performed using datox/res software. Voxel size is 68.2  $\mu\text{m}$  for the innominate and 42.3  $\mu\text{m}$  for the femur. Image visualization and virtual thin sections were performed using VGStudioMax 2.2 (Volume Graphics Inc., Heidelberg, Germany).

Data sharing are not applicable to this article as no datasets were generated or analyzed during the current study.

**Institutional abbreviations** – CGM, Cairo Geological Museum (Egypt); GSP, Geological Survey of Pakistan; MÁFI, Geological Institute of Hungary; MGP-PD, Museum of Geology and Paleontology, University of Padua

**Table 1** List of comparative material studied at first hand. The data source of the taxa and the information about the repository center abbreviations are mentioned in the Material and Methods sections

Specie	Specimen number	Element
<i>Pezosiren portelli</i>	USNM 517464	left and right innominate bones
	USNM 517465	left femur
	USNM 517466	left tibia
	unnumbered	patella
<i>Protosiren sattaensis</i>	GSP-UM 3001, casts	left and right innominate bones
<i>Protosiren smithae</i>	casts USNM 94810 (CGM 42292)	left and right innominate bones, femur, tibia, fibula and patella
<i>Eosiren libyca</i>	cast NHM N.9370; CGM C10190	right innominate bone
“ <i>Halitherium</i> ” <i>taulannense</i>	RGHP C050	left innominate bone
	RGHP E.9-C001	femur
<i>Prototherium intermedium</i>	MGP-PD 26300	left and right partial innominate bones
<i>Prototherium? montserratense</i>	MGSB - No. 44.892	partial innominate bone



**Fig. 2** Key numbers for the measurements of fibulae and patellae used in this study (see details in Tables 3 and 4). Interpretative sketches of the fibula (MPZ 2017/56) and the patella (MPZ 2017/52) of the middle Eocene sirenian *Sobrarbesiren cardieli* (Castejón de Sobrarbe, Huesca, Spain) (Díaz-Berenguer et al. 2018) in anterior (a, d) and lateral (b, c) views

(Italy); **MGSB**, Geology Museum of the Seminary of Barcelona (Spain); **MPZ**, Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza, Zaragoza, (Spain); **NHM**, Natural History Museum, London; **RGHP**, Réserve Géologique de Haute Provence (France); **USNM**, US National Museum of Natural History (USA).

## Results

### Morphological Features

#### Description

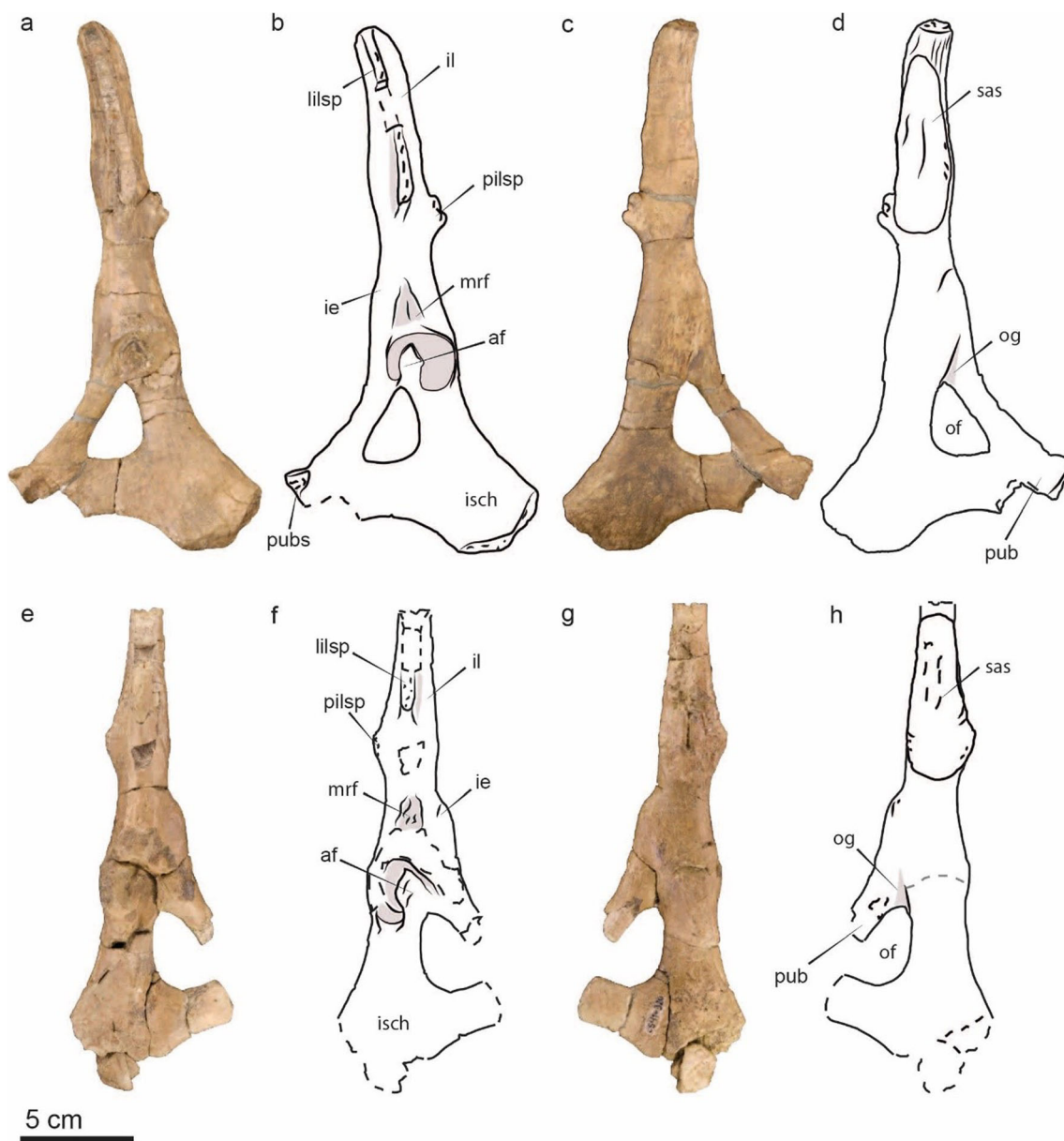
**Innominate** MPZ 2017/47 is a left innominate that lacks part of the pubic symphysis (Fig. 3a-d). It can be assumed to pertain to an adult specimen because the suture lines have been obliterated. It is elongated and narrow with a total length of 240 mm (more measurements in Table 2).

The ilium is rod-like and triangular in cross section. It has a well-differentiated lateral spine that appears abruptly (Fig. 3b: lilsp). The ventrolateral surface of the spine is narrow (6 mm wide) and flattened, and tapers towards the anterior edge of the ilium. On the medial side, the sacroiliac articular surface is large (Table 2), rugose, and slightly concave (Fig. 3c, d). This surface is well delimited by an irregular lip. There is a blunt ridge in the middle of this surface parallel to the dorsoventral borders. The ilium narrows towards its anterior edge, which is triangular in outline, slightly concave, and rugose. On the dorsal (external) side of the ilium, at the level of the posterior edge of the lateral spine, there is a protuberance projecting dorsally, identified as the posterior iliac spine (Díaz-Berenguer et al. 2018) (Fig. 3b: pilsp). This is composed of three isolated and blunt protuberances forming an isosceles triangle. The ilium widens towards the acetabulum. On the ventral margin of the innominate and anterior to the acetabulum, the iliopectineal eminence (-iliopectineal eminence in Getty and Sisson 1975) for the attachment of the pectineus muscle is present (Fig. 3b: ie). It projects ventrally and shows a slightly depressed and rugose surface. Just anterior to the acetabulum there is a roughened subtriangular depression for muscle attachment. This probably corresponds to the area for the origin of the m. rectus femoris (Fig. 3b: mrf).

The acetabulum is rounded, large, and deep (see Table 2). The anterior border of the acetabular lip is sharp and high, whereas the dorsal and ventral borders are low and the dorsal one slightly concave. The acetabular notch is broad (18 mm wide) and opens posteroventrally. The lunate surface is circular in outline and well defined. It overhangs the acetabular notch dorsally. In its anterior part, there is a shallow hollow. The acetabular fossa, for the attachment of the round ligament, is very well marked and subtriangular in shape (Fig. 3b: af).

The obturator foramen is opened and large (Fig. 3d: of; see Table 2). Its outline is D-shaped, and its longer axis is anterodorsally-posteroventrally oriented. In medial view, there is a groove at the point where the anterior pubic ramus and the ischial ramus join, which ends at the pointed anterior border of the obturator foramen. This is probably the obturator groove (Fig. 3d: og), related to the obturator nerve and vessels. The distance between the proximal edge of the obturator foramen and the beginning of the sacroiliac joint is 70 mm.

The ischium is broad, flattened, curved dorsally, and directed dorsolaterally with respect to the long axis of the innominate (Fig. 3a-d). It forms an angle of  $160^\circ$  with the long axis of the ilium, and  $140^\circ$  with that of the pubic bone in medial view. The ischium is 94 mm long as measured from the center of the acetabulum, and its maximum dorsoventral breadth is 45 mm. The dorsoventral thickness of the ischial ramus behind the obturator foramen is 23 mm. Its medial and lateral sides are smooth, except at its distalmost edge, where it shows striations



**Fig. 3** Innominate bones of the middle Eocene sirenian *Sobrarbesiren cardieli*. **a-d**, Left innominate bone (MPZ 2017/47) in lateral (a, b) and medial (c, d) views. **e-h**, Incomplete right innominate bone (MPZ 2017/48) in lateral (e, f) and medial (g, h) views. b, d, f and h correspond to interpretative sketches. Black dashed lines represent broken areas and grey dashed lines represent suture lines. Anatomical

abbreviations: **af**, acetabular fossa; **ie**, iliopectineal eminence; **il**, ilium; **isch**, ischium; **lils**, lateral iliac spine; **mrf**, area for insertion of muscle rectus femoris; **of**, obturator foramen; **og**, obturator groove; **pils**, posterior iliac spine; **pub**, pubis; **pubs**, pubic symphysis; **sas**, sacroiliac articulation surface

that are considered scars of muscle attachments. The distal edge is swollen and asymmetrical in outline. Its surface is slightly concave and rugose.

The pubis is long and flattened (Fig. 3a-d). The pubic ramus posterior to the obturator foramen is flat in lateral view and rounded in medial view. Its dorsoventral thickness is 24 mm. The pubic ramus in front of the obturator foramen is oval in cross-section and narrower than the other ramus (13 mm wide). The pubic bone is strongly turned ventromedially. The partially preserved symphysis is long,

with an estimated length of 35 mm. It is straight and rugose, as expected for a symphyseal fibrocartilage attachment.

The right innominate MPZ 2017/48 belongs to a subadult (see Table 2 for measurements). The proximal edge of the ilium, the distal edge of the ischium, the pubic symphysis, and the acetabular lip are missing. The suture lines are still visible (Fig. 3e-h). Its general morphology is similar to that of MPZ 2017/47 but shows some differences. The posterior iliac spine (Fig. 3f: pils) is flattened, triangular, and pointed, with a rugose external border lacking the blunt protuberances observed in MPZ 2017/47. The

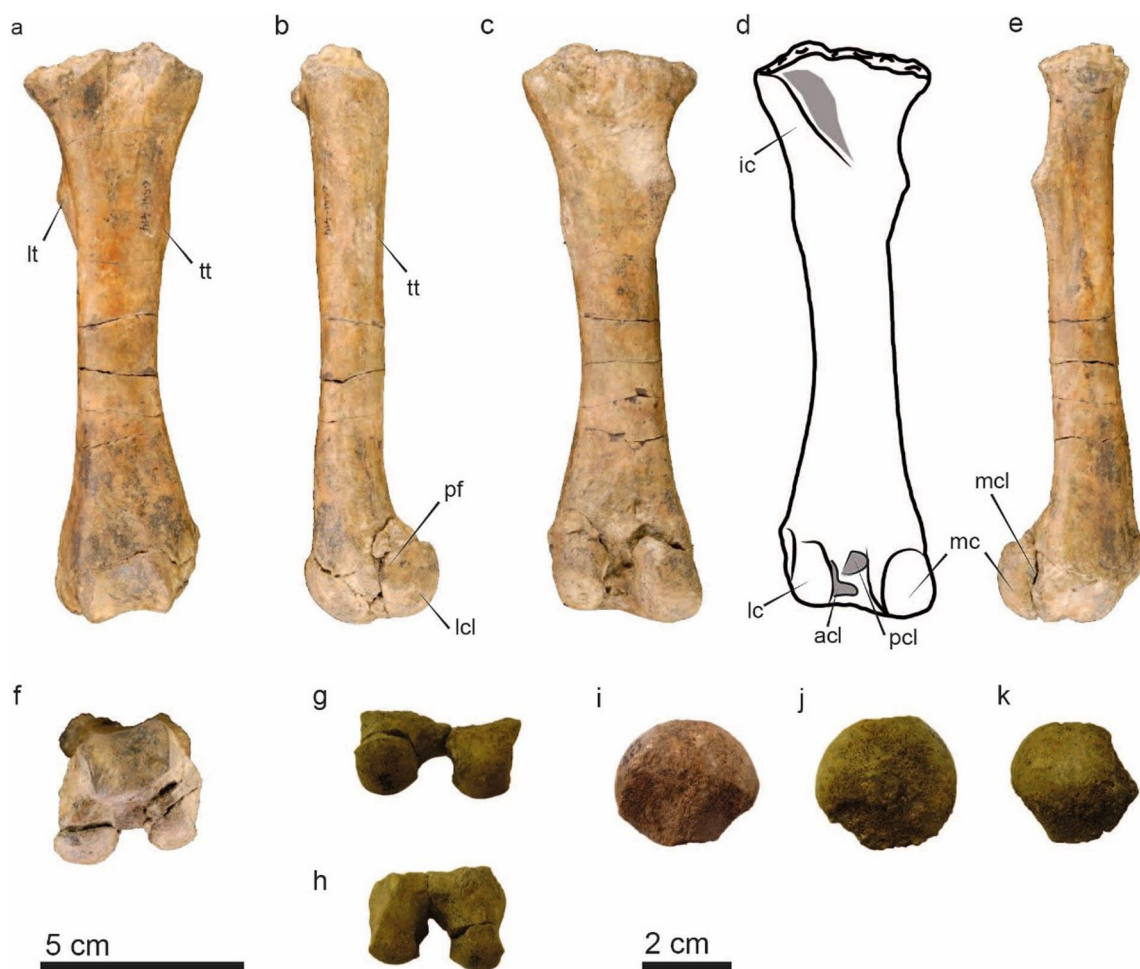
**Table 2** Measurements (in millimeters) of the innominate bones of *Sobrarbesiren cardieli* following Zalmout and Gingerich (2012). (-) Not measurable

	MPZ 2017/47	MPZ 2017/48
Total length	240	212
Ilium length from center of acetabulum to proximal end	147	121
Ilium dorsoventral diameter at midshaft	23	23
Ilium mediolateral diameter at midshaft	25	29
Ilium circumference at midshaft	76	87
Symphysis length	35	-
Pubic line length from center acetabulum to pubic symphysis	78	-
Pubic ramus thickness in front of obturator foramen	12	13
Pubic ramus thickness behind obturator foramen	24	21
Acetabulum diameter	32	28
Acetabulum external diameter	32	31
Acetabulum depth	21	14
Obturator foramen length	34	35
Obturator foramen height	21	23
Ischium length from center of acetabulum to distal end	94	91
Ischial ramus thickness dorsoventrally	23	48
Ischial ramus thickness mediolaterally	12	11
Maximum dorsoventral length of distal end of ischium	45	-
Maximum mediolateral thickness of distal end of ischium	13	-
Distance between inner posterior edge of obturator foramen and ischial tuberosity	56	52
Length of sacral articulation surface with sacrum (anteroposterior length of oval articulation)	69	68
Height of sacral articulation surface with sacrum (dorsoventral height of oval articulation)	23	29
Maximum height of proximal end of ilium dorsoventrally	31	29
Maximum width of proximal end of ilium mediolaterally	34	35

ischium is directed posteriorly with no deviation from the long axis of the innominate. The acetabulum is rounded and large (see Table 2), and the lunate surface is circular. The anterior and higher part of the acetabular lip is missing, so its real depth is not clear. It measures 14 mm in depth from the preserved border of the lip to the acetabulum surface. The acetabular notch measures 17 mm. The roughened, subtriangular depression anterior to the acetabulum for the origin of the *m. rectus femoris* is more marked in this specimen (Fig. 3f: mrf). There is a rounded protuberance on the lateral side of the ischial ramus at the level of the distal end of the obturator foramen, which is absent in MPZ2017/47.

**Femora** The most complete femur (MPZ 2017/53) corresponds to a subadult individual (Fig. 4a-f). It lacks the proximal epiphysis, which was not fused, and the distal epiphyseal suture is still conspicuous. It is a robust femur and has a total length of 134 mm (see Table 3 for more measurements). The lesser trochanter, for the insertion of the iliopsoas muscle, is prominent, flange-like, pointed, and directed posteromedially (Fig. 4a: lt). Parallel and anterior to this trochanter, and in medial view, there is a deep, elongated furrow (25 mm long) that extends to the midshaft. A rudimentary third trochanter is present for the insertion of the *gluteus superficialis* muscle according to Getty and Sisson (1975) or the *gluteus medius* muscle according to Murie and Mivart (1865) (Fig. 4a: tt). It is a swelling 10 mm long on the lateral surface of the shaft and is situated slightly below the level of the lesser trochanter. A protuberant intertrochanteric crest encloses a deep trochanteric fossa (Fig. 4d: ic). The shaft is straight and slightly flattened anteroposteriorly. Its cross section is subrectangular at midshaft and expands towards the distal end. In lateral view a very low lateral keel is present just below the midshaft, which could correspond to the insertion for the *m. adductor magnus* (sensu Bebej et al. 2012). The distal part of the shaft bulges anteriorly slightly and shows a torsion of 14° directed medially with respect to the frontal plane of the proximal shaft. The patellar surface is angled toward the lateral condyle. It is 20 mm wide and covers the anterior and distal portion of the epiphysis. The lateral epicondyle is slightly projecting laterally. It has one small rounded fossa, probably for the insertion of the lateral collateral ligament, and underneath which there is an elongated fossa following the distal border of the epicondyle, probably the popliteal fossa for the *popliteus* muscle (Fig. 4b: pf). The medial epicondyle has a suboval fossa (9 mm in width), probably for the insertion of the medial collateral ligament (Fig. 4e: mcl). The ventral surface of the trochlea is inclined 12 degrees with respect to the shaft axis. The condyles are well developed. The medial femoral condyle is larger (18 mm in proximodistal height × 14 mm in mediolateral width) than the lateral condyle (17 mm in proximodistal height × 11 mm in mediolateral width) and extends farther posteriorly. The articular surfaces of the condyles are convex to flat and face posteriorly relative to the femoral shaft. The intercondyloid fossa is deep (13 mm, measured from the posterior end of the patellar trochlea to the posterior surface of the condyles) and has two deep oval depressions. The larger depression takes up the medial part of the lateral condyle. This structure is interpreted as the insertion of the anterior cruciate ligament (Fig. 4d: acl), which attaches to the medial surface of the lateral femoral condyle and inserts on the intercondylar eminence of the tibia. The smaller depression is situated in the upper part of the fossa, close to the lateral side of the medial condyle, coinciding with the expected insertion point of the posterior cruciate ligament (Fig. 4d: pcl),





**Fig. 4** Femora of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-f**, Left femur (MPZ 2017/53) in anterior (a), lateral (b), posterior (c, d), medial (e) and distal (f) views. (d) Interpretative sketch. **g-h**, Distal epiphysis of a right femur (MPZ 2018/520) in posterior (g) and distal (h) views. **i-k**, Femoral head (MPZ 2017/55) in ?anterior (i), proximal (j) and ?medial (k) views. Anatomical

abbreviations: **acl**, fossa for anterior cruciate ligament; **ic**, intertrochanteric crest; **lc**, lateral condyle; **lcl**, fossa for lateral collateral ligament; **lt**, lesser trochanter; **mc**, medial condyle; **mcl**, fossa for medial collateral ligament; **pcl**, fossa for posterior cruciate ligament; **pf**, popliteal fossa; **tt**, third trochanter

**Table 3** Measurements (in millimeters) of the femora of *Sobrarbesiren cardieli* following Zalmout and Gingerich (2012). (-) Not measurable and (e) estimated measurement

	MPZ 2017/53	MPZ 2017/55	MPZ 2018/520
Greatest length	134	-	-
Total length from femoral head	-	-	-
Head height	-	23e	-
Head length anteroposteriorly	-	20	-
Head width mediolaterally	-	27	-
Greatest proximal width	42	-	-
Length of femoral body	134	-	-
Width across second trochanter	27	-	-
Minimum width of diaphysis	19	-	-
Minimum circumference of diaphysis	59	-	-
Minimum width of distal end	30	-	24
Greatest width of distal end	33	-	32
Width between external ends of distal lateral condyles	22	-	18
Internal distance between lateral condyles	9	-	7



which is attached to an eminence at the popliteal notch of the tibia and ends in the anterior part of the intercondyloid fossa of the femur.

MPZ 2018/520 is identified as a right distal epiphysis because of the size of the condyles (Fig. 4g, h). The medial condyle (17 mm in proximodistal height × 11 mm in mediolateral width) is larger than the lateral (14 mm in proximodistal height × 11 mm in mediolateral width) and extends farther posteriorly, as in MPZ 2017/53. The dorsal surface of the bone is rugose, and its profile is consistent with the conspicuous fusion line observed in MPZ 2017/53. Its general morphology is like that of MPZ 2017/53, but the size is smaller (Table 3), and the muscle scars on the medial and lateral epicondyles, though present, are less marked, in accordance with what would be expected for an individual younger than MPZ 2017/53.

MPZ 2017/55 is an isolated femoral head (Fig. 4i-k; Table 3). The articular surface of the head is symmetrical and rounded. It is 12 mm in height. This femoral head is the right size to articulate with the acetabulum of the innominate MPZ 2017/47 and MPZ 2017/48, described above. The presence of a fovea capitis is not clear, because the area where it would be located has been eroded by plants, hampering its identification. Nevertheless, the large and strongly marked acetabular surface of the innominate indicates that the round ligament anchoring the femoral head in the acetabulum was probably present.

**Patellae** Two patellae (MPZ 2017/51 and MPZ 2017/52) are preserved (Fig. 5). They are large and pointed-oval to teardrop-shaped in anterior view. The proximal edge (or patellar base) is higher anteroposteriorly than the distal edge, making the bone wedge-shaped in lateral view. In both patellae, the base has a deep furrow parallel to the posterior border, probably for the attachment of the quadriceps tendon (Fig. 5b, e: qt). The apex is thin and rounded. There is a horizontal notch in the apex, interpreted as an insertion area for patellar ligaments that connect the patella with the tibial tuberosity. The posterior (femoral) side is gently concave, with a single femoral facet (Fig. 5c, f: ff). There is a narrow furrow on this side, which surrounds the distal border, probably for the attachment of the articular cartilage. Although the two patellae are similar in shape, they show some differences. MPZ 2017/52 is larger than MPZ 2017/51 (Table 4), and the perimeter of the femoral facet is better marked and slightly protuberant in this patella. Its articular surface is oval, with the larger axis directed diagonally (20 mm in height × 15 mm in width) and occupies almost the whole posterior side of the patella. By contrast, this facet is proportionally smaller (14 mm in height × 13 mm in width) and rounded and positioned more dorsally in MPZ 2017/51. These differences are interpreted as the result of ontogenetic variability; the smaller patella, MPZ 2017/51 (Fig. 5a-c), is assigned to a younger individual, with scars for the attachment of the articular cartilage and the femoral facet less marked.

**Fibula** MPZ 2017/56 is a left fibula that lacks the epiphyses (Fig. 6a-e), and MPZ 2018/521 is the proximal diaphyseal fragment of a right fibula that also lacks the epiphysis (Fig. 6f-i). MPZ 2017/56 is a slender bone and has a total length of 65 mm (see Table 5 for other measurements). The proximal surface is rugose for the fusion of the proximal epiphysis, and although slightly broken, it preserves a subrectangular shape. The proximal edge shows a small blunt protuberance on the medial side, followed by a shallow depression located towards the posterior side. This depression is limited by a posterolaterally projected crest, which disappears gradually towards the midshaft. The lateral side has a low ridge, which is more developed in MPZ 2018/521. The fibular shaft is arched in anterior view (Fig. 6a). The proximal midshaft is broad and

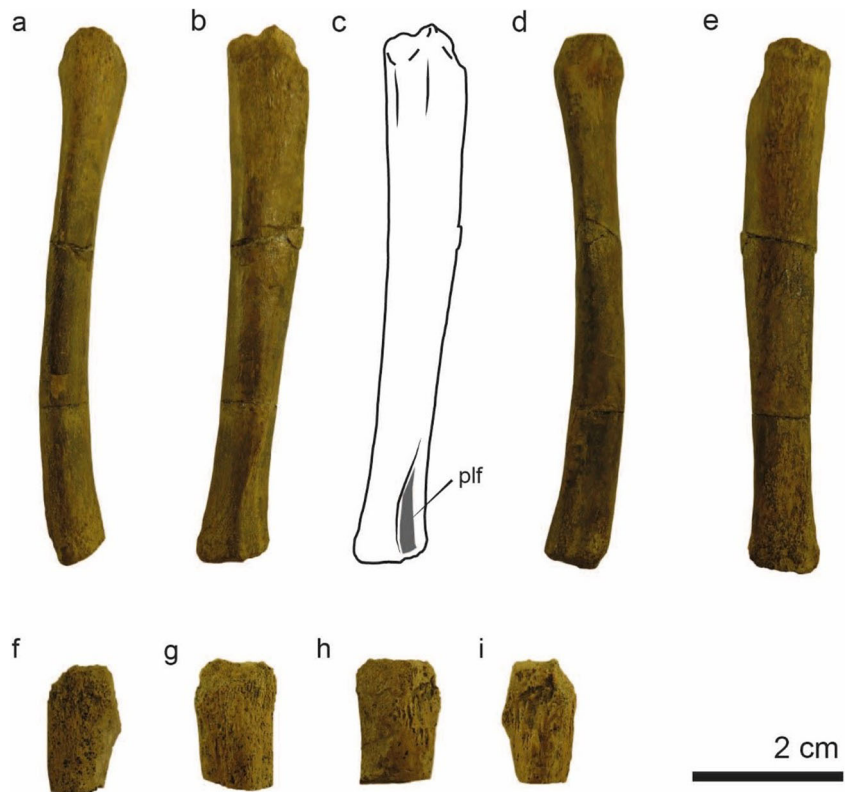


**Fig. 5** Patellae of *Sobrarbesiren cardieli* (MPZ 2017/51 and MPZ 2017/52) in anterior (a and d), lateral (b and e) and posterior (c and f) views. Anatomical abbreviations: **ap**, apex; **bs**, base; **ff**, femoral facet; **qt**, attachment area for quadriceps tendon

**Table 4** Measurements (in millimeters) of the patellae of *Sobrarbesiren cardieli*. For key to measurements see Fig. 2

	MPZ 2017/51	MPZ 2017/52
1 Total length	25	29
2 Maximum height anteroposteriorly	14	13
3 Maximum width mediolaterally	14	18

**Fig. 6** Fibulae of *Sobrarbesiren cardieli*. **a-e**, Left fibula (MPZ 2017/56) in anterior (a), lateral (b, c), posterior (d) and medial (e) views. (c) Interpretative sketch. **f-i**, Proximal fragment of a right fibula (MPZ 2018/52) in anterior (f), lateral (g), posterior (h) and medial (i) views. Anatomical abbreviations: **plf**, processus lateralis fibulae



lateromedially flattened. It gets narrower towards the distal midshaft, which is anterolaterally rotated with respect to the sagittal plane of the proximal midshaft. In addition, the distal midshaft is triangular in cross-section, with the medial side flattened. In posterior view, the distal edge of the fibula broadens slightly and has an elongated shallow furrow bordered by a prominent distolateral crest, which is 10 mm long and was interpreted as the processus lateralis fibulae in Díaz-Berenguer et al. (2018) (Fig. 6c: plf). In distal view, the fibula shows a triangular rugose surface anteriorly angled.

**Comparisons**

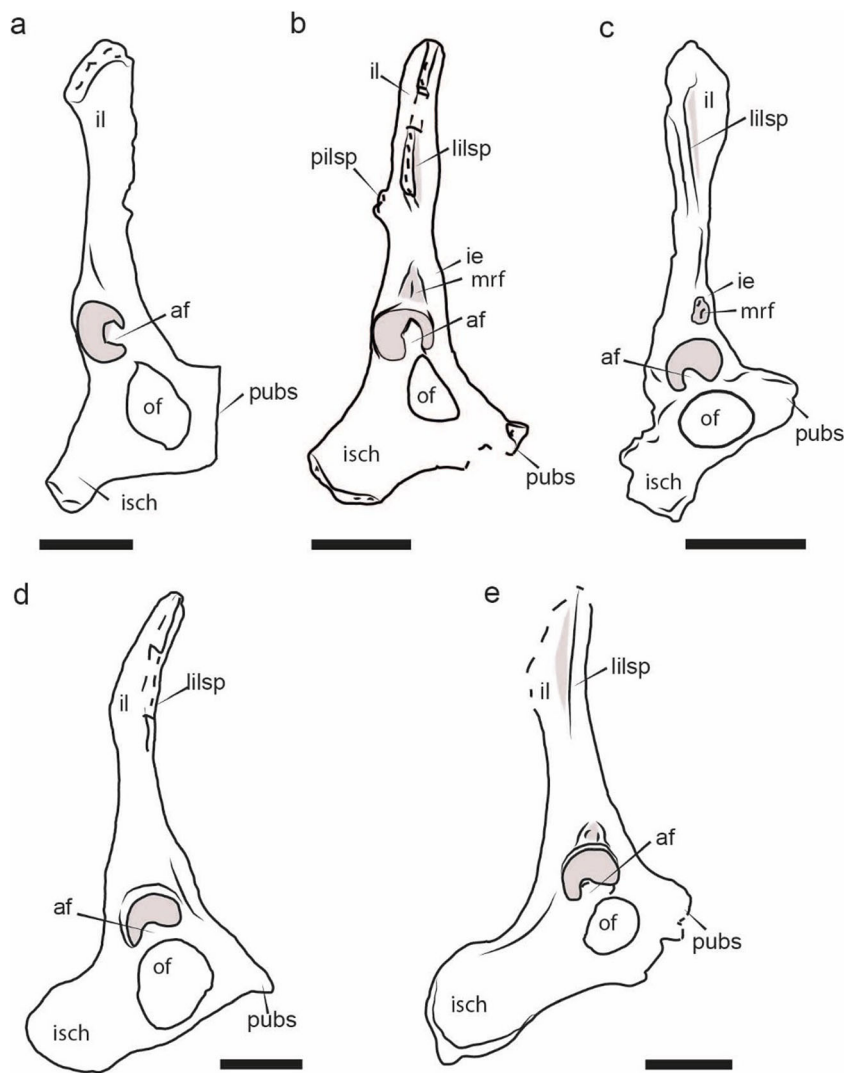
**Innomimates** The innomimates of *Sobrarbesiren cardieli* resemble those of the other basal sirenians, the “prorastomids” and protosirenids, in having a deep acetabulum, a large

obturator foramen, and a long pubic symphysis (Fig. 7); the exception is *Protosiren sattaensis*, which has a pointed pubic bone and lacks a pubic symphysis (Gingerich et al. 1995). However, there are important differences among the quadrupedal sirenian innomimates. *Sobrarbesiren* has an autapomorphic lateral iliac spine (“crista lateralis” in Abel 1904 and “dorsal iliac spine” in Gingerich et al. 1995 and Zalmout and Gingerich 2012) that appears abruptly on the lateral surface of the ilium and presents a flattened and rugose ventrolateral surface (Figs. 3b, f and 7b: lilsp). In the process of reduction and modification of the sirenian innomimates, the ilium become narrower mediolaterally and expanded dorsoventrally, and the proximal iliac crest turns into the lateral spine present in *Sobrarbesiren*. This spine is also present in protosirenids (Abel 1904; Gingerich et al. 1995) (Fig. 7c-e). The ilia of *Pezosiren* are

**Table 5** Measurements (in millimeters) of the fibulae of *Sobrarbesiren cardieli*. For key to measurements see Fig. 2. (x) Not measurable

		MPZ 2017/56	MPZ 2018/521
1	Total fibular length	65	-
2	Width of proximal end mediolaterally	8	9
3	Length of proximal end anteroposteriorly	11	11
4	Width at midshaft mediolaterally	6	-
5	Length at midshaft anteroposteriorly	8	-
6	Width of distal end mediolaterally	7	-
7	Length of distal end anteroposteriorly	9	-

**Fig. 7** Comparative interpretative sketches of innominate bones of different Eocene sirenians in lateral view. **a**, *Pezosiren portelli* (early Lutetian, Jamaica): right innominate bone (USNM 517464). **b**, *Sobrarbesiren cardieli* (middle Lutetian, Castejón de Sobrarbe, Spain): left innominate bone (MPZ 2017/47, inverted). **c**, *Protosiren fraasi* (middle Lutetian, Egypt): from Abel (1904: table 7, fig. 1). **d**, *Protosiren sattaensis* (middle to late Bartonian, Pakistan): right innominate bone (cast GSP-UM 3001). **e**, *Protosiren smithae* (late Bartonian-early Priabonian, Egypt): right innominate bone (cast USNM 94810 (CGM 42292)). Dashed lines represent broken areas. For anatomical abbreviations see Fig. 3. The specimens in a, b, d, and e have been studied at first hand. Scale bars equal 5 cm



thin, flattened dorsoventrally, and mediolaterally expanded, especially on their anterior edge, which is pointed and ventrolaterally directed. *Pezosiren* preserves a well-developed iliac crest like that of terrestrial mammals, with a flattened and rugose proximal surface (Fig. 7a). This surface is similar to that observed on the lateral iliac spine of *Sobrarbesiren* (Fig. 7b). By contrast, the protosirenid lateral iliac spine rises gradually from the iliac surface and lacks a flattened dorsal surface, at least in *P. fraasi* and *P. smithae*. This structure is broken in *P. sattaensis*. *Protosiren fraasi* has a lateral iliac spine that begins just anterior to the acetabulum, whereas it begins in the middle of the iliac ramus in *P. smithae*, *P. sattaensis*, and *Sobrarbesiren* (Fig. 7b-e). The lateral spine is absent in Eocene dugongids (e.g., Zalmout and Gingerich 2012: fig. 77).

Another autapomorphic feature of the ilia of *Sobrarbesiren* is the presence of a posterior iliac spine (Díaz-Berenguer et al. 2018) (Fig. 3b, f: pilsp). This spine probably corresponds to the sacral tuber in Getty and Sisson (1975), or “epine iliaque

dorso-caudal” in Barone (1976), a structure related to the sacral articulation present in extant mammals such as horses, pigs, and dogs (Getty and Sisson 1975), proboscideans (Shil et al. 2013), or humans (Barone 1976). In pigs and dogs, the sacral tuber articulates directly with the sacrum and it is divided into two eminences in the latter, and in horses, it is the dorsalmost part of the skeleton and does not make contact with the sacrum (Getty and Sisson 1975). This structure thus shows great morphological variability. However, the sacral tuber is the attachment area of some accessory ligaments to the sacroiliac articular surface, though not directly connected with this surface: examples include the dorsal sacroiliac ligament that joins the sacral tuber to the top of the sacral spines (Getty and Sisson 1975). Therefore, although the exact role of the posterior iliac spine in *Sobrarbesiren* is not clear, its presence reinforces the idea of a strong connection between the innominates and the sacrum of this stem sirenian. The posterior spine is present in both innominates of *Sobrarbesiren* MPZ 2017/47 and MPZ 2017/48, but they show different

morphologies. MPZ2017/47 has a posterior spine composed of three isolated and blunt protuberances forming an isosceles triangle, which is consistent with a syndesmotic articulation, whereas MPZ 2017/48 has a flattened, triangular, and pointed posterior spine. This difference is interpreted as an intraspecific variation in an element that is undergoing a process of modification. The posterior iliac spine is absent in all other sirenians.

The sacroiliac articular surface of Eocene sirenian innominates is reduced in the process of adaptation to aquatic life, as is the number of sacral vertebrae. *Sobrarbesiren* has a large and rugose sacroiliac articular surface (Fig. 3d, h: sas), and the distance between this surface and the obturator foramen is similar to that in *Pezosiren* (Díaz-Berenguer et al. 2018). The amphibious “prorastomid” *Pezosiren* has a sacroiliac joint similar to that of terrestrial mammals (Domning 2001b), but it lacks a posterior iliac spine like that in *Sobrarbesiren*. Instead, the medial side of the ilium of *Pezosiren* bends and expands mediolaterally at the level of the base of the sacroiliac articular surface and continues to the anterior edge of the ilium (Fig. 7a). Protosirenids have already lost the sacroiliac articulations (Gingerich et al. 1995), although the holotype of *P. sattaensis* (Fig. 7d) shows a marked expansion of the dorsal margin of the proximal part of the ilium in medial view, and the innominate of *P. smithae* shows a gentle deviation of the dorsal border of the ilium near its distal edge at the level of the beginning of the lateral iliac spine (Fig. 7e). These are probably a remainder of the sacroiliac surface observed in the bent ilia of *Pezosiren*. Gingerich et al. (1995) argued that despite the absence of a sacroiliac joint, the ilia of *P. sattaensis* were probably connected to the transverse processes of the sacral vertebrae via ligaments attached to the rugose surface of the anterior edge of the ilium. This rugose surface is also present in the ilia of *Sobrarbesiren*, so there is an extra connection between the ilia and the sacral vertebrae in addition to the sacroiliac joint in the Spanish taxon. Eocene dugongids lack well-developed sacroiliac articular surfaces, with the exception of the late Eocene Egyptian taxon *Eotheroides clavigerum*, which has a concave and rugose sacroiliac articular surface, indicating a robust attachment between the ilia and the sacral vertebra through ligaments and cartilage (Zalmout and Gingerich 2012).

The innominates of *Sobrarbesiren* preserve the iliopectineal eminence on the ventral surface of the bone, just anterior to the acetabulum (Fig. 3b, f: ie). Abel (1904: plate 7, fig. 1) described the iliopectineal eminence (or “tuberculum iliopectinum”) on the innominate of *P. fraasi*. It is more pronounced and pointed in *P. fraasi* than in *Sobrarbesiren* (Fig. 7b-c). *Protosiren sattaensis* shows a distinct gentle bulge on the ventral side of the innominate, just anterior to the acetabulum, which is probably a reduced iliopectineal eminence, but it lacks rugosities for muscle insertion or a lateral projection. The iliopectineal eminence is not present on the innominate of any other sirenian, including

the Eocene quadrupedal *Pezosiren portelli* and *P. smithae*. It is also present in fossil and extant proboscideans (Andrews 1906; Smuts and Bezuidenhout 1994).

The subtriangular, roughened area for the attachment of the m. rectus femoris observed in the innominates of *Sobrarbesiren*, especially in specimen MPZ 2017/48 (Fig. 3b: mrf), is also present in the protosirenid *P. fraasi* and *P. smithae* (Fig. 7c, d). However, its presence or absence in the innominates of *Pezosiren* is not clear. Andrews (1906) described the presence of a roughened area for the attachment of the rectus femoris muscle on the innominate of the Eocene dugongid *Eosiren libyca*, but it has not been possible to confirm its presence, on account of the preservation of the specimen. This area is also present in extant proboscideans (Smuts and Bezuidenhout 1994).

With respect to the acetabulum, *Sobrarbesiren* has a very deep acetabulum that is rounded in shape and with a horizontal acetabular surface similar to the acetabulum of *Pezosiren*. However, its lip is very high in its anterior part and low in the dorsal and ventral parts, as in *P. fraasi* (Hautier et al. 2014), whereas it maintains the same height throughout its perimeter in *Pezosiren*. As a result of this acetabulum morphology with its elevated lip, *Sobrarbesiren* would have had the proportionally deepest acetabulum of all basal sirenians. Protosirenids also show a higher acetabular lip in their anterior part, but the acetabulum is shallower (ratio between the acetabulum depth and the acetabulum diameter is 0.37 in *P. fraasi* (measurements in Abel 1904), 0.36 in *P. smithae* and *P. sattaensis*, 0.60 in *Pezosiren*, and 0.65 in *Sobrarbesiren*) and exhibits a crescent-shaped morphology with its longer axis directed anteroventrally-posterodorsally, except in *P. fraasi*, which also has a rounded acetabulum. *Protosiren sattaensis* shows the most opened acetabular notch, with a ratio of acetabular notch width to acetabulum diameter of 0.68. In *P. fraasi* and *P. smithae* the ratio is 0.54, as in *Sobrarbesiren*. Nevertheless, the acetabular fossa of *Sobrarbesiren* is larger than that of protosirenids and occupies almost the whole anteroposterior diameter of the acetabulum. Among protosirenids, *P. fraasi* shows the largest acetabular fossa. The acetabular notch separating the ends of the lunate surface within the acetabulum thus tends to be more opened, and the acetabular fossa is less clearly defined and anteroposteriorly lower, a condition consistent with the loss of the fovea capitis observed in protosirenid femora (see below for comparison of femora). Further, the acetabular surface is angled towards the obturator foramen in protosirenids. All these features are also observed in Eocene dugongid innominates, which show a crescent-shaped acetabulum with a higher anterior part of the lip, a shallow acetabulum, an acetabular fossa that is barely marked or is lost, and an acetabular surface that is almost vertical in lateromedial direction. The latter feature is especially marked in the late Eocene Hungarian innominate MÁFI V.15366, belonging to *Sirenavus* sp.



One of the structures that undergo the greatest changes in the process of reduction of the innominates is the obturator foramen. Other marine mammals that also modify the pelvis, such as cetaceans or pinnipeds, show a tendency to enlarge the obturator foramen, at least in the basal taxa (Berta and Ray 1990; Uhen 2014; Bebej et al. 2015). In contrast, sirenians reduce this foramen to the point of disappearance. *Pezosiren* has an obturator foramen with greatest diameter directed anterodorsally-posteroventrally (Fig. 7a), as in many terrestrial mammals, such as deer, goats, rhinoceroses, horses, buffaloes, and pigs (Pales and Lambert 1971). The teardrop-shaped morphology of the large obturator foramen of *Sobrarbesiren* is similar to that of *Pezosiren*, but proportionally reduced in size (Fig. 7a-b; Table 2). In addition, in *Sobrarbesiren* the pointed anterior margin of the obturator foramen and the presence of the obturator groove provide evidence that the obturator nerve and vessels are still present in this taxon. Protosirenids show a different morphology. The maximum diameter of the obturator foramen is directed dorsoventrally as a horizontal oval in *P. fraasi*; it is anteroposteriorly directed in *P. sattaensis* and anteroventrally-posterodorsally in *P. smithae* (Fig. 7c-e). The obturator foramen of *Sobrarbesiren* is proportionally smaller than that of *P. fraasi* and *P. sattaensis*, and bigger than that of *P. smithae* (Fig. 7b-e) (Table 2). In the innominates of the Eocene dugongids, the obturator foramen is reduced to a tiny hole.

The innominate of *Pezosiren* has narrow ischia. This bone tends to expand dorsoventrally in protosirenids (Zalmout and Gingerich 2012). *Sobrarbesiren* also has an expanded ischium, but its general morphology resembles that of *P. fraasi*, with a straight distal border, unlike the rounded ischium edge of *P. smithae* and *P. sattaensis* (Fig. 7d-e). The ischia of the Eocene dugongids are more elongate and narrower.

Gingerich et al. (1995) highlighted differences in the width of the pubic ramus behind the obturator foramen in the *Protosiren* spp. The pubic ramus is very thin in *P. sattaensis* and *P. fraasi* and much broader and more robust in *P. smithae* (Fig. 7c-e). The pubic ramus of *Sobrarbesiren* is even broader than that of *P. smithae* but the pubic ramus in front of the foramen is more gracile in the Spanish taxon (Fig. 7b). The posterior pubic ramus is also wider than the anterior one in Eocene dugongids such as *Eotheroides* spp. and "*Halitherium*" *taulannense*, in spite of their greatly reduced obturator foramen. The pubic bone of *Sobrarbesiren* is dorsoventrally expanded and elongated in the space where the two pubic rami contact, more so than in *Pezosiren* and *Protosiren* spp.

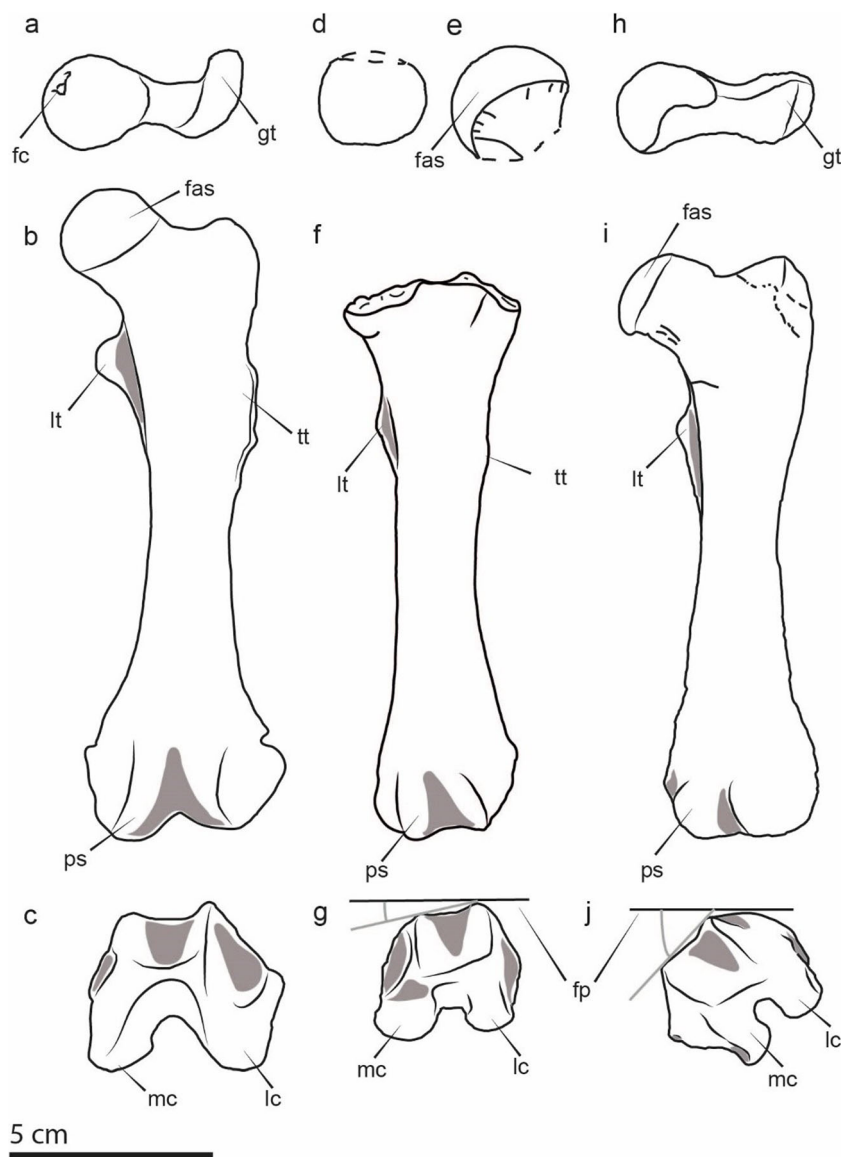
The pubic symphysis of *Sobrarbesiren* is long and rugose, as expected for a symphyseal fibrocartilage attachment. The innominates of *Sobrarbesiren* would probably thus have been strongly connected to one another, and probably also in *P. fraasi* and *P. smithae*. By contrast, the end of the pubic bone

is pointed in *P. sattaensis* and there is no pubic symphysis, indicating that the connection between the two innominates would have been weak (Gingerich et al. 1995).

The innominates of *Sobrarbesiren* are very primitive compared with those of Eocene dugongids. The innominates of *Sobrarbesiren* differ from the latter mainly in having a well-developed and deep acetabulum, a large obturator foramen, and an elongate pubic symphysis.

**Femora** The hind limbs of *Sobrarbesiren* are reduced in size compared to their forelimbs. The ratio between the total length of the humerus and the length of the femoral body is 0.84 in *Pezosiren*, 1.42–1.5 in *Sobrarbesiren*, and 1.33 in *P. smithae*, evidencing a reduction of the femur size in the non-prorastomid basal sirenians. Nevertheless, the specimens of *Sobrarbesiren* and *Pezosiren* were recovered as isolated fossils from different individuals (Domning 2001b; Díaz-Berenguer et al. 2018). Besides, the humeri of *Sobrarbesiren* (MPZ 2017/44 and MPZ 2017/45) have their epiphysis fused while the femur lacks the proximal epiphysis and the suture line of the distal epiphyses is still visible; thus, they pertain to individuals in different ontogenetic stages. So, this ratio must be considered with caution. The general morphology of the femora of *Sobrarbesiren* resembles that of basal sirenians such as the "prorastomid" *Pezosiren portelli* and the protosirenid *P. smithae* in having a pronounced lesser trochanter, a prominent intertrochanteric crest, a deep trochanteric fossa, a distal epiphysis with robust condyles, and a wide patellar surface (Fig. 8). Nevertheless, there are important differences between the bones of the three taxa. The isolated femoral head MPZ 2017/55 of *Sobrarbesiren* is hemispherical (Fig. 8d-e), with an articular surface 12 mm in proximodistal height. The femur of *Pezosiren portelli* (USNM 517465; Fig. 8a-b) has a spherical femoral head, and the articular surface is taller proximodistally than in the Spanish taxon. By contrast, the holotype femur (cast, USNM 94810) of *P. smithae* has an asymmetrical head that narrows towards the notch between the head and the greater trochanter (Fig. 8h-i). It is very flattened and has a proportionally smaller (5 mm in height) articular surface. When observed in anterior view, this articular surface is limited to the more proximomedial part of the head, but in posterior view the articular surface occupies almost the entire surface from the notch that separates it from the greater trochanter to the medial border of the head. It is clearly displaced medially and posteroproximally in comparison with the proximomedially directed femoral head of *Pezosiren*. The femoral head of *Pezosiren* preserves the fovea capitis, as is the case in many terrestrial mammals, and is separated from the shaft by a prominent neck, whereas the femur of *P. smithae* lacks the fovea capitis and has a short neck. Furthermore, the femoral head extends proximal to the greater trochanter in *Pezosiren* and it is at the same level as the trochanter in *P. smithae*

**Fig. 8** Comparative interpretative sketches of femora of different Eocene sirenians. **a-c**, *Pezosiren portelli*: left femur (USNM 517465) in proximal (a) anterior (b) and distal (c) views. **d-g**, *Sobrarbesiren cardieli*: femoral head (MPZ 2017/55) in proximal (d) and ?medial (e) views, and left femur (MPZ 2017/53) in anterior (f) and distal (g) views. **h-j**, *Protosiren smithae*: right femur (cast USNM 94810 (CGM 42292) inverted) in proximal (h), anterior (i) and distal (j) views. Dashed lines represent broken areas. Anatomical abbreviations: **fas**, femoral head articular surface; **fc**, fovea capitis; **fp**, frontal plane of proximal edge of femur; **gt**, greater trochanter; **lc**, lateral condyle; **lt**, lesser trochanter; **mc**, medial condyle; **ps**, patellar surface; **tt**, third trochanter



(Fig. 8a-b, h-i). According to Gingerich et al. (1997), the general morphology of the femur of the protosirenid *P. sattaensis* is similar to that of *P. smithae*, apart from its more slender and longer diaphysis. This taxon also has a femoral head positioned above the greater trochanter, although in this case it is because the trochanter is reduced and the notch between the femoral head and the trochanter is very low (Gingerich et al. 1997: fig. 13B), as in the femora of Eocene dugongids. This feature is unknown in *Sobrarbesiren*. The lesser trochanter of *Sobrarbesiren* is of the same relative size as that of *P. smithae*, but it is more pointed (Fig. 8f, i: lt). Both are relatively smaller than the enlarged sheet of bone that forms the lesser trochanter in the femur of *Pezosiren* (Fig. 8b: lt). The lesser trochanter of *P. sattaensis* is broken but present (Gingerich et al. 1997: fig. 13B). The third trochanter is a small protuberance in *Sobrarbesiren* (Fig. 8f: tt), very reduced compared with the sheet-like, laterally expanded third trochanter of

*Pezosiren* (Fig. 8b: tt). It is absent in the *Protosiren* spp. (Domning and Gingerich 1994; Gingerich et al. 1997) (Fig. 8i). The intertrochanteric crest is low in *Sobrarbesiren* and *P. smithae* and is prominent in *Pezosiren*. The trochanteric fossa is significantly shorter and deeper in *Pezosiren* than in the other basal sirenians.

The femoral midshaft of *Sobrarbesiren* is rounded and narrow at the level of the lesser trochanter like that of *Pezosiren* and maintains a constant diameter as far as its distal edge, where it broadens. The shaft of *P. smithae* has an hourglass-like general morphology in anterior view and is broad and anteroposteriorly very flattened at the level of the lesser trochanter, narrows just in the midshaft, and broadens again toward the distal edge. The femoral shaft of *Sobrarbesiren* shows a medial torsion of the distal end of 14° with respect to the frontal plane of the proximal edge. This torsion is more pronounced (50°) in the femur of *P. smithae* (Fig. 8g, j) and seems also to be present in the

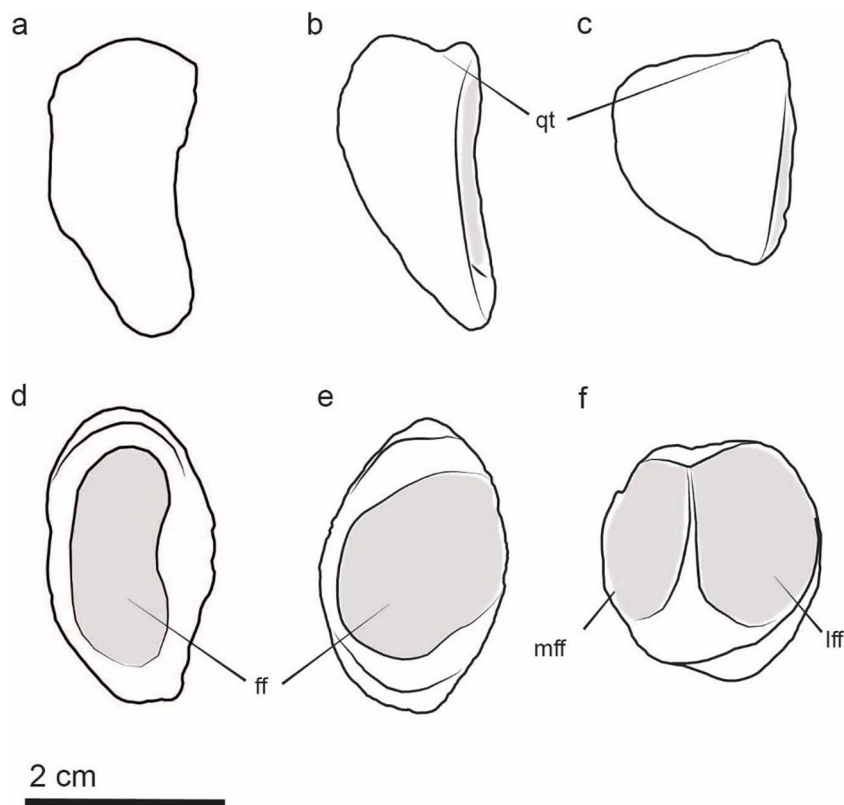
*P. sattaensis* (Gingerich et al. 1997: fig. 13 B). However, *Pezosiren* has a straight femoral shaft (Fig. 8c–j).

Although the patellar trochlea and condyles are well developed in the *Sobrarbesiren* and *P. smithae*, there is a clear decrease in the size of the femur's distal epiphysis compared with the proximal one (Table 3). By contrast, the proximal and distal extremities are of approximately the same size in *Pezosiren* (Fig. 8b–i). In addition, there are some differences with respect to the femur distal extremity of the non-prorastomid taxa. The width of the distal end is proportionally greater in *P. smithae* (length of the femoral body: 139 mm; greatest width of the distal end: 42 mm) than in *Sobrarbesiren* because of the presence of a very pronounced medial epicondyle that projects posteromedially in *P. smithae*, which is scarcely marked in *Sobrarbesiren* (Fig. 8g, j: mc). Moreover, the patellar trochlea of *P. smithae* significantly protrudes anteriorly in lateral view in comparison with the trochleae of the other quadrupedal sirenians. The internal distance between the condyles (the width of the intercondyloid fossa) is proportionally greater in *Pezosiren* (the ratio between the width of the intercondyloid fossa and the length of the femoral body is 0.11) than in *Sobrarbesiren* (0.06) and slightly smaller in *P. smithae* (0.05) (Table 3). The medial condyle is larger than the lateral one in the femur of *Sobrarbesiren* femur as in extant proboscideans (Weissengruber et al. 2006). Both condyles are similar in size in the *Pezosiren*. In *P. smithae* the lateral condyle is the larger.

The femur of *Sobrarbesiren* is very different from the reduced femora of the Eocene dugongids (e.g., Zalmout and Gingerich 2012: fig. 64). It differs in having a well-developed head, a prominent lesser trochanter, a third trochanter and an intertrochanteric crest, a deep trochanteric fossa, and a still functional distal extremity.

**Patellae** These bones are known in the three quadrupedal sirenians under consideration. The general morphology of the patella of *Sobrarbesiren* MPZ 2017/52 is similar to DPD UNNUM of the Jamaican taxon *Pezosiren portelli*. Both bones are teardrop-shaped in anterior view and have a concave posterior side in lateral view (Fig. 9a–b, d–e). Nevertheless, the patella of *Pezosiren* is trapezoidal in lateral outline, with a thicker and more rounded apex than that of *Sobrarbesiren*. In *Pezosiren*, the femoral facet is elongated, covering the entire length of the posterior side, and very concave, which is different from the more rounded and flattened femoral facets of *Sobrarbesiren* and *P. smithae* (Fig. 9d–f). The patellae of *Sobrarbesiren* and *Pezosiren* are very different from the holotype patella CGM 42292 (cast, USNM 94810) of *P. smithae*. This patella is rounded in outline (Fig. 9c, f), with its total length equal to its maximum width, and its posterior side is slightly convex in lateral view. Further, the articular surface of the patella of *P. smithae* is divided into two clearly discernible femoral facets, one bigger than the other, separated by a low ridge (Fig. 9f: mff, lff), whereas there is a single femoral facet

**Fig. 9** Comparative interpretative sketches of patellae of Eocene sirenians. **a** and **d**, *Pezosiren portelli* patella DPD UNNUM in lateral (a) and posterior (d) views. **b** and **e**, *Sobrarbesiren cardieli* patella MPZ 2017/52 in lateral (b) and posterior (e) views. **c** and **f**, *Protosiren smithae* patella cast USNM 94810 (CGM 42292) in lateral (c) and posterior (f) views. Anatomical abbreviations: **ff**, femoral facet; **lff**, lateral femoral facet; **mff**, medial femoral facet; **qt**, attachment area for quadriceps tendon



in *Sobrarbesiren* and *Pezosiren* (Fig. 9d, e: ff). In addition, *Sobrarbesiren* has a dorsal furrow for the attachment of the quadriceps tendon, which is absent in *Pezosiren*. *Protosiren smithae* shows a dorsal flange, but not a furrow, probably also related to the quadriceps tendon (Fig. 9b, c: qt). The patella of proboscideans is elongated, more similar to that of *Sobrarbesiren* and *Pezosiren* than to *P. smithae*, but it is divided in two femoral facets by a median ridge as in *P. smithae* (Smuts and Bezuidenhout 1994; Shil et al. 2013). The dorsal furrow for the attachment of the quadriceps tendon is absent in extant proboscideans as in the patella of *Pezosiren* (Smuts and Bezuidenhout 1994).

**Fibulae** The fibulae described in *Sobrarbesiren* (MPZ 2017/56, MPZ 2018/521; Fig. 6) are the oldest sirenian fibulae known (Díaz-Berenguer et al. 2018). Domning and Gingerich (1994: fig. 11G) figured the fibula of the protosirenid *P. smithae* from the Bartonian-Priabonian of Egypt, but no other fibulae are known from the sirenian fossil record. The general morphology of both fibulae is similar, although there are differences between them. In the holotype right fibula of *P. smithae* (cast, USNM 94810), the cross section is rounded throughout the shaft, whereas in the fibula of *Sobrarbesiren* MPZ 2017/56 (Fig. 6a-e) it is mediolaterally flattened in the proximal midshaft and triangular in its distal part. Accordingly, the distal surface of the fibula is rounded in *Protosiren* and triangular in *Sobrarbesiren*, with the medial side

flattened. The posterolateral crest present at the proximal end of the fibula of *Sobrarbesiren* MPZ 2017/56 is less marked in the fibula of *Protosiren* fibula, but the Egyptian specimen has a low keel along its medial side. However, the processus lateralis fibulae described in *Sobrarbesiren* (Díaz-Berenguer et al. 2018) is absent in *P. smithae*.

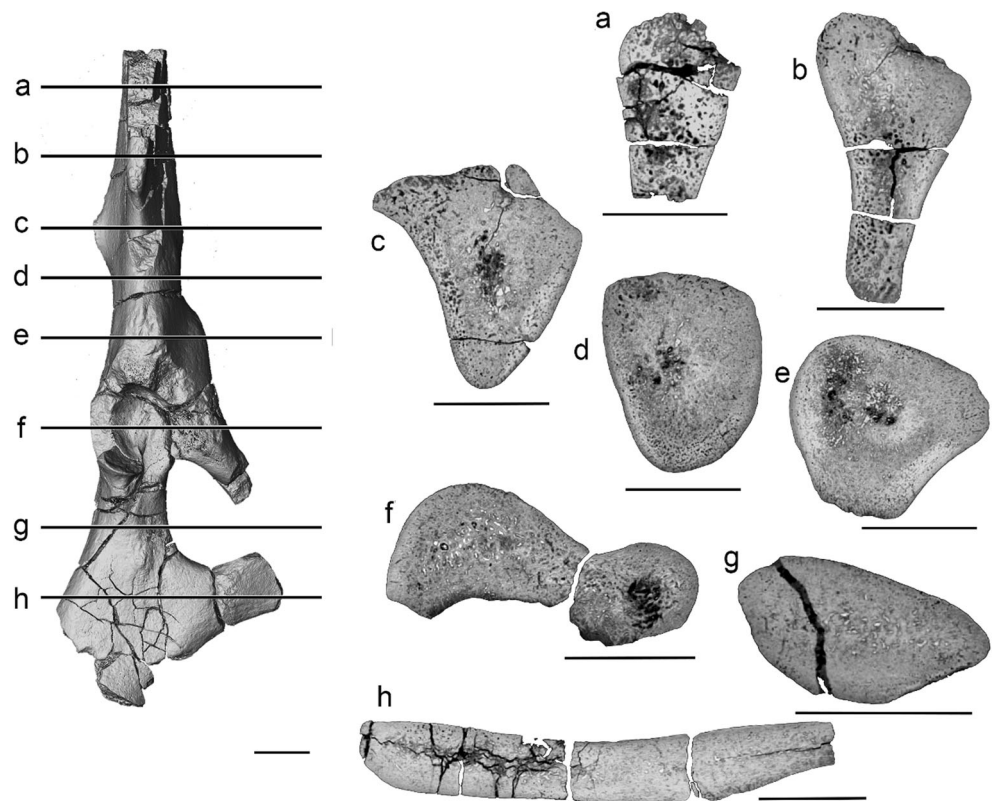
## Microanatomical Features

### Description

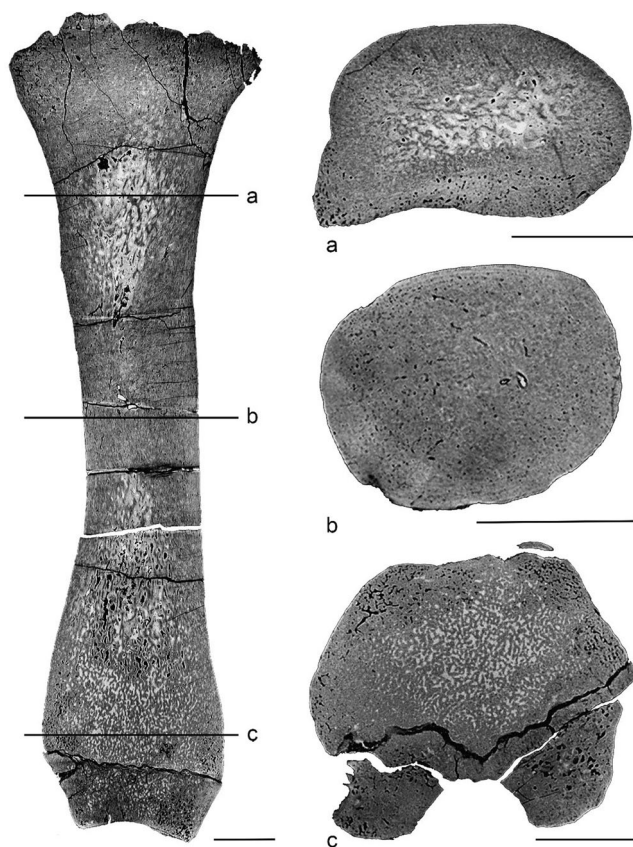
The innominate MPZ 2017/48 is extremely compact, whereas it is spongious in the other few taxa where microanatomical features are known (e.g., in dogs, Hardt and Jee 1982; rats, Harrison 1961; primates, Volpato et al. 2008). We made several transverse sections in order to gain an idea of the distribution of the osseous tissue along this bone (Fig. 10). The compactness appears rather homogeneous along the bone, with only small-sized cavities rather randomly distributed and with slightly larger ones in the core of the bone. It is indeed the first time that osteosclerosis (see Ricqlès and Buffrénil 2001; Houssaye 2009) is observed in an innominate.

The femur is strongly compact, as shown by the longitudinal and transverse sections performed on the bone (Fig. 11). In this bone, the growth center is at midshaft (central point just above section b in Fig. 11). Its location is determined following the layers of primary cortical bone, which attain their

**Fig. 10** Transverse sections of the innominate bone MPZ 2017/48 of *Sobrarbesiren cardieli*. Scale bars equal 10 mm







**Fig. 11** Femur MPZ 2017/53 of *Sobrarbesiren cardieli* in virtual longitudinal (left) and transverse (right) sections. Scale bars equal 10 mm

maximal thickness at the growth center and decrease proximally and distally away from it. The midshaft is strongly compact with a cavity in the core of the section that probably represents the nutrient canal (Fig. 11b). Other cavities are just vascular spaces that are much smaller. Around the growth center, in the centralmost part of the bone (constituting about 22% of its diaphyseal length), compactness remains extremely strong. A compactness index of 98.9% can be estimated for the femur mid-diaphyseal section (Supplementary Information, SFig. 1). Away from the midshaft the compactness decreases, forming a spongiosa with rather large trabecular spaces surrounded by a compact cortex (Fig. 11a, c). Towards the epiphyses, the intertrabecular spaces become smaller and thus more numerous.

### Comparisons

Innominate sections are extremely rare. To our knowledge, the inner structure of innominates has been investigated, beyond in medical research (Harrison 1961; Hardt and Jee 1982), mainly in primates (Volpato et al. 2008; Cunningham and Black 2009; Abel and Macho 2011), and otherwise only in an archaeocete whale (Hautier et al. 2014). The protocetid archaeocete innominate sections show large inner cavities

connected by thin trabeculae (Hautier et al. 2014: fig. 4), whereas the cavities are really small in *Sobrarbesiren* and the spongiosa is strongly compacted. An innominate as compact as that of *Sobrarbesiren* has never been described before. Due to the absence of comparative data, especially for taxa displaying a strong increase in bone mass, it is difficult to draw functional inferences based on such a peculiar pattern. Comparisons with other basal sirenians and with other archaeocete whales with an unfused sacrum would be of great interest in order to better document the possible occurrence of this specialization in the innominate in the process of adaptation to an aquatic life.

The femur of *Sobrarbesiren* is extremely compact and thus osteosclerotic. Very few longitudinal sections of femurs exist, and comparisons can primarily be drawn with previously published mid-diaphyseal sections, the usual reference plane for transverse sections. The midshaft section is extremely compact, even more so than in other osteosclerotic amniotes. To our current knowledge, it is similar only to what is observed in the aquatic sloth *Thalassocnus carolomartini* McDonald and Muizon, 2002, and the phocid *Nanophoca vitulinoides* Van Beneden, 1876 (Amson et al. 2014; Houssaye et al. 2016; Dewaele et al. 2018) and, based on the compactness values available in the supplementary information of Quemeneur et al. (2013) in the cryptodiran turtle *Trachemys scripta* (96.3%) and the penguin *Aptenodytes patagonicus* (95.4%). Unfortunately, no section is available for these two taxa and only mid-shaft transverse sections are available for *Thalassocnus* and *Nanophoca*. Longitudinal sections would be required to verify if this high compactness is general to the bone as in *Sobrarbesiren*, or only limited to the region surrounding the growth center, as in the sea otter. Indeed, the latter shows an extremely compact femoral mid-shaft as in *Sobrarbesiren* but the whole compactness of the bone is much lower (Houssaye and Botton-Divet 2018). The conspicuous variations along the shaft in *Sobrarbesiren*, rare in terrestrial mammals but recently highlighted in several aquatic amniotes (Houssaye et al. 2016), evoke what is observed in the femora of the protocetid whales *Rodhocetus* Gingerich et al., 1994b, and *Maiacetus* Gingerich et al., 2009, and the sea otter, but with a clearly higher compactness (Houssaye et al. 2015, 2016; Houssaye and Botton-Divet 2018). Indeed, *Rodhocetus* shows a strongly compact cortex at midshaft, but the medullary area displays an open medullary cavity surrounded by small cavities, unlike the extremely compact structure observed in *Sobrarbesiren*. Similarly, away from the growth center, the medullary area is much lighter. The midshaft section of the whale *Maiacetus* is more compact than in *Rodhocetus* but also shows a much lighter organization than in *Sobrarbesiren*. The extremely compact inner structure of the femur of *Sobrarbesiren* thus documents the strongest osteosclerosis observed so far in an amniote femur. This feature can be shared with other taxa, such as *Thalassocnus*,

*Nanophoca*, *Aptenodytes*, and *Trachemys*, but 3D investigations would be required to ascertain this hypothesis.

## Discussion

### Functional Morphology

**Hip Joint** The acetabular fossa and the femoral head of the basal sirenians show important differences related to their capacity for hind limb movement. The innominate of *Sobrarbesiren* preserve a deep acetabulum that is rounded in shape, a large acetabular fossa, and a narrow acetabular notch, in accordance with the rounded morphology of the femoral head MPZ 2017/55 (Fig. 4i–k). A hemispherical femoral head suggests that the femur is capable of rotation and provides evidence for broad motion at the hip joint. The hip joint of *Sobrarbesiren* is capable of flexion and extension movements in the parasagittal plane, evidenced by the elevated anterior lip of the acetabulum, and abduction movements, thanks to the low and slightly concave dorsal border of the acetabulum. In turn, protosirenids show a crescent-shaped, shallower acetabulum, except for *P. fraasi* (Fig. 7c–e), and a smaller acetabular notch in addition to a flattened femoral head that lacks the fovea capitis. According to Adam (2018: 471) the absence of a fovea capitis femoris is evidence of the loss of the round ligament “which normally maintains the femoral head within the acetabulum of the pelvis in mammals that have weight-bearing hip joints.” The absence or reduction of the fovea capitis femoris, like the modification of the acetabular fossa, is an argument broadly used as evidence of adaptation to aquatic life in marine mammals such as Archaeoceti (e.g., Gingerich et al., 2001; Gingerich and Cappetta 2014; Bebej et al. 2015). Nonetheless, various graviportal mammals such as desmostylians and proboscideans (Domning 2002; Shil et al. 2013, respectively) lack the fovea capitis, indicating that it is possible to do without this structure and still support one’s weight on land. However, the absence of the fovea capitis in the femur of *P. smithae* is clearly a derived condition from the femur of the “prorastomid” *Pezosiren*. The fovea capitis is also present in Eocene proboscideans (Court 1994). In protosirenids, moreover, the reduction in size of the acetabular fossa, where the round ligament is anchored, is evidence of a reduction in the capability of movement of hind limb in this sirenian family. Whether the fovea capitis is present or absent in the femora of *Sobrarbesiren* is unknown, but the acetabular fossa of *Sobrarbesiren* is proportionally bigger than that of protosirenids (Fig. 7b–e), occupying almost the entire anteroposterior length of the acetabulum. Therefore, the presence of the round ligament in the Spanish taxon cannot be ruled out.

A different morphology of the femoral head articular surface implies a different capacity for hind limb movements.

*Pezosiren* has a spherical femoral head and *Sobrarbesiren* a hemispherical one, and both have deep acetabula (Fig. 8a–e), evidencing a wide hip joint range of motion. By contrast, the femoral head of *P. smithae* is flattened and mediolaterally elongated, in accordance with the acetabular morphology of the innominate (Fig. 8h, i). This indicates that *P. smithae* was capable of a smaller variety of limb movements in comparison with *Pezosiren* and *Sobrarbesiren*. Indeed, the morphology of the femoral head of *P. smithae*, together with its inclined acetabulum, its long axis directed anteroventrally–posterodorsally, and its low dorsal and ventral acetabular borders, implies a tendency for movement of the hip joint in one direction. If, as proposed by Gingerich et al. (1997), the morphology of the femur of *P. sattaensis* is similar to that of *P. smithae*, a similar capacity for limb movement can be inferred. The form of the femoral head in mammals reflects the position of the femoral long axis relative to the body axis (Jenkins and Camazine 1977). There is a significant difference in the angle formed by the margin of the articular surface of the femoral head with the femoral long axis between *Pezosiren* (56°) and *P. smithae* (36°), indicating a more adducted position of the femur in the latter. The absence of a complete femur in *Sobrarbesiren*, including a femoral head, prevents us from inferring the femur position in relation to the body axis.

In addition, the innominate and femur of *Sobrarbesiren* preserve several insertions for muscle attachment that testify a fully functional hip joint and well control of thigh movements. The roughened area just anterior to the acetabulum observed in *Sobrarbesiren* (Fig. 3) is the point of origin of the rectus femoris, which would be attached to the deep furrow at the base of the patella of *Sobrarbesiren* (Fig. 5) via the quadriceps tendon (Getty and Sisson 1975). The rectus femoris inserts on the tibial tuberosity in extant proboscideans, which lack a dorsal furrow in the patellar base (Weissengruber et al. 2006).

The iliopectineal eminence also present on the innominate of *Sobrarbesiren* (Fig. 3b, f: ie) is where the pectineus muscle originates. This muscle attaches to the medial side of the femoral shaft. The presence of the lesser trochanter and a rudimentary third trochanter in *Sobrarbesiren* (Fig. 4a: tt) suggests that the iliopsoas and the gluteus superficialis or the gluteus medius muscles are still present. The iliopsoas, the pectineus, and the gluteus superficialis muscles are involved in the flexion of the hip joint and the gluteus medius in its extension, and moreover, the iliopsoas takes part in the lateral rotation of the thigh. The pectineus muscle also takes part in the adduction of the thigh, and the gluteus superficialis and the gluteus medius muscles in the abduction of the limb. The presence of the adductor magnus muscle is also proposed. According to Bebej et al. (2012) this muscle inserts along the lateral surface of the femur, and it is involved in the extension and adduction of the hip joint. It has been associated with the strong lateral keel observed in the remingtonocetid femora

(Bebej et al. 2012). Nevertheless, the adductor magnus inserts on the medial condyle of the femur in hyracoids (Murie and Mivart 1865). The lateral side of the femur of *Sobrarbesiren* has a very small and low lateral ridge (Fig. 4b) in comparison with the strong lateral keel of remingtonocetids, that could be also related to the presence of the adductor magnus muscle in *Sobrarbesiren*. However, some of the structures, such as the lesser and third trochanters, where the iliopsoas and the gluteus superficialis muscles must have inserted, are reduced in size in *Sobrarbesiren* in comparison with the quadrupedal amphibious *Pezosiren* (Fig. 8d–f). There is thus a less powerful flexion of the hip joint compared with the Jamaican taxon.

In addition, *Sobrarbesiren* shows an expanded ischium compared with *Pezosiren*, similar to that of protosirenids. In spite of the general reduction in the innominate structures observed in non-prorastomid sirenians, exemplified by rod-like ilia or decrease in size of the obturator foramen, curiously the ischia tend to expand. Bebej et al. (2015) proposed that in semiaquatic archaeocetes an expanded ischiatic table is related to the presence of powerful muscles for the retraction of the hind limbs during swimming. This might also be an explanation for the expansion of the ischia in non-prorastomid quadrupedal basal sirenians.

**Knee Joint** The small fossae for the insertion of the medial and lateral collateral ligaments, the cruciate ligaments and the popliteus muscle, which control the stability of the knee, are present in the femur of *Sobrarbesiren*. This, in conjunction with a broad patellar surface, the presence of a large patella with an insertion area for the patellar ligaments, and the well-developed femoral condyles, indicates that *Sobrarbesiren* had a muscled knee comparable to that of terrestrial mammals.

The articular condyles of the femur are directed posteriorly in *Sobrarbesiren*, *Pezosiren*, and *Protosiren*. This indicates that the knee always remained flexed (Gingerich et al. 1990). According to Court (1994: 324), “in medial view, a line drawn from the posterior-most extent of the inner condyle to its anterior margin, when orientated in the horizontal plane, reflects the position of maximum articular congruence at the knee and the likely habitual posture of the femur.” This method has been used to infer the femur posture in different quadrupedal animals, such as *Numidotherium koholense* Mahboubi et al., 1986 (Court 1994) and some desmostylians (Domning 2002), among others. By this criterion, the femur of *Sobrarbesiren* would have habitually inclined about 51° from the vertical in resting posture. Similar angles are recovered for *Pezosiren* (53°) and *P. smithae* (49°), indicating a similar normal resting posture of the femur. *Sobrarbesiren* and *P. smithae* share a feature not observed in the “prorastomid” *Pezosiren*: torsion of the femoral shaft (Fig. 8c, g and j). When the femoral head of *P. smithae* is positioned in accordance with the long axis of the acetabulum, then the proximal extremity of

the femur is turned laterally, the long axis of the femoral head is directed anteromedially-posterolaterally and the distal extremity laterally deviated. Thus, probably *P. smithae* would have had an abducted knee in the normal resting posture. Other taxa with a distal torsion of the femur are the marine sloth *Thalassocnus* Muizon and McDonald, 1995 (Amson et al. 2015) and the Eocene archaeocete whale *Basilosaurus isis* Andrews 1904 (Gingerich et al. 1990), in both cases related with an abducted position of the knee. Even in the absence of a complete femur, a similar posture can be inferred for *Sobrarbesiren*. The only dugongid femora that show a torsion are that of *Eotheroides sandersi* and the femur UM 101226 of *Eosiren* sp. (Iyad Zalmout, personal communication).

Tibiae are only preserved in *Pezosiren* and *P. smithae*, but there are also some differences between the tibiae of these taxa. The tibia of *Pezosiren* (USNM 517466) has a prominent and elongated cnemial crest and the shaft shows medial torsion (Domning 2001b). The cnemial crest of the tibia of *Protosiren* (CGM 42292) is shorter and is limited to the first third of the shaft, and the distal midshaft is directed laterally and shows a lateral torsion relative to the proximal end. By contrast, the distal midshaft of *Pezosiren* is slightly directed medially. This difference in the torsion direction of the tibia, in conjunction with the torsion of the femur of *Protosiren*, highlights a different position of the limb with respect to the sagittal body axis from that in *Pezosiren*. Although the tibia of *Sobrarbesiren* is not known, the fibula shows a lateral torsion of its distal extremity (Fig. 6). This, together with the lateral torsion of the femora of *Sobrarbesiren* when it is positioned with its distal extremity parallel to the frontal plane, albeit less strong than in *Protosiren*, suggests a position of the hind limb similar to that of *P. smithae*.

The tibia of *P. smithae* (specimen CGM 42292, cast) is surprisingly long with respect to the femur, considering that the zeugopodium of this animal is in a process of reduction. The estimated ratio between the tibia total length and the femur total length is 0.94, even though the tibia of *Protosiren* lacks the distal epiphyses. If this proportion is accurate, it suggests the hypothesis that prior to the incipient process of reduction in the sirenian zeugopodium, there was an elongation of the tibia in protosirenids related to adaptation to aquatic life. A tibia proportionally longer relative to the femur is a feature found in mammals secondarily adapted to aquatic life, such as marine sloths (Muizon and McDonald 1995) or pinnipeds (Berta and Ray 1990). The femur and tibia of *Pezosiren* were recovered as isolated fossils in two different bonebeds from the same stratigraphic section (Domning 2001b), so they pertain to different individuals and comparisons cannot be made to test this initial hypothesis.



The femoral facet of the patella is subdivided into medial and lateral facets by a more or less salient ridge for articulation with the femur in many mammals, such as proboscideans (Shil et al. 2013), artiodactyls and perissodactyls (Pales and Lambert 1971), among others. Patellae with a single femoral facet, like those in *Pezosiren* and *Sobrarbesiren* (Fig. 9), have been described in the basilosaurid archaeocete whales (Gingerich et al. 1990; Uhen 2004). Gingerich et al. (1990) described the hind limbs of the Egyptian middle Eocene basilosaurid *Basilosaurus isis*. Unlike in sirenians, this archaeocete had a highly modified distal extremity of the femur with two well-differentiated positions for the patella separated by a cylindrical ridge that is absent in the sirenian femora. This feature indicates that there was only one alternative position to the normal resting posture (Gingerich et al. 1990). Different morphologies of the femoral facet of the patellae should be related with different morphologies of the patellar trochlea. Nevertheless, there are not significant differences in the development of the medial and lateral lips of the patellar trochlea between *Pezosiren*, *Protosiren*, and *Sobrarbesiren* (Fig. 8c, g and j) that can be related with the different morphologies of the patellae. So, its implication for the sirenian knee is unknown.

**Ankle Joint** No elements of the sirenian foot are known, so the characteristics of the sirenian ankle articulation remain unknown. Nevertheless, Díaz-Berenguer et al. (2018) described the presence of the processus lateralis fibulae in the fibula of *Sobrarbesiren* as a plesiomorphy and as evidence of the retention of a mobile foot in this taxon. According to Davis (1964: 118), this process “separates the peroneal tendons into two groups: the long peroneal tendons lie immediately anterior to the process, while tendons of the brevis and tertius lie immediately behind it.” This process is also present in other taxa such as the quadrupedal proboscidean *Numidotherium koholense* Jaeger, 1986 (Court 1994), ursids and phocines (Berta and Ray 1990), and in pakicetid whales (Madar 2007), among others. All of the above are animals with a mobile foot involved in walking and/or swimming. The fibula of *P. smithae* lacks this process, but the presence of a functional foot has also been proposed for this taxon related with the presence of the fibula (Domning and Gingerich 1994). Nevertheless, this hypothesis could not be tested due to the absence of the distal epiphysis of the fibula, where articular facets with the tarsus are located, or more distal elements, which could clarify whether the animal might have had real control of its foot. The interpretation of the processus lateralis fibulae as a plesiomorphy in *Sobrarbesiren* implies that it was also present in more basal sirenians or previous ancestors. Thus, if we consider its absence in *Protosiren* as a derived condition, this indicates less control of the foot in this sirenian.

## Basal Sirenians Swimming Modes

Anatomical differences in the hind limbs of the three quadrupedal sirenians under consideration (*Pezosiren*, *Protosiren*, and *Sobrarbesiren*) (Table 6) confirm that some variability in locomotor capabilities existed during the first stages of the evolution of sirenians.

The “prorastomid” *Pezosiren portelli* exemplify the most primitive condition. It has a normally unfused sacrum (although partly fused in old individuals) composed of three or four vertebrae connected by rigid articulation of the pleurapophyses, a still strong sacroiliac articulation, and caudal vertebrae that lack broad transverse processes. Thus, *Pezosiren* probably had an otter-like tail but with some dorsoventral flattening (Domning 2001b). “Prorastomids” are considered amphibious quadrupeds that combined dorsoventral spinal undulation with simultaneous pelvic paddling for swimming (Domning 2000, 2001b). As proposed by Domning (2000) the next stage is represented by the protosirenid *P. smithae*. Protosirenids have a single sacral vertebra with elongated pleurapophyses, well-developed hind limbs without sacroiliac joint, and caudal vertebrae with broad transverse processes, evidencing the presence of an at least incipient horizontal caudal fin (Domning and Gingerich 1994; Gingerich et al. 1995). They are interpreted as aquatic quadrupeds that swam by dorsoventral undulation of the enlarged tail and reduced hind limbs (Domning 2000). The third stage is represented by Eocene dugongids, which lack external hind limbs and are obligate aquatic animals that swim exclusively with the tail (Domning 2000). The dugongids *Eotheroides sandersi* and *Eotheroides clavigerum* from the Priabonian of Egypt are considered already to have had a tail fluke (Zalmout and Gingerich 2012).

Within this evolutionary framework, an intermediate stage of adaptation to aquatic life between the amphibious “prorastomids” and the aquatic quadrupedal protosirenids was proposed for *Sobrarbesiren* by Díaz-Berenguer et al. (2018).

*Sobrarbesiren* presents a combination of different morphological features not known in any other sirenian: an unfused sacrum composed of an indeterminate number of sacral vertebrae, with short anteroposteriorly and dorsoventrally expanded pleurapophyses; a strong connection between the sacrum and the ilia; functional hind limbs (Díaz-Berenguer et al. 2018); and probably a horizontally flattened tail, in accordance with the broad transverse processes of the caudal vertebrae (Supplementary Information, SFig. 2). No extant marine mammal shares this combination of characters. Semiaquatic animals such as pinnipeds and sea otters have a sacrum composed of three fused vertebrae and lack broad transverse processes in the caudal vertebrae because the tail is not employed in swimming, instead they have embedded the hind limb toes in a flipper that they use as the main propulsive organ (Berta

**Table 6** Summary of differences in hind limb morphologies in early sirenians

		<i>Sobrarbesiren cardieli</i>	<i>Pezosiren portelli</i>	<i>Protosiren</i> spp.
Innominate bone	Ilium	Rod-like ilium	Expanded ilium	Rodlike ilium
	Ilium spines	Lateral spine that appears abruptly with a flattened and rugose surface, and posterior spine present	Dorsal crest with a flattened and rugose surface	Lateral spine that appears gently
	Sacroiliac joint	Present but reduced	Present	Absent
	Acetabulum	Rounded and deep with a flattened acetabular surface	Rounded and deep with a flattened acetabular surface	Rounded and shallow in <i>P. fraasi</i> and crescent shaped and shallow with an inclined acetabular surface in <i>P. smithae</i> and <i>P. sattaensis</i>
	Obturator foramen	Reduced in size and teardrop-shaped	Large and teardrop shaped	Reduced in size and oval, less so in <i>P. sattaensis</i> , which is oval but enlarged
	Pubic symphysis	Long	Long	Long, less so in <i>P. sattaensis</i> , where it is absent
	Ischium	Dorsoventrally expanded	Narrow	Dorsoventrally expanded
Femur	Femoral head	Hemispherical	Spherical with fovea capitis	Flattened, lacks the fovea capitis in <i>P. smithae</i>
	Third trochanter	Present but reduced	Present	Absent in <i>P. smithae</i>
	Femoral shaft	Gentle torsion of the femoral distal edge	Femoral shaft straight	Strong torsion of the femoral distal edge in <i>P. smithae</i>
	Femoral condyles	Medial condyle bigger than the lateral	Femoral condyles similar in size	Lateral condyle bigger than the medial in <i>P. smithae</i>
	Patella	Teardrop-shaped with one femoral facet	Teardrop shaped with one femoral facet	Rounded with two femoral facets in <i>P. smithae</i>
Tibia	Tibial shaft	Not known	Torsion towards medial	Torsion towards lateral in <i>P. smithae</i>
Fibula	Processus lateralis fibulae	Present	Not known	Absent in <i>P. smithae</i>
Specimen number		Left and right innominate bones MPZ 2017/47–48, patellae MPZ 2017/ 51–52, left femur and femoral head MPZ 2017/53 and MPZ 2017/55 and left fibula MPZ 2017/56	Left and right innominate bone, USNM 517464; left femur, USNM 517465; left tibia, USNM 517466 and patella, unnumbered	<i>Protosiren smithae</i> left and right innominate bone, femur, tibia, fibula and patella casts, USNM 94810 (CGM 42292). <i>Protosiren sattaensis</i> left and right innominate bone casts GSP-UM 3001
References		This article	Domning 2001b	Abel 1904; Gingerich et al. 1995; Domning and Gingerich 1994; Gingerich et al. 1997

et al. 2015; Adam 2018). Totally aquatic cetaceans have a vestigial innominate, with no bony connection to the vertebrae, and lacks defined sacral vertebrae and external hind limbs (Berta et al. 2015). Nevertheless, sirenians and cetaceans share several morphological traits adapted to a fully aquatic lifestyle, such as a reduction in the number of sacral vertebrae and the loss of the connection between the ilium and the sacrum, among others. The presence or absence of a connection between the sacrum and the ilium is considered evidence of different swimming modes in the archaeocete whales (Uhen 2014 and references therein). Pakicetids, ambulocetids, and remingtonocetids have a multivertebral sacrum that is solidly fused (e.g., Thewissen et al. 2001; Madar et al. 2002; Madar 2007; Bebej et al. 2012), whereas protocetids show a

great variety of stages in the sacral region. Protocetids with a solidly fused sacrum such as *Maiacetus* are considered to swim by alternate pelvic paddling (Gingerich et al. 2009). Protocetids such as *Rodhocetus* and *Natchitochia* Uhen, 1998, with an unfused multivertebral sacrum that is articulated with the innominates, are considered to swim by simultaneous pelvic paddling, in other words, with an active role played by the posterior limbs (Uhen 2014). This assumption is based on the fact that they possess a strong sacroiliac articulation between the sacral vertebrae and the innominates, independently of the number of sacral vertebrae (four vertebrae in *Rodhocetus* and two sacral vertebrae and two sacrocaudals in *Natchitochia*). Other protocetids such as *Georgiacetus* Hulbert et al., 1998, which lack the sacroiliac articular surface,

are considered swimming by dorsoventral pelvic undulation (Uhen 2014). The more derived basilosaurid archaeocetes have innominate disconnected from the vertebral column and a caudal fluke, and they are considered to have swum by caudal oscillation (Uhen 2014). The hind limbs of basilosaurids are very small relative to their body size and have been interpreted as copulatory guides (Gingerich et al. 1990). Thus, the features observed in *Sobrarbesiren*, and other basal sirenians, are more similar to the condition described for archaeocete whales than to any extant animal. The similarity of the skeletal modifications between the cetaceans and sirenians in the transition from land to sea correspond to one of the classical examples of convergent evolution. According to Fish (1996 and references therein), in the secondary radiation of mammals into aquatic habitats, the drag-based swimming modes (with pelvic paddling) is considered a previous stage in front of the lift-based swimming modes. Thus, regardless of the different uses of habitats among the basal sirenians (*Pezosiren*, *Sobrarbesiren*, and *Protosiren*) and cetaceans (archaeocete whales) could have had, the similarity in morphology and swimming mode observed among some of these Eocene quadrupedal mammals would have been associated with similar constraints imposed on animals by the physical environment and with selection for adaptation for effective swimming (Fish 1996).

The decrease of fusion between sacral vertebrae happens before the loss of the sacroiliac articulation in Eocene cetaceans during the course of their evolution (Buchholtz 1998). This assumption is also consistent with the evolution of the sacral region in sirenians according to the fossil record. As proposed by Domning (2000), “prorastomids” such as *Pezosiren* possess an unfused multivertebral sacrum like that of the protocetid *Rodhocetus*, and a strong sacroiliac joint, and *Pezosiren* also swam by simultaneous pelvic paddling, though in this case combined with dorsoventral pelvic undulation (Domning 2001b). Accordingly, when compared with cetaceans, the most primitive sirenians known are in a similar stage of adaptation to aquatic life as derived protocetids, at least in the evolution of the sacral region. When *Sobrarbesiren* is compared with the archaeocete whales, it could also coincide with derived protocetids, which have a reduced number of unfused sacral vertebrae and preserve the sacroiliac articulation as *Natchitochia* does (Uhen 2014). Nevertheless, the auricular process of the sacral vertebrae of *Sobrarbesiren* is reduced compared with that of protocetids.

A strong sacroiliac articulation, evidenced by a large articular surface and the presence of the posterior iliac spine, thus indicates that *Sobrarbesiren* was capable of simultaneous pelvic paddling. Although the hind limbs of *Sobrarbesiren* are reduced in size compared to their forelimbs, its hip and knee joints testify a strong control of the hind limb and a capacity for making a great variety of movements. In addition, the presence of an unfused multivertebral sacrum in

*Sobrarbesiren* is evidence of a flexible lumbocaudal region (Uhen 2014). The post-sacral vertebrae of *Sobrarbesiren* recovered to date are scarce, and it is not possible to hypothesize about the presence or absence of a fluke. However, the caudal vertebrae show broad transverse processes, indicating that *Sobrarbesiren* had an at least incipient horizontal tail fin. *Sobrarbesiren* probably combined dorsoventral pelvic undulation with simultaneous pelvic paddling to generate propulsion during swimming like other aquatic mammals such as the river otter (*Lutra canadensis*) (Fish 1994), or the “prorastomid” *Pezosiren*. If this is so, the development of a horizontal tail fin begins before the loss of the sacroiliac joint in sirenians, by contrast with what happens in the archaeocete whales. Protocetids are thought to have lacked a tail fluke, and the development of tail fins appears in the more derived archaeocetes of the family Basilosauridae (Uhen 2014 and references therein).

With respect to protosirenids, several previous authors have discussed the theoretical locomotor capabilities of their hind limbs in both terrestrial and aquatic locomotion. Domning and Gingerich (1994: 86) proposed that *P. smithae* was still an amphibious animal, but with functional short limbs relative to its body and a weak sacroiliac joint, which moved on land in a manner similar to pinnipeds and “it merely slid or rested on its belly when out of the water.” Domning (2000) suggested that the tail was the main propulsive organ in swimming in protosirenids and added that the hind limbs were probably also involved in swimming. Zalmout and Gingerich (2012: 149) argued that a sacrum composed of only one vertebra and the absence of a real sacroiliac articulation implied that *P. smithae* was not an amphibious animal but a quadruped that used its legs “to crawl on the sea bottom while feeding,” reinforcing the hypothesis of dorsoventral caudal undulation as the principal swimming mode of *Protosiren*, and ruling out the idea that hind limbs had an important role in swimming.

When compared with *Sobrarbesiren*, protosirenids show less capabilities of movement of their hind limbs. In addition to the absence of the sacroiliac joint, they have a crescent-shaped acetabulum (except for *P. fraasi*), a shallower acetabulum, a modified obturator foramen, and a flattened femoral head, evidencing a lesser variety of movements of the limb with movement of the hip joint reduced to only one direction. Furthermore, the absence of the processus lateralis fibulae indicates less control of the foot. In the middle Eocene, the locomotor capabilities of protosirenid hind limbs were more reduced than in *Sobrarbesiren*. According to the hypothesis that a lack of sacroiliac articulation rules out an active role of the hind limbs in swimming, as has been interpreted for the protocetid *Georgiacetus* (Uhen 2014), protosirenids hind limbs would not have been actively employed in swimming. The connection between the protosirenid innominate and the vertebral column has been lost or is limited to a ligamentary connection between the anterior edge of the ilium and the

sacral vertebra, as proposed by Gingerich et al. (1995) for *P. sattaensis*. Even though protosirenids show a stage of sacral reduction and a lack of the sacroiliac joint similar to more derived sirenians such as dugongids, they still preserve well-developed hind limbs. *Protosiren smithae* shows hind limb features not described to date, such as a torsion of the distal femoral and tibial shaft and a hypothetical elongated zeugopodium, as suggested by the proportions of the femur and tibia of the CGM42292 specimen. Nevertheless, the autopodial elements of the holotype of *P. smithae*, interpreted as metacarpals and manual phalanges by Domning and Gingerich (1994), show no evidence of the elongation described in other aquatic mammals (Gingerich 2003). Further, *P. smithae* probably had an at least incipient horizontal tail (Domning 2000). As discussed previously, the torsion between proximal and distal edges of the femur of *Protosiren* results in the proximal midshaft facing laterally and probably in an abducted position of the knee, with the zeugopodium and the autopodium protruding from the body contour. Together with the elongation of the zeugopodium, this can result in a hind limb whose role is to contribute to increase the propulsive surface of the incipient horizontal tail fin improving its efficacy and enhancing lift-based propulsion by dorsoventral caudal undulation. *Sobrarbesiren* also shows a torsion of the femur, although less than that observed in *P. smithae*, so the hind limbs probably also complemented the surface of the incipient tail fin. The hind limbs of *P. smithae* were thus involved in swimming, but not with an active role given that there is no real sacroiliac articulation. A similar situation has been proposed for the protocetid *Georgiacetus*, which lacks a connection between the sacral vertebrae and the innominates but is thought to preserve an elongated femur (Uhen 2014). The hind limbs of this protocetid contributed to the propulsive surface during swimming and moved thanks to an axial undulatory wave from the post-thoracic vertebrae (Uhen 2008b). Nevertheless, *Georgiacetus* is considered to have swum by pelvic undulation because a horizontal tail fin is absent in this taxon (Uhen 2014), whereas it is at least incipient in *P. smithae*.

### Microanatomical Considerations

As regards the microanatomical features of *Sobrarbesiren*, the micro-CT analysis of its innominate and femur reveals an extremely strong osteosclerosis in the hind limb bones of this middle Eocene (middle Lutetian) basal sirenian; these bones are extremely compact, even though they are involved in a process of reduction through their disappearance.

The microanatomical features of *Sobrarbesiren* suggest an exclusively aquatic lifestyle based on the major increase in mass observed in these bones. Indeed, compact bones are brittle (Watkins 1999) and thus not adapted for terrestrial locomotion. This is notably highlighted by the absence of

trabecular organization in the innominate and femur at the level of their articulation that enables to absorption of impacts in terrestrial locomotion. The degree of osteosclerosis in the femur of *Sobrarbesiren* is much greater than in pinnipeds (except the peculiar case of *Nanophoca*; Dewaele et al. 2018) or even than in the sea otter, which is almost exclusively aquatic and whose terrestrial locomotion is uneasy (Bodkin 2001). It is also much greater than that of the protocetid whales *Rodhocetus* and *Maiacetus*. The comparison of the microanatomical characteristics of the femur of *Sobrarbesiren* with those of these protocetids is in accordance with our observations on its gross morphology, which reveal that the Spanish taxon was at a stage of adaptation to aquatic life similar to some derived protocetids that exhibit unfused sacral vertebrae but a still strong sacroiliac connection. For the moment, microanatomical data on femora of protocetids are only known for *Rodhocetus* and *Maiacetus*. New data about the femora of more derived protocetids such as *Natchitochia* or *Georgiacetus* would be very useful for comparisons.

As previously mentioned, changes in inner bone structure may appear prior to changes in the bone's outer shape during an ecological shift (Gray et al. 2007; Houssaye 2013). This probably results significantly from the plasticity of the inner bone structure enabling local or systematic adjustment to functional and/or physiological requirements. A taxon may thus show limited changes in its gross anatomy, but more marked changes microanatomically. In such cases, that is when gross morphology remains unclear/ambiguous, microanatomy provides a very efficient tool in amniotes for drawing ecological inferences and highlighting the various steps in a process such as adaptation to an aquatic lifestyle. In the present case, pronounced osteosclerosis in the innominate (the first observation of this osseous specialization in this element in amniotes) suggests an exclusively aquatic lifestyle, but the absence of comparative microanatomic data prevents more precise inferences about the locomotor abilities of *Sobrarbesiren*. Microanatomical comparisons with other sirenians such as "prorastomids," protosirenids, and Eocene dugongids, such as well as archaeocetes including derived protocetids would be required in order to further discuss this morphofunctional question.

Díaz-Berenguer et al. (2018) proposed that *Sobrarbesiren* shows a combination of aquatic adaptations, such as retracted nares, pachyosteosclerotic ribs, and an unfused sacrum, with terrestrial features, such as a strong sacroiliac joint and an anterior thoracic vertebra with a long neural spine. Accordingly, an amphibious lifestyle was proposed for this taxon. The morphofunctional interpretations undertaken in the present paper reveal that, though reduced in size, the posterior hind limbs of *Sobrarbesiren* were functional and capable of a great variety of movements when swimming, exemplifying a stage of evolution similar to some semiaquatic



archaeocete whales, whereas the microanatomical data obtained from the innominate and femur of *Sobrarbesiren* could suggest a higher degree of aquatic adaptation than the one proposed based in the gross morphology of this sirenian, with notably an inability to move with its hind legs on earth.

## Conclusions

The evolution of sirenians towards a completely aquatic mode of life entails, among other adaptations, an extreme reduction of the innominates, the disappearance of the hind limbs, and the development of a powerful horizontal tail fin. The Eocene sirenian taxa evidence different steps in this process, ranging from the primitive semiaquatic “prorastomids” to the derived dugongids clearly adapted for an exclusively aquatic life. Nevertheless, the basal sirenian hind limbs have been poorly known to date. A study of the osteology, functional morphology, and microanatomy of the recently described Spanish taxon *Sobrarbesiren cardieli* in comparison with various other basal sirenians, suggests that the reduction of the limbs in sirenians was a more complex process than previously thought. The hind limbs underwent not only a reduction of the structures, but modifications such as torsion of the femur and the tibia and/or a hypothetical elongation of the zeugopodium, as proposed for the Egyptian taxon *P. smithae*. Such modifications were probably related to different swimming modes in these basal sirenians. *Sobrarbesiren cardieli* represents a new combination of features not previously known in sirenians. These include an unfused sacrum composed of an indeterminate number of sacral vertebrae with anteroposteriorly-short and dorsoventrally-expanded pleurapophyses, a strong connection between the sacrum and the ilia, functional hind limbs with strong hip and knee joint muscles capable of a great variety of movements, and probably an incipient horizontal tail fin in accordance with the broad transverse processes of the caudal vertebrae. It is proposed that this taxon swam mainly by dorsoventral pelvic undulation, but combined this with simultaneous pelvic paddling, as proposed for the “prorastomid” *Pezosiren* and shown in extant otters. Furthermore, the microanatomical data on the hind limb bones of *Sobrarbesiren* could suggest an exclusively aquatic way of life for this sirenian, or what is the same, that these bones were not adapted for terrestrial locomotion. In addition, the first microanatomical analysis of hind limb bones of an Eocene sirenian conducted here confirm that the microanatomical changes precede the external morphological changes in the process of adaptation of sirenians to an aquatic life.

**Aknowledgements** We thank C. Sagne (Muséum national d’Histoire naturelle, Paris), P. Brewer (Natural History Museum, London), M. Gasparik (Magyar Természet Tudományi Museum, Budapest), L. Kordos and L. Makádi

(Magyar Földtani és Geofizikai Intézet, Budapest), and especially D. Domning (Smithsonian Institution National Museum of Natural History, Washington, D.C.) for his advice and comments during our stay in Washington, D.C. We thank M. Garcia Sanz for performing the scans and reconstructions at the AST-RX platform (UMS 2700, MNHN). We thank Iyad S. Zalmout for providing photographs of *Eotheroides* and *Eosiren*. We also thank Eli Amson (Museum für Naturkunde, Berlin) and the anonymous referees for their comments in an early revision of the manuscript. Financial support was provided by the Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2013-47521-P and CGL2017-85038-P, MINECO/FEDER, UE), the Research Groups of the Gobierno Vasco/Eusko Jaurlaritz (IT834-13, IT1004-16 and IT418-19), the Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea (PPG17/04 and GIU18/163), the Geoparque de Sobrarbe, the European Regional Development Fund, and the Government of Aragón (‘DGA’ and ‘Grupos de Referencia’ E18\_17R). E.D.B. received support from the SYNTHESYS project (HU-TAF-4793). Z. Herrera photographed the specimens and R. Glasgow edited the English.

## References

- Abel O (1904) Die Sirenen der mediterranen Tertiärbildungen Österreichs. *Abh Geol Reichsanst Wien* 19 (2):1–223
- Abel O (1907) Die Stammesgeschichte der Meeressäuger. *Meereskunde* 1:1–36
- Abel R, Macho GA (2011) Ontogenetic changes in the internal and external morphology of the ilium in modern humans. *J Anat* 218:324–335. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2011.01342.x>
- Adam PJ (2018) Hind limb anatomy. In: Kovacs K, Würsig B, Thewissen JGM (eds) *Encyclopedia of Marine Mammals*, Third Edition. Academic-Elsevier Press, London, pp 470–472
- Amson E, Argot C, McDonald HG, Muizon C de (2015) Osteology and functional morphology of the hind limb of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada). *J Mammal Evol* 22:355–419. <https://doi.org/10.1007/s10914-014-9274-5>
- Amson E, Muizon C de, Laurin M, Argot C, Buffrénil V de (2014) Gradual adaptation of bone structure to aquatic lifestyle in extinct sloths from Peru. *Proc R Soc Lond B: Biol Sci* 281:20140192. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0192>
- Andrews CW (1902) Preliminary note on some recently discovered extinct vertebrates from Egypt, part III. *Geol Mag* 9:291–295
- Andrews CW (1904) Further notes on the mammals of the Eocene of Egypt. *Geol Mag* 1:211–215
- Andrews CW (1906) *A Descriptive Catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayum, Egypt*. British Museum of Natural History, London
- Arita HT (2016) Crónicas de la extinción. La vida y la muerte de las especies animales. Fondo de Cultura Económica, México
- Astibia H, Bardet N, Pereda-Suberbiola X, Payros A, Buffrénil V de, Elorza J, Tosquella J, Berreteaga A, Badiola A (2010) New fossils of Sirenia from the middle Eocene of Navarre (western Pyrenees): the oldest West European sea cow record. *Geol Mag* 147:665–673. <https://doi.org/10.1017/S0016756810000130>



- Astibia H, Payros A, Suberbiola XP, 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. <https://doi.org/10.1007/s10347-004-0026-5>
- Bajpai S, Domning DP, Das DP, Mishra VP (2009) A new middle Eocene sirenian (Mammalia, Protosirenidae) from India. *Neues Jahrb Geol Paläontol - Abh* 11:257–267
- Balaguer J, Alba DM (2016) A new dugong species (Sirenia, Dugongidae) from the Eocene of Catalonia (NE Iberian Peninsula). *C R Palevol* 15:489–500. <https://doi.org/10.1016/j.crvp.2015.10.002>
- Barone R (1976) *Antomie comparée des mammifères domestiques*. Vigot Freres, Paris
- Beatty BL, Geisler J (2010) A stratigraphically precise record of *Protosiren* (Protosirenidae, Sirenia) from North America. *Neues Jahrb Geol Paläontol-Abh* 258:185–194
- Bebej RM, ul-Haq M, Zalmout IS, Gingerich PD (2012) Morphology and function of the vertebral column in *Remingtonocetus domandaensis* (Mammalia, Cetacea) from the middle Eocene Domanda Formation of Pakistan. *J Mammal Evol* 19:77–104. <https://doi.org/10.1007/s10914-011-9184-8>
- Bebej RM, Zalmout IS, El-Aziz AAA, Sameh M, Antar M, Gingerich PD (2015) First remingtonocetid archaeocete (Mammalia, Cetacea) from the middle Eocene of Egypt with implications for biogeography and locomotion in early cetacean evolution. *J Paleontol* 89:882–893. <https://doi.org/10.1017/jpa.2015.57>
- Benoit J, Adnet S, El Mabrouk E, Khayati H, Ben Haj Ali M, Marivaux L, Merzeraud G, Merigeaud M, Vianey-Liaud M, Tabuce R (2013) Cranial remain from Tunisia provides new clues for the origin and evolution of Sirenia (Mammalia, Afrotheria) in Africa. *PLoS One* 8: e54307. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054307>
- Berta A, Ray CE (1990) Skeletal morphology and locomotor capabilities of the archaic pinniped *Enaliarctos mealsi*. *J Vertebr Paleontol* 10: 141–157. <https://doi.org/10.1080/02724634.1990.10011803>
- Berta A, Sumich JL, Kovacs KM (2015) *Marine Mammals: Evolutionary Biology*, Third Edition. Academic Press, London
- Bodkin J (2001) Sea otters. In: Steele JH, Turekian KK, Thorpe SA (eds) *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Academic Press, Oxford, pp 2614–2621
- Buchholtz EA (1998) Implications of vertebral morphology for locomotor evolution in early Cetacea. In: Thewissen JGM (ed) *The Emergence of Whales: Evolutionary Patterns in the Origin of Cetacea*. Springer US, Boston, pp 325–351
- Buffrénil V de, Astibia H, Pereda Suberbiola X, Berreteaga A, Bardet N (2008) Variation in bone histology of middle Eocene sirenians from western Europe. *Geodiversitas* 30:425–432
- Buffrénil V de, Canoville A, D'Anastasio R, Domning DP (2010) Evolution of sirenian pachyosteosclerosis, a model-case for the study of bone structure in aquatic tetrapods. *J Mammal Evol* 17: 101–120. <https://doi.org/10.1007/s10914-010-9130-1>
- Canudo JI (2018) The collection of type fossils of the Natural Science Museum of the University of Zaragoza (Spain). *Geoheritage* 10: 385–392. <https://doi.org/10.1007/s12371-017-0228-1>
- Court N (1994) Limb posture and gait in *Numidotherium koholense*, a primitive proboscidean from the Eocene of Algeria. *Zool J Linn Soc* 111:297–338. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1994.tb01487.x>
- Cunningham CA, Black SM (2009) Anticipating bipedalism: trabecular organization in the newborn ilium. *J Anat* 214:817–829. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2009.01073.x>
- Davis DD (1964) The giant panda. A morphological study of evolutionary mechanism. *Fieldiana: Zool Mem* 3:1–334
- Dewaele L, Lambert O, Laurin M, de Kock T, Louwye S, Buffrénil V de (2018) Generalized osteosclerotic condition in the skeleton of *Nanophoca vitulinoides*, a dwarf seal from the Miocene of Belgium. *J Mammal Evol*. <https://doi.org/10.1007/s10914-018-9438-9>
- Díaz-Berenguer E, Badiola A, Moreno-Azanza M, Canudo JI (2018) First adequately-known quadrupedal sirenian from Eurasia (Eocene, Bay of Biscay, Huesca, northeastern Spain). *Sci Rep* 8:5127. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23355-w>
- Domning DP (1978) Sirenian evolution in the North Pacific Ocean. *Univ Calif Publ Geol Sci* 118:1–179
- Domning DP (1996) Bibliography and index of the Sirenia and Desmostylia. *Smithsonian Contrib Paleobiol* 80:1–611
- Domning DP (2000) The readaptation of Eocene sirenians to life in water. *Hist Biol* 14:115–119. <https://doi.org/10.1080/10292380009380559>
- Domning DP (2001a) Sirenians, seagrasses, and Cenozoic ecological change in the Caribbean. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 166:27–50. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(00\)00200-5](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(00)00200-5)
- Domning DP (2001b) The earliest known fully quadrupedal sirenian. *Nature* 413:625–627. <https://doi.org/10.1038/35098072>
- Domning DP (2002) The terrestrial posture of desmostylians. *Smithsonian Contrib Paleobiol* 93:99–111
- Domning DP, Buffrénil V de (1991) Hydrostasis in the Sirenia: quantitative data and functional interpretations. *Mar Mam Sci* 7:331–368
- Domning DP, Gingerich PD (1994) *Protosiren smithae*, new species (Mammalia, Sirenia) from the late middle Eocene of Wadi Hitán, Egypt. *Contrib Mus Paleontol Univ Mich* 29:69–87
- Domning DP, Heal GJ, Sorbi S (2017) *Libysiren sickenbergi*, gen. et sp. nov.: a new sirenian (Mammalia, Protosirenidae) from the middle Eocene of Libya. *J Vertebr Paleontol* 37:e1299158. <https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1299158>
- Domning DP, Morgan GS, Ray CE (1982) North American Eocene sea cows (Mammalia: Sirenia). *Smithsonian Contrib Paleobiol* 52:1–69
- Domning DP, Zalmout IS, Gingerich PD (2010) Sirenia. In: Wenderlin L, Sanders WJ (eds) *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, Berkeley, pp 147–160
- Dreyer T, Corregidor J, Arbues P, Puigdefabregas C (1999) Architecture of the tectonically influenced Sobrarbe deltaic complex in the Ainsa Basin, northern Spain. *Sediment Geol* 127:127–169. [https://doi.org/10.1016/S0037-0738\(99\)00056-1](https://doi.org/10.1016/S0037-0738(99)00056-1)
- Dumont M, Laurin M, Jacques F, Pellé E, Dabin W, Buffrénil V de (2013) Inner architecture of vertebral centra in terrestrial and aquatic mammals: a two-dimensional comparative study. *J Morphol* 274:570–584. <https://doi.org/10.1002/jmor.20122>
- Fish FE (1994) Association of propulsive swimming mode with behaviour in river otters (*Lutra canadensis*). *J Mammal* 75:989–997
- Fish FE (1996) Transitions from drag-based to lift-based propulsion in mammalian swimming. *Integr Comp Biol* 36:628–641. <https://doi.org/10.1093/icb/36.6.628>
- Getty R, Sisson S (1975) *Sisson and Grossman's The Anatomy of the Domestic Animals*. Saunders, Philadelphia
- Gingerich PD (2003) Land-to-sea transition in early whales: evolution of Eocene Archaeoceti (Cetacea) in relation to skeletal proportions and locomotion of living semiaquatic mammals. *Paleobiology* 29:429–454. [https://doi.org/10.1666/00948373\(2003\)029<0429:LTIWE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/00948373(2003)029<0429:LTIWE>2.0.CO;2)
- Gingerich PD, Arif M, Bhatti MA, Anwar M, Sanders WJ (1997) *Basilosaurus drazindai* and *Basiloterus hussaini*, new Archaeoceti (Mammalia, Cetacea) from the middle Eocene Drazinda Formation, with a revised interpretation of ages of whale bearing strata in the Kirthar group of the Sulaiman range, Punjab (Pakistan). *Contrib Mus Paleontol Univ Mich* 30:55–81
- Gingerich PD, Arif M, Bhatti MA, Raza HA, Raza SM (1995) *Protosiren* and *Babiacerus* (Mammalia, Sirenia and Cetacea) from the middle Eocene Drazinda Formation, Sulaiman Range, Punjab (Pakistan). *Contrib Mus Paleontol Univ Mich* 29:331–357
- Gingerich PD, Cappetta H (2014) A new archaeocete and other marine mammals (Cetacea and Sirenia) from lower middle Eocene

- Phosphate Deposits of Togo. *J Paleontol* 88:109–129. <https://doi.org/10.1666/13-040>
- Gingerich PD, Domning DP, Blane CE, Uhen MD (1994a) Cranial morphology of *Protosiren fraasi* (Mammalia, Sirenia) from the middle Eocene of Egypt: a new study using computed tomography. *Contrib Mus Paleontol Univ Mich* 29:41–67
- Gingerich PD, Raza SM, Arif M, Anwar M, Zhou X (1994b) New whale from the Eocene of Pakistan and the origin of cetacean swimming. *Nature* 368:844–847. <https://doi.org/10.1038/368844a0>
- Gingerich PD, Smith BH, Simons EL (1990) Hind limbs of Eocene *Basilosaurus*: evidence of feet in whales. *Science* 249:154–157. <https://doi.org/10.1126/science.249.4965.154>
- Gingerich PD, ul-Haq M, Khan IH, Zalmout IS (2001) Eocene stratigraphy and archaeocete whales (Mammalia, Cetacea) of Drug Lahar in the Eastern Sulaiman Range, Balochistan (Pakistan). *Contrib Mus Paleontol Univ Mich* 30:269–319
- Gingerich PD, ul-Haq M, Koenigswald W von, Sanders WJ, Smith BH, Zalmout IS (2009) New protocetid whale from the middle Eocene of Pakistan: birth on land, precocial development, and sexual dimorphism. *PLoS One* 4:e4366. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004366>
- Gray N-M, Kainek K, Madar S, Tomko L, Wolfe S (2007) Sink or swim? Bone density as a mechanism for buoyancy control in early cetaceans. *Anat Rec* 290:638–653. <https://doi.org/10.1002/ar.20533>
- Hardt AB, Jee WSS (1982) Trabecular bone structural variation in biopsy sites of the beagle ilium. *Calcified Tissue Internat* 34(1):391–395
- Harrison TJ (1961) The influence of the femoral head on pelvic growth and acetabular form in the rat. *J Anat* 95(Pt 1):12
- Hautier L, Sarr R, Lihoreau F, Tabuce R, Hameh PM (2014) First record of the family Protocetidae in the Lutetian of Senegal (West Africa). *Palaeovertebrata* 38 (2):1–7. <https://doi.org/10.18563/pv.38.2.e2>
- Hautier L, Sarr R, Tabuce R, Lihoreau F, Adnet S, Domning DP, Samb M, Hameh PM (2012) First proramphid sirenian from Senegal (western Africa) and the Old World origin of sea cows. *J Vertebr Paleontol* 32: 1218–1222. <https://doi.org/10.1080/02724634.2012.687421>
- Hayashi S, Houssaye A, Nakajima Y, Chiba K, Ando T, Sawamura H, Inuzuka N, Kaneko N, Osaki T (2013) Bone inner structure suggests increasing aquatic adaptations in Desmostylia (Mammalia, Afrotheria). *PLoS One* 8:e59146. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059146>
- Hooijer DA (1952) Fact and fiction in Hippopotamology (sampling the history of scientific error). *Osiris* 10:109–116
- Houssaye A (2009) “Pachyostosis” in aquatic amniotes: a review. *Integr Zool* 4:325–340. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2009.00146.x>
- Houssaye A (2013) Palaeoecological and morphofunctional interpretation of bone mass increase: an example in Late Cretaceous shallow marine squamates. *Biol Rev* 88:117–139. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00243.x>
- Houssaye A, Botton-Divet L (2018) From land to water: evolutionary changes in long bone microanatomy of otters (Mammalia: Mustelidae). *Biol J Linn Soc* 125:240–249. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly118>
- Houssaye A, Sander PM, Klein N (2016) Adaptive patterns in aquatic amniote bone microanatomy—more complex than previously thought. *Integr Comp Biol* 56:1349–1369. <https://doi.org/10.1093/icb/icw120>
- Houssaye A, Tafforeau P, Muizon C de, Gingerich PD (2015) Transition of Eocene whales from land to sea: evidence from bone microstructure. *PLoS One* 10:e0118409. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118409>
- Hulbert RC, Petkewich RM, Bishop GA, Bukry D, Aleshire DP (1998) A new middle Eocene protocetid whale (Mammalia: Cetacea: Archaeoceti) and associated biota from Georgia. *J Paleontol* 72: 907–927. <https://doi.org/10.1017/S0022336000027232>
- Jenkins FA Jr, Camazine SM (1977) Hip structure and locomotion in ambulatory and cursorial carnivores. *J Zool* 181:351–370. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1977.tb03249.x>
- Kaiser HE (1960) Untersuchungen zur vergleichenden Osteologie der fossilen und rezenten Pachyostosen. *Palaeontographica A* 114: 113–196
- Kaup JJ (1838) Über Zähnen von *Halytherium* und *Pugmeodon* aus Flonheim. *Neues Jahrbuch für Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde* 318–320
- Kordos L (1977) A new upper Eocene Sirenian (*Paralitherium tarkanyense* n.g., n.sp.) from Felsőtrárkány, NE Hungary. *Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1975 Évről* 1977: 349–367
- Kordos L (1979) Major finds of scattered fossils in the palaeovertebrate collection of the Hungarian Geological Institute (communication No. 4). *Magyar Állami Földtani Intézet Évi jelentése az 1977 Évről* 1979: 313–326
- Kordos L (2002) Eocene sea cows (Sirenia, Mammalia) from Hungary. *Fragm Palaeontol Hung* 20:43–48
- Kretzoi M (1941) *Sirenavus hungaricus* n. g., n. sp., ein neuer Proramphide aus dem Mitteleozän (Lutetium) von Felsőgalla in Ungarn. *Ann Musei Natl Hung Pars Mineral Geol Palaeontol* 34: 146–156
- Laurin M, Canoville A, Germain D (2011) Bone microanatomy and lifestyle: a descriptive approach. *C R Palevol* 10:381–402. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2011.02.003>
- Madar SI (2007) The postcranial skeleton of early Eocene pakicetid cetaceans. *J Paleontol* 81:176–200. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2007\)81\[176:TPSOEE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2007)81[176:TPSOEE]2.0.CO;2)
- Madar SI, Thewissen JGM, Hussain ST (2002) Additional holotype remains of *Ambulocetus natans* (Cetacea, Ambulocetidae), and their implications for locomotion in early whales. *J Vertebr Paleontol* 22: 405–422. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2002\)022\[0405:AHROAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0405:AHROAN]2.0.CO;2)
- Mahboubi M, Ameur R, Crochet JY, Jaeger JJ (1986) El Kohol (Saharan Atlas, Algeria): a new Eocene mammal locality in North–West Africa. *Palaeontographica A* 192: 15–49.
- McDonald HG, Muizon C de (2002) The cranial anatomy of *Thalassocnus* (Xenarthra, Mammalia), a derived nothrothere from the Neogene of the Pisco Formation (Peru). *J Vertebr Paleontol* 22(2): 349–365
- Mochales T, Barnolas A, Pueyo EL, Serra-Kiel J, Casas AM, Samsó JM, Ramajo J, Sanjuán J (2012) Chronostratigraphy of the Boltana anticline and the Ainsa Basin (southern Pyrenees). *Geol Soc Am Bull* 124:1229–1250. <https://doi.org/10.1130/B30418.1>
- Muizon C de, McDonald HG (1995) An aquatic sloth from the Pliocene of Peru. *Nature* 375:224–227. <https://doi.org/10.1038/375224a0>
- Murie J, Mivart GJ (1865) On the myology of *Hyrax capensis*. *Proc Zool Soc Lond* 33 (1):329–352
- Owen R (1855) On the fossil skull of a mammal (*Prorastomus sirenioides* Owen) from the island of Jamaica. *Q J Geol Soc London* 11: 541–543
- Pales L, Lambert C (1971) Atlas ostéologique pour servir à la identification des mammifères du quaternaire. Éditions du Centre national de la recherche scientifique, Paris
- Palmer TS (1899) *Catalogus Mammalium tam viventium quam fossilium*. *Science* 10:491–495
- Pérez-García A, Díaz-Berenguer E, Badiola A, Canudo JI (2019) An unexpected finding: identification of the first complete shell of the Franco-Belgian middle Eocene littoral pleurodiran turtle *Eocnochelus eremberti* in Spain *Hist Biol*. <https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1644330>
- Pilleri G, Biosca J, Via L (1989) The Tertiary Sirenia of Catalonia. *Brain Anatomy Institute, University of Berne, Ostermündingen*
- Quemeneur S, Buffrénil V de, Laurin M (2013) Microanatomy of the amniote femur and inference of lifestyle in limbed vertebrates. *Biol J Linn Soc* 109:644–655. <https://doi.org/10.1111/bij.12066>

- Ricqlès A de, Buffrénil V de (2001) Bone histology, heterochronies and the return of tetrapods to life in water: where are we? In: Mazin J-M, Buffrénil V de (eds) Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, pp 289–310
- Sagne C (2001) *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 - Series IIA - Earth and Planetary Science 333:471–476. [https://doi.org/10.1016/S1251-8050\(01\)01661-5](https://doi.org/10.1016/S1251-8050(01)01661-5)
- Savage RJ (1976) Review of early Sirenia. Syst Zool 25:344–351
- Shil SK, Quasem MA, Rahman ML, Kibria ASMG, Uddin M, Ahasan ASML (2013) Macroanatomy of the bones of pelvis and hind limb of an Asian Elephant (*Elephas maximus*). Internatl J Morphol 31: 1473–1478
- Sickenberg O (1934) Beiträge zur Kenntnis Tertiärer Sirenen. I. Die eozänen Sirenen des Mittelmeergebietes. II. Die Sirenen des Belgischen Tertiärs. Mém Mus R d'Hist Nat Belg 63:1–352
- Siegfried P (1967) Das femur von *Eotheroides libyca* (Owen) (Sirenia). Paläontol Z 41:165–172
- Smuts MM, Bezuidenhout AJ (1994) Osteology of the pelvic limb of the African elephant (*Loxodonta africana*). Onderstepoort J Vet Res 61: 51–66
- Stromer von Reichenbach E (1921) Untersuchungen der Hüftbeine und Hüftgelenke von Sirenia und Archaeoceti. Sitzb Bayer Akad Wiss 1: 41–59
- Thewissen JGM, Williams EM, Roe LJ, Hussain ST (2001) Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. Nature 413:277–281. <https://doi.org/10.1038/35095005>
- Uhen MD (1998) New protocetid (Mammalia, Cetacea) from the late middle Eocene Cook Mountain Formation of Louisiana. J Vertebr Paleontol 18(3):664–668
- Uhen MD (2004) Form, function, and anatomy of *Dorudon atrox* (Mammalia, Cetacea): an archaeocete from the middle to late Eocene of Egypt. Univ Mich Mus Paleontol Pap Paleontol 34:1–222
- Uhen MD (2008a) Marine mammals summary. In: Janis CM, Gunnell GF, Uhen M (eds) Evolution of Tertiary Mammals of North America, Volume 2: Small Mammals, Xenarthrans, and Marine Mammals. Cambridge University Press, Cambridge, pp 507–522
- Uhen MD (2008b) New protocetid whales from Alabama and Mississippi, and a new cetacean clade, Pelagiceti. J Vertebr Paleontol 28:589–593. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2008\)28\[589:NPWFAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28[589:NPWFAA]2.0.CO;2)
- Uhen MD (2014) New material of *Natchitochia jonesi* and a comparison of the innominate and locomotor capabilities of Protocetidae. Mar Mamm Sci 30:1029–1066. <https://doi.org/10.1111/mms.12100>
- Van Beneden PJ (1876) Les phoques fossiles du bassin d'Anvers. Bull Acad R Sci Lettr Beaux-Arts Belg 41:783–803
- Volpato V, Viola TB, Nakatsukasa M, Bondioli L, Macchiarelli R (2008) Textural characteristics of the iliac-femoral trabecular pattern in a bipedally trained Japanese macaque. Primates 49:16–25. <https://doi.org/10.1007/s10329-007-0053-2>
- Watkins J (1999) Mechanical characteristics of musculoskeletal components. In: Watkins J (ed) Structure and Function of the Musculoskeletal System. Human Kinetics, Champaign, pp 285–308
- Weissengruber GE, Fuss FK, Egger G, Stanek G, Hittmair KM, Forstenpointner G (2006) The elephant knee joint: morphological and biomechanical considerations. J Anat 208:59–72. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2006.00508.x>
- Zalmout IS, Gingerich PD (2012) Late Eocene seacows (Mammalia, Sirenia) from Wadi Al Hitán in the Western Desert of Fayum, Egypt. Univ Mich Pap Paleontol 387:1–158
- Zigno A de (1887) Quelques observations sur les Siréniens fossiles. Bull Soc Géol Fr 15:728–732
- Zimmermann EA (1780) Geographische Geschichte des Menschen und der Allgemein verbreiteten vierfüßigen Thiere. Weygandschen Buchhandlung, Leipzig





## ARTICLE



# An unexpected finding: identification of the first complete shell of the Franco-Belgian middle Eocene littoral pleurodiran turtle *Eocnochelus eremberti* in Spain

A. Pérez-García<sup>a</sup>, E. Díaz-Berenguer<sup>b</sup>, A. Badiola<sup>c</sup> and J.I. Canudo<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Grupo de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNED, Madrid, Spain; <sup>b</sup>Grupo Aragosaurus-IUCA, Dpto. Ciencias de la Tierra, Área de Paleontología, Universidad de Zaragoza, Zaragoza, Spain; <sup>c</sup>Dpto. Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad del País Vasco (UPV/EHU), Bilbao, Spain

**ABSTRACT**

Pleurodiran turtles are relatively abundant in the Eocene record of Europe, being mostly represented by Podocnemididae. Two genera have been identified. The most abundant and diverse is the well-known freshwater *Neochelys*. The other is *Eocnochelus*. The record of this poorly-known genus is very scarce. It is the only representative of the Upper Cretaceous to extant Erymnochelyini (i.e., a new tribe proposed here for the '*Erymnochelys* group of turtles') interpreted as a littoral form, and the only one known outside Africa. The finding of the only complete shell of *Eocnochelus* hitherto identified is presented here. It comes from the Castejón de Sobrarbe-41 site, in the middle Eocene (Lutetian) of the Sobrarbe Formation of the Ainsa Basin (Huesca, Spain). The sedimentary environment of the site is compatible with its attribution to a littoral form. It is attributed to the type species of the genus, *Eocnochelus eremberti*, so far exclusively known by two partial shells from the middle Eocene of the Franco-Belgian Basin. Therefore, the paleobiogeographic distribution of this species is markedly increased, from the southern area of the North Sea to the Bay of Biscay. This finding provides new anatomical data on the species *Eocnochelus eremberti* and on its poorly known genus.

urn:lsid:zoobank.org:act:5FF64A63-3187-4752-A62E-016308877022

**ARTICLE HISTORY**

Received 11 March 2019

Accepted 12 July 2019

**KEYWORDS**

Pleurodira; Podocnemididae; Lutetian; anatomy; paleobiogeography

**Introduction**

The paleobiogeographic distribution of Pleurodira has been generally much more limited than that of Cryptodira, because the pleurodiran turtles require relatively warm climatic conditions and therefore their distribution has a latitudinal constrained (Iverson 1992; Lapparent de Broin 2000; Rhodin et al. 2018). Thus, the pleurodires are currently restricted to intertropical areas or to regions very close to them. The paleobiogeographic distribution of this lineage of Gondwanan origin was much wider in some periods of the past with warmer global temperatures, especially during the Late Cretaceous and the Eocene (Pérez-García 2017a).

The first dispersal events of Pleurodira to Laurasia, performed by members of Bothremydidae, are identified from the Cenomanian (Pérez-García 2017b, 2018a). This dispersal to Europe was very successful, the pleurodires Bothremydini becoming the most abundant and diverse turtles in the freshwater and transitional environments of the uppermost Cretaceous of this continent (Pérez-García 2017a). In contrast, the European Paleocene record of Pleurodira is extremely limited, a single specimen of Taphrosphyini having been recognized (i.e. the French *Eotaphrosphys ambiguum* (Gaudry 1890)), but a relatively wide diversity of freshwater forms of Cryptodira being identified (Lapparent de Broin 2001; Pérez-García 2018b). The pleurodires are abundant in the European Eocene

record (Pérez-García 2017a). In this context, Bothremydidae is only represented by a single confirmed taxon, coming from the lower Ypresian (early Eocene) of France (i.e. *Tartaruscola teodorii* Pérez-García 2016). However, the greatest abundance and diversity corresponds to a second lineage of Pleurodira, which also came from Africa: Podocnemididae (Lapparent de Broin 2003; Pérez-García and Lapparent de Broin 2013, 2015; Pérez-García et al. 2017).

In contrast to Bothremydidae, the podocnemidids constitute a group of turtles that continue being part of the current biodiversity (Iverson 1992; Rhodin et al. 2018). Two genera are recognized in the European Eocene record, both being represented from the early to the late Eocene. The most abundant and diverse is *Neochelys* Bergounioux 1954, represented by at least ten species, and identified in several European countries: Belgium, France, Germany, Italy, Spain, and Portugal (Pérez-García and Lapparent de Broin 2013). *Neochelys* corresponds to a freshwater turtle. A poorly known form, not attributable to *Neochelys*, was identified in the 1960s (Taugourdeau 1965). It was recognized as a member of '*Podocnemys*' by Taugourdeau (1965) and as a representative of *Erymnochelys* Baur 1888 by Broin (1977), having been identified by a single specimen from the upper middle Lutetian (middle Eocene) of Saint-Germain-en-Laye (Yvelines, France). It has recently been reassigned to a new

genus of Podocnemididae, *Eocnochelus* Pérez-García et al. 2017. This specimen belongs to the type species of the genus, *Eocnochelus eremberti* (de Broin 1977), being the holotype. In contrast to *Neochelys*, *Eocnochelus* is recognized as a littoral form (Pérez-García et al. 2017). Although much of the plastron of the holotype of *Eocnochelus eremberti* was reconstructed, only some elements of its disarticulated carapace are known (Figure 1). A second specimen of *Eocnochelus eremberti* was identified from a plastron and very few remains of the carapace (highlighting some of the peripherals of the bridge area) from the lower Lutetian of the same Franco-Belgian Basin, but from Saint-Gilles (Brussels, Belgium) (Pérez-García and Smith 2017). Therefore, the current information on the carapace of the type species of the genus *Eocnochelus* is very limited. In fact, until now no complete carapace of this genus has been published, since the holotypes and unique known specimens of the lower Eocene species *Eocnochelus lacombiana* Pérez-García et al. 2017, from the lower Ypresian of Jonquières (Aude, France), and that of the upper Eocene *Eocnochelus farresi* Pérez-García et al. 2017, from the Priabonian of Osona (Catalonia, Spain), also preserve almost complete plastra, but only partial carapaces (Pérez-García et al. 2017).

A complete shell of a pleurodiran turtle is presented and analyzed in this paper. It comes from the middle Eocene (middle Lutetian) of the Spanish Ainsa Basin (Huesca, southern Pyrenees). Four turtle taxa were identified in several deltaic deposits of the Sobrarbe Formation of Ainsa Basin, including terrestrial forms (i.e. Testudinidae indet.), as well as others recognized as exclusively or mostly freshwater forms: the representative of Pleurodira Podocnemididae *Neochelys* cf. *salmanticensis* and the lineages of Cryptodira

Carettochelyidae and Trionychinae (Pérez-García et al. 2013). The new shell was found in the middle Eocene (middle Lutetian, biozone SBZ 15) site of Castejón de Sobrarbe-41 (Huesca, Spain), which is a monodominant sirenian fossil site of *Sobrarbesiren cardieli* Díaz-Berenguer, Badiola, Moreno-Azanza, Canudo 2018, and corresponds to an intertidal channel in a deltaic flood plain with certain marine influence (Díaz-Berenguer et al. 2018). The attribution of this littoral form to the genus *Eocnochelus* is justified, the systematic and paleobiogeographic implications derived from its identification at a specific level being analyzed.

### Institutional abbreviations

IRSNB, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Brussels, Belgium; MNHN.F, Paleontology Collection of the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France; MPZ, Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza, Zaragoza, Spain.

### Systematic paleontology

Testudines Batsch 1788

Pleurodira Cope 1864

Pelomedusoides Cope 1868

Podocnemidoidea Cope 1868

Podocnemididae Cope 1868

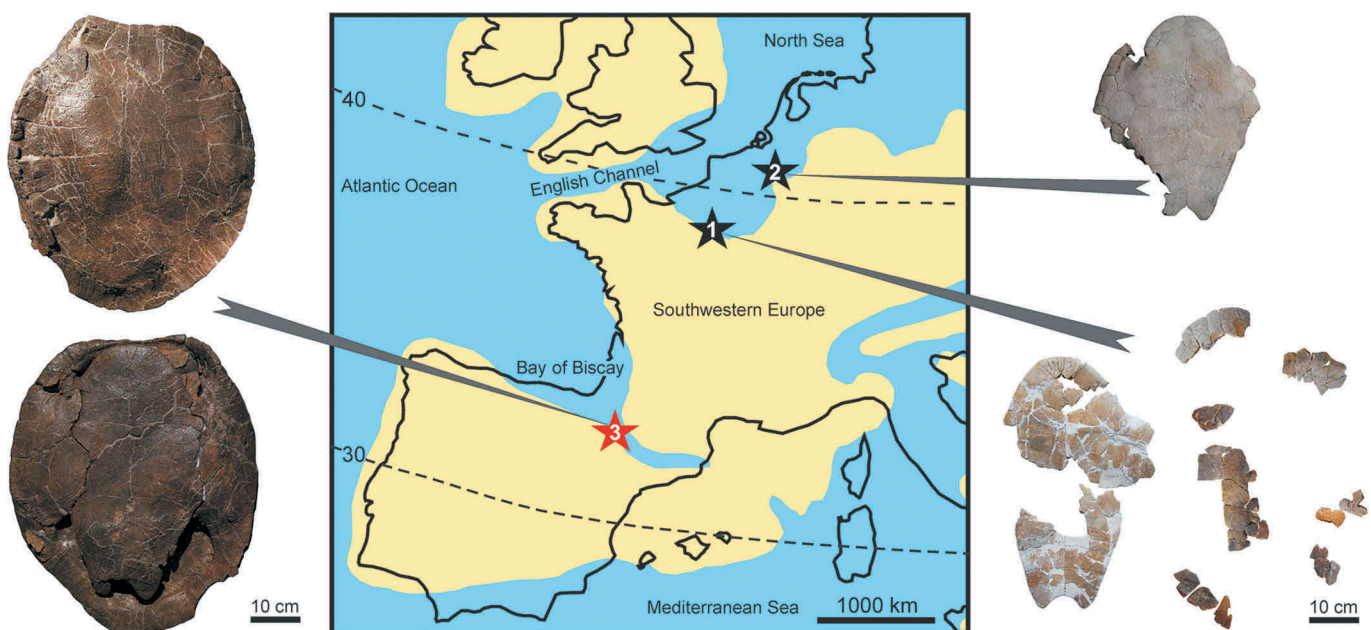
Erymnochelyinae de Broin 1988

Erymnochelyini new rank

*Eocnochelus* Pérez-García et al. 2017

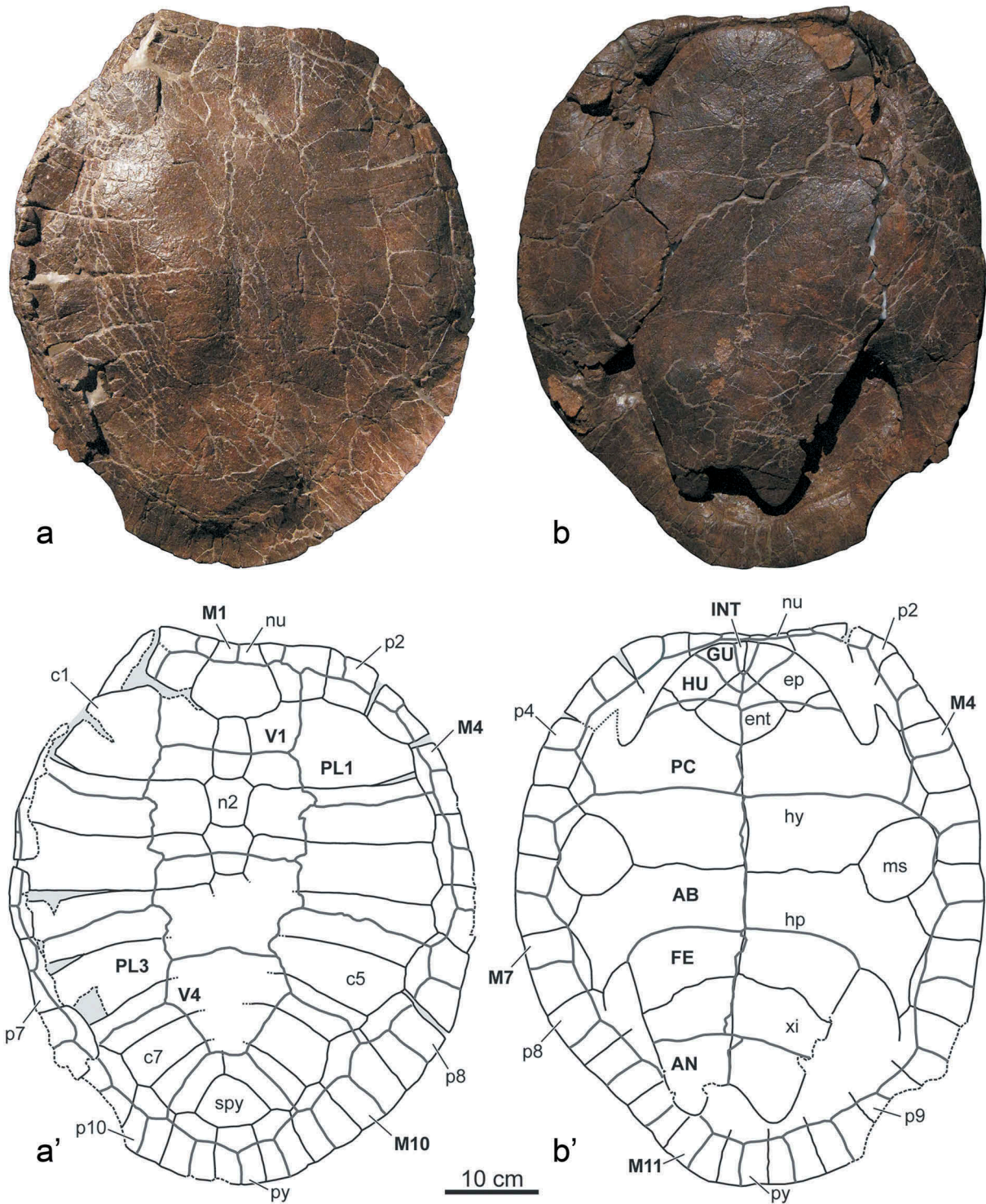
*Eocnochelus eremberti* de Broin 1977

(Figure 2–3)



**Figure 1.** Paleogeographical map of southwestern Europe during the Lutetian (middle Eocene) (modified from the fig. 23A of Plaziat 1981), showing the distribution of the emerged lands (in yellow) and the submerged areas (in blue). The new finding of *Eocnochelus eremberti* presented here, and the two previous evidences of this species and genus in middle Eocene levels, are represented. 1, type locality of the species, Saint-Germain-en-Laye (Yvelines, France), where a partial skeleton (MNHN.F CGR 101), including the partial carapace and the relatively complete reconstructed plastron where found in the upper middle Lutetian. 2, Saint-Gilles (Brussels, Belgium) where the almost complete plastron IRSNB R356 and scarce carapace remains were identified in the lower Lutetian. 3, middle Lutetian Castejón de Sobrarbe-41 site, in Huesca (Spain), from which the specimen studied here (i.e. MPZ 2019/263) comes.





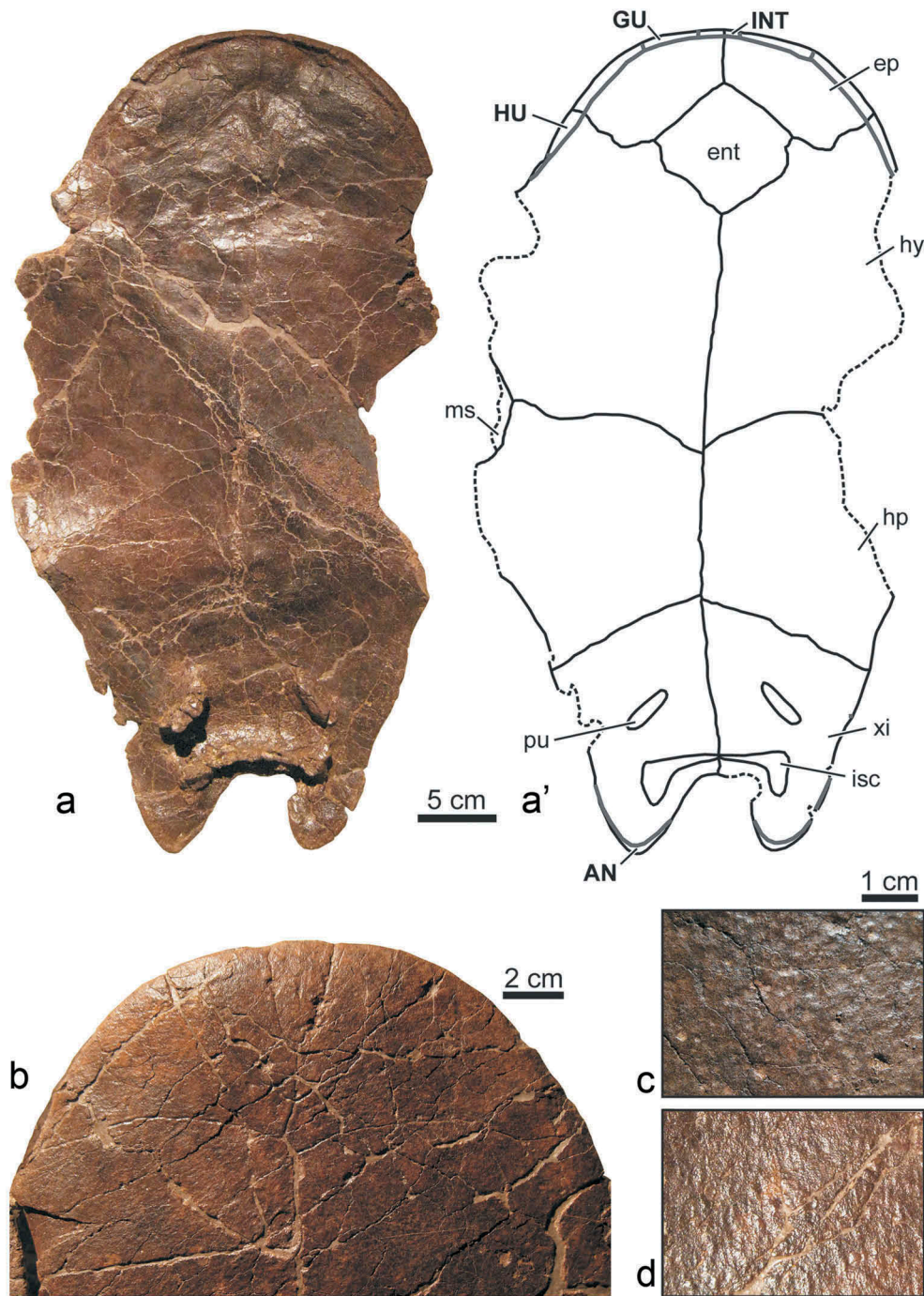
**Figure 2.** MPZ 2019/263, the first complete shell of *Eocnochelus eremberti* so far identified, from the middle Eocene (middle Lutetian) of the Castejón de Sobrarbe-41 site (Comarca de Sobrarbe, Ainsa Basin, Huesca, northeastern Spain), in dorsal (a) and ventral (b) views. Abbreviations for the plates (in normal font and lowercase): c, costal; ent, entoplastron; ep, epiplastron; hp, hypoplastron; hy, hyoplastron; ms, mesoplastron; n, neural; nu, nuchal; p, peripheral; spy, suprapygal; py, pygal; xi, xiphoplastron. Abbreviations for the scutes (in bold and uppercase): AB, abdominal; AN, anal; FE, femoral; GU, gular; HU, humeral; INT, intergular; M, marginal; PC, pectoral; PL, pleural; V, vertebral. The solid lines represent the edges of the plates and scutes. The dashed lines indicate the broken margins. The scute margins are represented by thicker gray lines, and those corresponding to the plates by narrower black lines.

**Material:** MPZ 2019/263 a complete and articulate shell. The specimen is housed in the Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (Canudo 2018).

**Locality and horizon:** Castejón de Sobrarbe-41 fossil site, Castejón de Sobrarbe, Huesca, Spain. Sobrarbe Formation

(middle Lutetian, early middle Eocene), Ainsa Basin, southern Pyrenees (Díaz-Berenguer et al. 2018).

**Description:** The carapace length is approximately 60 cm, that of the plastron being 52 cm (Figure. 2A–B, 3A). The outer surface of the shell is decorated by small and very weak



**Figure 3.** Details of MPZ 2019/263, the first complete shell of *Eocnochelus eremberti* so far identified, from the middle Eocene (middle Lutetian) of the Castejón de Sobrarbe-41 site (Comarca de Sobrarbe, Ainsa Basin, Huesca, northeastern Spain). a, dorsal view of the plastron. Abbreviations for the plates and pelvic scars (in normal font and lowercase): ent, entoplastron; ep, epiplastron; hp, hypoplastron; hy, hyoplastron; isc, ischiatic scar; ms, mesoplastron; pu, pubic scar; xi, xiphiplastron. Abbreviations for the scutes (in bold and uppercase): AN, anal; GU, gular; HU, humeral; INT, intergular. The solid lines represent the edges of the plates and scutes. The dashed lines indicate the broken margins. The scute margins are represented by thicker gray lines, and those corresponding to the plates by narrower black lines. b, ventral view of the anterior plastral lobe. c-d, details of the outer surface of some regions of the shell: middle region of the second left costal (c), and postero-medial area of the left hypoplastron (d).

pits and granulations (Figure 3C–D). The carapace is elliptical, being longer than wide (Figure 2A). Its anterior margin is substraight, showing a poorly developed notch located on the anterior margin of the first pair of peripherals and on the nuchal. The carapace lacks keels. The nuchal plate is short, being slightly wider than long. The number of plates composing the neural series is unknown. The first is subrectangular, almost twice as long as it is wide. The following are

hexagonal. The anterior-lateral margins of these neurals are shorter than the postero-lateral. These plates are slightly longer than wide. At least the last pair of costals shows a probably complete medial contact. Therefore, the neural series does not contact the suprapygal. The suprapygal is subpentagonal, being slightly wider than long. It is narrower than the nuchal plate. The most anterior peripherals are subquadrangular, but the posterior ones are noticeably longer



than wide. This taxon lacks a sinuous posterior margin of the carapace.

The scutes that are part of the first pair of margins are twice as wide as they are long (Figure 2a). In fact, the overlap of these scutes on the nuchal is only developed on the anterior third of the lateral margins of this plate. The first to third vertebrals are markedly wider than long. The lateral margins, especially those of the second and third vertebrals, are sinuous. The first one is wider than the nuchal. It does not reach the second pair of peripherals. The second vertebral is slightly wider than the third, and this one is slightly wider than the first. The posterior margin of the hexagonal fourth vertebral is located on the last pair of costals. The posterior margin of the fifth vertebral does not contact the suprapygal, but it shows a long overlap on the posterior peripherals and on the pygal. Postero-laterally, this scute reaches the tenth pair of peripherals. The pleuro-marginal sulcus does not reach the contact between the costal plates and the peripheral ones, the marginals being restricted to these last plates. The ventral overlap of the marginal scutes on the most anterior peripherals and, especially, on the nuchal, is very short (Figure 2b).

The pelvis is sutured with both the carapace and the plastron (Figure 3a). The pubic scars are far from the anterior margins of the xiphiplastra. These scars are relatively long, being more than three times longer than wide. The posterior branches of the ischiatic scars are shorter and wider than the medial ones. They are well away from the xiphiplastral tips.

The anterior margin of the anterior plastral lobe is located at a height close to that of the anterior margin of the carapace (Figure 2b). The anterior plastral lobe is subrounded (Figure 2b, 3a–b). It is twice as wide as it is long. It lacks gular protrusions. A very weak medial convexity is developed on the region corresponding to the anterior margin of the intergular scute. The posterior plastral lobe is slightly narrower than the anterior, being longer (Figure 2b, 3a). Its lateral margins are substraight. A well-developed anal notch is present, being as wide as it is long. This specimen shows a relatively long epiplastral symphysis, almost as long as half the length of the entoplastron. A pair of laterally located mesoplastra are present. They are almost as long as they are wide.

MPZ 2019/263 has a single intergular scute (Figure 2b, 3b). It is relatively narrow, its anterior margin being shorter than that of each of the gulars. The intergular reaches the most anterior region of the entoplastral tip. This scute does not contact the humerals. Thus, the medial contact of the gulars is present. The humerals show a relatively long overlap on the antero-lateral region of the hyoplastra. The pectorals do not contact the mesoplastra. The overlap of the marginal scutes on the mesoplastra is extremely reduced. The anal scutes overlap a surface greater than more than the posterior half of the xiphiplastra. The dorsal expansion of the plastral scutes is poorly developed (Figure 3a).

## Discussion

Characters such as the presence of a pair of laterally located mesoplastra, the pelvis sutured with both the carapace and the plastron, and the fusion of the intergulars in a single scute, allow the attribution of the shell analyzed here to Pleurodira. Although a member of Pleurodira had previously

been recognized in the Ainsa Basin, i.e. the freshwater podocnemidid *Neochelys* (Pérez-García et al. 2013), characters such as the absence of a trapezoidal anterior plastral lobe and that of a sinuous posterior margin of the carapace allow its identification as a different form. In fact, the intergular is much shorter than that of *Neochelys*, not contacting the pectoral scutes, but neither the humerals. Thus, the presence of the medial contact of the gulars, posteriorly to the reduced intergular that they frame, has been recognized as exclusive of the 'Erymnochelys group of turtles' (sensu Pérez-García and Lapparent de Broin 2015). This lineage of Podocnemididae of African origin is known since the Late Cretaceous (Lapparent de Broin 2000; Gaffney and Forster 2003; Pérez-García et al. 2017), being currently represented by a single form: the Malagasy *Erymnochelys madagascariensis* Grandidier 1867. The Erymnochelyini tribe is here proposed for the 'Erymnochelys group of turtles' which includes, in addition to the aforementioned extant form, at least the following species known by the fossil record (see Pérez-García et al. 2017): '*Podocnemis*' *fajumensis* Andrews 1903, from the lower Oligocene of Egypt; '*Podocnemis*' *aegyptiaca* Andrews 1900, from the lower Miocene of Egypt; *Kenyemys williamsi* Wood 1983 and *Turkanemys pattersoni* Wood 2003 from the latest Miocene-Pliocene of Kenya; and the European Eocene genus *Eocenocheilus*, known by the lower Eocene *Eocenocheilus lacombiana*, the middle Eocene *Eocenocheilus eremberti*, and the upper Eocene *Eocenocheilus farresi*.

The representative of Erymnochelyini from the Castejón de Sobrarbe-41 site analyzed here shows a combination of characters that allows its assignment to the genus *Eocenocheilus*: absence of carapace medial keel (shared with '*P.*' *fajumensis*, '*P.*' *aegyptiaca*, *Er. madagascariensis* and most specimens of *T. pattersoni*); first vertebral wider than the nuchal, being subheptagonal, with short antero-lateral margins (shared with '*P.*' *fajumensis*, '*P.*' *aegyptiaca*, *T. pattersoni* and *Er. madagascariensis*); third vertebral almost as wide as the second, both scutes lacking well-developed lateral protrusions anterior to their contacts with the sulci between two consecutive pleurals (shared with '*P.*' *fajumensis*, *T. pattersoni*, *Kenyemys williamsi* and *Er. madagascariensis*); first pair of marginals overlapping no more than half of the nuchal lateral margins (shared with '*P.*' *fajumensis*, '*P.*' *aegyptiaca*, *T. pattersoni* and *Er. madagascariensis*); posterior plastral lobe narrower than the anterior (shared with *T. pattersoni* and *Er. madagascariensis*); absence of well-developed gular protrusions (shared with '*P.*' *aegyptiaca*, *T. pattersoni*, *Er. madagascariensis* and some specimens of '*P.*' *fajumensis*); relatively long intergular, reaching the anterior margin of the entoplastron or overlying the most anterior region of this plate (shared with '*P.*' *fajumensis*, '*P.*' *aegyptiaca*, *T. pattersoni* and some *Er. madagascariensis*); very short dorsal expansion of the plastral scutes (shared with '*P.*' *aegyptiaca*, *T. pattersoni*, *K. williamsi* and *Er. madagascariensis*). Therefore, the specimen from Castejón de Sobrarbe-41 analyzed here corresponds to one of the few remains of *Eocenocheilus* hitherto known, not only being the only almost complete shell from the middle Eocene, but to the most complete known for the complete biostratigraphic range of this genus.

The new shell can be attributed to *Eo. eremberti*, because it shares a unique character combination with this form (see

Pérez-García et al. 2017; Pérez-García and Smith 2017). The only representative of *Eocnochelus* whose plastron length has been recognized as close to 50 cm is *Eo. eremberti*. The size of the holotype and only known specimen of *Eo. lacombiana* is close to 30 cm, and that of *Eo. farresi* is of almost 40 cm. The presence of markedly sinuous lateral margins of the vertebral scutes is shared with *Eo. eremberti* and *Eo. farresi*, those of *Eo. lacombiana* being substraight. The presence of a relatively long epiplastral symphysis, whose length is slightly less than half the length of the entoplastron, is shared with *Eo. lacombiana* and *Eo. eremberti*. In contrast, the length of symphysis of *Eo. farresi* is much shorter, being less than one-fifth of that of the entoplastron. The new specimen shares with the two specimens of *Eo. eremberti* until now known the presence of a posterior plastral lobe much wider than those of *Eo. lacombiana* and *Eo. farresi*. The lateral margins of the posterior plastral lobe lack the concave morphology that characterizes *Eo. lacombiana*, being compatible with those substraight to convex known for *Eo. eremberti* and *Eo. farresi*. The presence of a relatively wide anal notch, its total length being approximately about half of its width, is shared with *Eo. lacombiana* and *Eo. eremberti*, in contrast to *Eo. farresi*, in which the notch is almost as long as wide. The presence of relatively long pubic scars, more than twice longer than wide, is shared with *Eo. eremberti* but not with *Eo. lacombiana*, in which those scars are much wider. This character state is unknown for *Eo. farresi*. The absence of the posterior branches of the ischiatic scars near the xiphial tips differs from the exclusive condition for *Eo. farresi*. As shown only in *Eo. eremberti*, the anterior margin of the intergular is narrower than that of each gular. As in *Eo. eremberti* and *Eo. farresi*, the overlap of the humeral scutes on the hyoplastra is greater than in *Eo. lacombiana*.

The specimen analyzed here shows the first complete nuchal plate hitherto known for the genus *Eocnochelus*. As it had been previously reported on the basis of fragmentary material (see Pérez-García et al. 2017), this plate is not elongated, being slightly wider than long. In addition, the absence of a notch in the anterior edge of the nuchal plate of this genus can be confirmed here for the first time. The interpretation of the neurals of *Eo. eremberti* as narrower than those of *Eo. lacombiana*, as was proposed by Pérez-García et al. (2017), is also confirmed. MPZ 2019/263 is the only specimen of *Eocnochelus* in which the posterior margins of both the posterior peripherals and the pygal plate are preserved. This confirms that the posterior peripherals are relatively narrow in relation to their length, but the last pair of peripherals is slightly longer than the first. The absence of a sinuous posterior margin of the carapace is recognized for this form. The suprapygal of this genus is identified for the first time, being recognized as pentagonal, as in the other representatives of Erymnochelyini. The second vertebral scute of *Eo. eremberti* is observed as markedly wider than long, this state of character being reinterpreted as the only one so far valid for this genus. Although a moderate length of the anal scutes had been defined for the genus *Eocnochelus*, these scutes being shorter than two times the femoral length on the lateral borders of the xiphial, the anals of the new specimen

are longer, so the range of variability for this character is recognized here as greater than previously considered.

## Conclusions

The only pleurodiran turtle so far recognized in the middle Eocene levels of the Ainsa Basin (Huesca, Spain) was the podocnemid *Neochelys*, an abundant and diverse freshwater turtle. The new specimen presented in this paper shows the presence of a second pleurodiran taxon in the Sobrarbe Formation of the Ainsa Basin. It corresponds to the most complete shell of the podocnemid *Eocnochelus* hitherto known. This poorly represented European genus belongs to a lineage of turtles known in the African continent from the Late Cretaceous to the present (i.e. the 'Erymnochelys group of turtles' or the new Erymnochelyini tribe). All representatives of this lineage so far described in the African record correspond to freshwater forms. However, the European *Eocnochelus* was interpreted as a littoral taxon. This interpretation is confirmed here, since the fossil site where it was found, Castejón de Sobrarbe-41, corresponds to an intertidal channel in a deltaic floodplain in which the intertidal fauna is well-represented. Therefore, the greater difficulty for the finding of coastal turtles relative to that of continental forms is here identified as a cause that justify the scarce record of the widely distributed littoral *Eocnochelus* in relation to that of the abundant freshwater form *Neochelys*.

The specimen from Castejón de Sobrarbe-41 is attributed to the species *Eocnochelus eremberti*, so far known by two partial shells from the Lutetian (middle Eocene) of the Franco-Belgian Basin, the holotype being from Yvelines (France), and the other individual from Brussels (Belgium). Therefore, the range of paleobiogeographic distribution of this species is markedly increased, being present, along the European coasts, at least from the southern area of the North Sea, along the English Channel, to the Bay of Biscay. The finding of the only complete shell of *Eocnochelus* hitherto known provides new anatomical data on this genus and the middle Eocene species *Eocnochelus eremberti* in particular.

## Acknowledgments

Authors thank N.-E. Jalil and F. de Lapparent de Broin (MNHN.F), S. Chapman (Natural History Museum, London, UK), F. Farrés (Museu Geològic del Seminari de Barcelona, Catalonia, Spain) and A. Folie and T. Smith (IRSNB) for the access to the main specimens of *Eocnochelus* included in the comparative studies; J. Cardiel Lalueza, the discoverer of the Castejón de Sobrarbe-41 fossil site, for his invaluable collaboration in the finding of remains of turtles and other Eocene vertebrate fossils in the Ainsa Basin; numerous colleagues from the Zaragoza University (UZ) and the Basque-Country University (UPV/EHU) involved in the excavation campaigns; and the editor G. Dyke, an anonymous reviewer and T. Smith for comments and suggestions.

## Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

## Funding

This research has been funded by the Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades (IJCI-2016-30427 and CGL2015-68363-P), the Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2013-47521-P and CGL2017-85038-P, MINECO/FEDER, UE), the Research Groups of the Gobierno Vasco/Eusko Jaurlaritza (IT834-13 and IT1004-16), the Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea (PPG17/04 and GIU18/163), the Geoparque de Sobrarbe, and the European Regional Development Fund and the Government of Aragón ('DGA' and 'Grupos de Referencia' E18\_17R). The turtle shell was prepared in the paleontological restoration workshop school promoted by the Departamento de Educación, Universidad, Cultura y Deporte of the Gobierno de Aragón (DGA) and funded by the Instituto Aragonés de Empleo (INAEM) and European Social Fund (EU).

## References

- Andrews CW. 1900. On a new species of chelonian (*Podocnemis aegyptica*) from the Lower Miocene of Egypt. *Geol Mag.* 7:1–2.
- Andrews CW. 1903. On some pleurodiran chelonians from the Eocene of the Fayum, Egypt. *Ann Mag Nat Hist.* 11:115–122.
- Batsch GC. 1788. Versuch einer Anleitung, zur Kenntniß und Geschichte der Thiere und Mineralien. Jena: Ed. Akad. Buchhand.
- Baur G. 1888. Osteologische Notizen über Reptilien. *Zool Anz.* 2:262–269.
- Bergouinioux F-M. 1954. Les Chéloniens fossiles des terrains tertiaires del Vénétie. *Mem Degli Istituti Di Geol E Mineralogia dell'Università Di Padova.* 18:1–115.
- Canudo JI. 2018. The collection of type fossils of the natural science museum of the university of zaragoza (Spain). *Geoheritage.* 10:385–392.
- Cope ED. 1864. On the limits and relations of the raniformes. *P Acad Nat Sci Phila.* 16:181–183.
- Cope ED. 1868. On the origin of genera. *P Acad Nat Sci Phila.* 20:242–300.
- de Broin F. 1977. Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Memoir Mus Natl Hist.* 38:1–366.
- de Broin F. 1988. Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé. *Stud Geol Salmanticensis, Stud Palaeocheloniologica.* 2:103–142.
- Díaz-Berenguer E, Badiola A, Moreno-Azanza M, Canudo JI. 2018. First adequately-known quadrupedal sirenian from Eurasia (Eocene, Bay of Biscay, Huesca, northeastern Spain). *Sci Rep.* 8:5127.
- Gaffney ES, Forster CA. 2003. Side-necked turtle lower jaws (Podocnemididae, Bothremydidae) from the Late Cretaceous Maevarano Formation of Madagascar. *Am Mus Novit.* 3397:1–13.
- Gaudry A. 1890. Les enchainements du monde animal dans les temps géologiques. Fossiles secondaires. Paris: F. Savy.
- Grandidier A. 1867. Liste des reptiles nouveaux découverts, en 1866, sur la côte sud-ouest de Madagascar. *Revue Mag Zool.* 19:232–234.
- Iverson JB. 1992. A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world. Indiana: Privately published.
- Lapparent de Broin F. 2000. African chelonians from the Jurassic to the present: phases of development and preliminary catalogue of the fossil record. *Palaeontol Afr.* 36:43–82.
- Lapparent de Broin F. 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia.* 4:155–216.
- Lapparent de Broin F. 2003. *Neochelys* sp. (Chelonii, Erymnochelyinae), from Silveirinha, early Eocene, Portugal. *Ciênc Terra.* 15:117–132.
- Pérez-García A. 2016. A new turtle confirms the presence of Bothremydidae (Pleurodira) in the Cenozoic of Europe and expands the biostratigraphic range of Foxemydina. *Sci Nat.* 103:1–14.
- Pérez-García A. 2017a. The Iberian fossil record of turtles: an update. *J Iber Geol.* 43:155–191.
- Pérez-García A. 2017b. A new turtle taxon (Podocnemidoidea, Bothremydidae) reveals the oldest known dispersal event of the crown Pleurodira from Gondwana to Laurasia. *J Syst Palaeontol.* 9:709–731.
- Pérez-García A. 2018a. New information on the Cenomanian bothremydid turtle *Algorachelus* based on new, well-preserved material from Spain. *Foss Rec.* 21:119–135.
- Pérez-García A. 2018b. New genera of Taphrosphyina (Pleurodira, Bothremydidae) for the French Maastrichtian '*Tretosternum*' *ambiguum* and the Peruvian Ypresian '*Podocnemis*' *olssoni*. *Hist Biol.* doi:10.1080/08912963.2018.1506779
- Pérez-García A, Lapparent de Broin F. 2013. A new species of *Neochelys* (Chelonii, Podocnemididae) from the Ypresian (early Eocene) of the south of France. *C R Palevol.* 12:269–277.
- Pérez-García A, Lapparent de Broin F. 2015. New insights into the anatomy and systematic of '*Papoulemys*' *laurenti*, a representative of *Neochelys* (Chelonii, Podocnemididae) from the early Eocene of the south of France. *Palaeont Z.* 89:901–923.
- Pérez-García A, Lapparent de Broin F, Murelaga X. 2017. The *Erymnochelys* group of turtles (Pleurodira, Podocnemididae) in the Eocene of Europe: new taxa and paleobiogeographical implications. *Palaeontol Electron.* 20.1.14A:1–28.
- Pérez-García A, Murelaga X, Cardiel Lalueza J, Badiola A, Díaz-Berenguer E. 2013. Presence of several clades of continental turtles in the Lutetian (middle Eocene) of the Sobrarbe Formation (Ainsa Basin, south-central Pyrenees, northeast Spain). *Geol Belg.* 16:311–319.
- Pérez-García A, Smith T. 2017. Identification of the African-European *Erymnochelys* group of turtles (Pleurodira, Podocnemididae) in the Belgian fossil record: the first finding of *Eocenocheilus eremberti* outside its type locality. *Foss Rec.* 20:245–251.
- Plaziat JC. 1981. Late Cretaceous to late Eocene palaeogeographic evolution of southwest Europe. *Palaeogeogr Palaeocl.* 36:263–293.
- Rhodin AGJ, Van Dijk PP, Parham JF. 2018. Turtles of the world: annotated checklist of taxonomy and synonymy. *Chelonian Res Monogr.* 5:1–38.
- Taugourdeau P. 1965. *Podocnemys eremberti* nov. sp., chélonien pleurodire du Lutétien de St-Germain-en-Laye (Seine-et-Oise). *Bull Soc Géol Fr.* 5:165.
- Wood RC. 1983. *Kenyemys williamsi*, a fossil pelomedusid turtle from the Pliocene of Kenya. In: GJ R, Miyata K, editors. *Advances in herpetology and evolutionary biology.* Cambridge: Museum of Comparative Zoology; p. 74–85.
- Wood RC. 2003. Fossil turtles from Lothagam. In: Leakey MG, Harris JM, editors. *Lothagam: the dawn of humanity in eastern Africa.* New York: Columbia University Press; p. 115–136.



# SCIENTIFIC REPORTS

OPEN

## First adequately-known quadrupedal sirenian from Eurasia (Eocene, Bay of Biscay, Huesca, northeastern Spain)

Ester Díaz-Berenguer<sup>1</sup>, Ainara Badiola<sup>2</sup>, Miguel Moreno-Azanza<sup>3</sup> & José Ignacio Canudo<sup>1</sup>

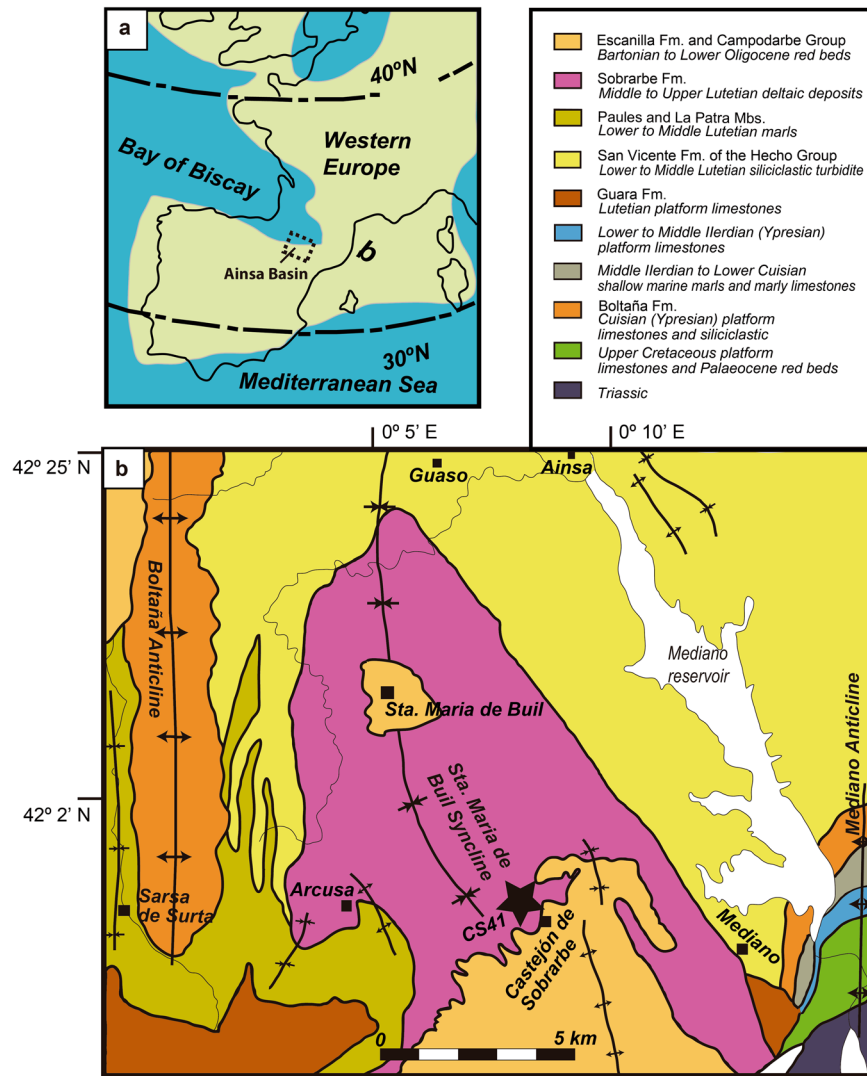
Sirenians are the only extant herbivorous mammals fully adapted to an aquatic lifestyle. They originated in Africa during the Paleocene from an undetermined clade of afrotherian mammals, and by the end of the Eocene they were widely distributed across the tropical latitudes. Here we introduce *Sobrabesiren cardieli* gen. et sp. nov. It is the first adequately-known quadrupedal sirenian from Eurasia and the oldest record of this clade from western Europe. Fossils have been recovered from the middle Lutetian (SBZ15) site of Castejón de Sobrarbe-41 (Huesca, Spain), and comprise many cranial and postcranial remains, including pelvic girdle and hind limb bones, from at least six sirenian individuals of different ontogenetic stages. *Sobrabesiren* shows a suite of characters previously considered synapomorphies of different clades of derived sirenians, such as the presence of the *processus retroversus* of the squamosal and the pterygoid fossa, combined with ancestral characters such as the presence of an alisphenoid canal, a permanent P5, at least two sacral vertebrae, a primitive pelvis and functional femora and fibulae. *Sobrabesiren* is recovered as the sister taxon of Dugongidae and represents a transitional stage of adaptation to aquatic life between the amphibious quadrupedal proramphids and the aquatic quadrupedal protosirenids.

Sirenians originated from an undetermined clade of afrotherian mammals in the Paleocene<sup>1</sup>. The fossil record of the group starts in the late early Eocene of the West Atlantic coast and Africa. The proramphids *Proramphus sirenoides*, from the late early Eocene or early middle Eocene<sup>2</sup>, and *Pezosiren portelli*, from the early middle Eocene<sup>3</sup>, both from Jamaica, are highly plesiomorphic forms and present a semiaquatic lifestyle<sup>4</sup>. Only fragmentary remains of proramphids have been recovered from the late early and middle Eocene of the Old World<sup>5,6</sup>. Instead, the Eocene fossil record is mainly composed of more derived forms: the Protosirenidae (e.g. *Protosiren smithae*<sup>7</sup>, *Ashokia*<sup>8</sup>, *Libysiren*<sup>9</sup>), quadrupedal aquatic forms with reduction of the hind limbs<sup>4</sup>; and the Dugongidae (e.g. *Eotheroides*, *Eosiren*, *Halitherium*<sup>10</sup>), completely aquatic sirenians with an advanced stage of hind limb reduction.

All Eocene European sirenians are assigned to the Family Dugongidae<sup>10</sup>, with the exception of several fragmentary specimens of uncertain affinities<sup>11,12</sup>. Several dugongid species have been described in Europe: *Sirenavus hungaricus*<sup>13</sup> and *Anisosiren pannonica*<sup>14</sup> from the Lutetian of Hungary; “*Halitherium*” *taulannense* from the Priabonian of France<sup>15</sup>; and *Prototherium* spp., from the Bartonian of Spain<sup>16,17</sup> and the Bartonian and Priabonian of Italy<sup>18,19</sup>. Until now, Eocene sirenian remains in the Pyrenean region had been scarce and fragmentary<sup>20</sup>. The new locality found in the central Pyrenees, the site of Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41) in the province of Huesca (northeastern Spain), is an exceptional middle Lutetian sirenian bone bed, which has provided more than 300 remains from at least six sirenian individuals, of different ontogenetic stages, assigned to the new taxon. It is the oldest sirenian in western Europe and is represented by cranial and postcranial material including functional hind limbs, constituting the first adequately-known quadrupedal sirenian from Eurasia. The aim of this work is to describe this new sirenian, discuss its phylogenetic significance and study its adaptation to aquatic life.

<sup>1</sup>Grupo Aragosaurus-IUCA, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, 50009, Zaragoza, Spain. <sup>2</sup>Dpto. Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad del País Vasco (UPV/EHU), Apartado 644, 48080, Bilbao, Spain. <sup>3</sup>Geobiotec, Dpto. de Ciências da Terra, Universidade Nova de Lisboa, 2829-526, Caparica, Portugal, Museo da Lourinhã, Lourinhã, Portugal. Correspondence and requests for materials should be addressed to E.D.-B. (email: [ester.berenguer@gmail.com](mailto:ester.berenguer@gmail.com))





**Figure 1.** Geological location of the Castejón de Sobrarbe-41 fossil site. **(a)** Palaeogeography of NW Europe during the early Paleogene indicating the location of the studied area (blue areas: sea; green areas: land). Latitudes indicated are palaeolatitudes. Modified after Astibia, H. *et al.*<sup>20</sup> New fossils of Sirenia from the middle Eocene of Navarre (Western Pyrenees): the oldest West European sea cow record, *Geological Magazine*, **147**, 665–673 (2010), reproduced with permission. **(b)** A simplified geological map of the studied area with the location of the middle Lutetian sirenian fossil site of Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41), Huesca (Spain). Modified with permission from Mochales *et al.*<sup>37</sup>. Anisotropic magnetic susceptibility record of the kinematics of the Boltaña Anticline (Southern Pyrenees), *Geological Journal*, John Wiley and Sons. Software used: inkscape 0.91 <https://inkscape.org/en/release/0.91/>.

**Geology and age.** The Castejón de Sobrarbe-41 sirenian fossil site (CS-41) is located near the small village of Castejón de Sobrarbe (Comarca de Sobrarbe, Huesca, northeastern Spain). Geologically, this sirenian bone bed crops out in the Ainsa Basin (Fig. 1b), which constitutes the westernmost part of the Cenozoic Jaca-Pamplona Basin in the South Pyrenean Central Unit<sup>21</sup>. During the Eocene, this area was a deep marine gulf (the Bay of Biscay) located between the Iberian Peninsula and Europe (Fig. 1a), which opened northwestwards into the Atlantic Ocean, delimited to the east by the emergence of reliefs associated with the Pyrenean orogen<sup>22</sup>. The CS-41 fossiliferous level is in the uppermost part of the Sobrarbe Formation and has been correlated with nearby sections dated by magnetostratigraphy and benthic foraminifera<sup>21</sup>, placing CS-41 within the C19r chron and biozone SBZ15 (middle Lutetian, middle Eocene) and making these the oldest sirenian remains in western Europe. Over 300 disarticulated remains from at least six sirenian individuals, in different ontogenetic stages have been collected. The fossils are oriented but poorly sorted, with no signs of significant transport. This assemblage is interpreted as the infilling of an intertidal channel during a single energetic event, where all the remains dispersed over the tidal flat were trapped. Further data about the geological and taphonomic context of Castejón de Sobrarbe-41 can be found in the supporting information.



**Figure 2.** Skull of *Sobrarbesiren cardieli* gen. et sp. nov. (holotype, MPZ 2017/1), in lateral view. (a) Photograph, (b) interpretative sketch. Sutures are marked with plain lines; dashed lines represent reconstructed sutures; shaded areas represent broken or badly preserved bones; and dotted areas represent matrix. Anatomical abbreviations: ac, alisphenoid canal; as, alisphenoid; bo, basioccipital; bs, basisphenoid; eam, external auditory meatus; eo, exoccipital; fio, infraorbital foramen; fm, foramen magnum; fr, frontal; j, jugal; lc, lacrimal; lcf, lacrimal foramen; mf, mesorostral fossa; mx, maxilla; n, nasal; nc, nuchal crest; oc, occipital condyle; pa, parietal; pal, palatine; paop, paraoccipital process; pmx, premaxilla; pt, pterygoid; ptp, post-tympanic process; so, supraoccipital; sop, supraorbital process of frontal; sq, squamosal; tc, temporal crest; zps, zygomatic process of squamosal.

## Results

### Systematic palaeontology.

Class Mammalia Linnaeus, 1758  
 Superorder Afrotheria Stanhope *et al.*, 1998  
 Mirorder Tethytheria McKenna, 1975  
 Order Sirenia Illiger, 1811  
 Family uncertain  
*Sobrarbesiren cardieli* gen. et sp. nov.  
 urn:lsid:zoobank.org:act:2AF65B38-E65D-429B-8946-C646FD48AE5E  
 urn:lsid:zoobank.org:act:960D79DB-2E74-4BA7-A7B1-13E8BFAD9B2C

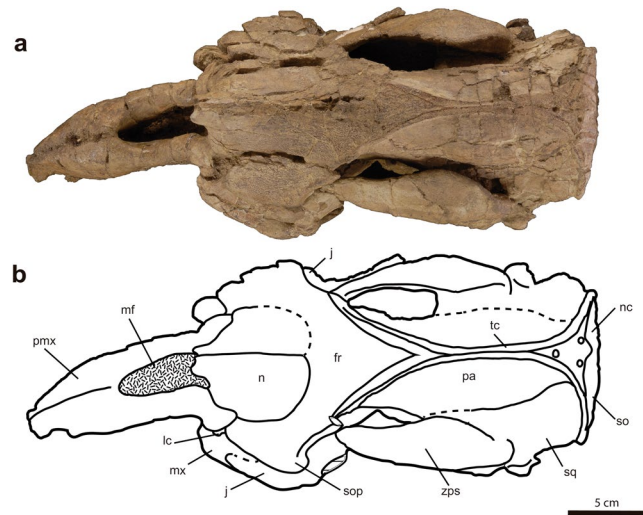
**Etymology.** In reference to the Sobrarbe region (Huesca, northeastern Spain), and in honour of Jesús Cardiel Lalueza, who discovered the fossil site.

**Holotype.** MPZ 2017/1 a complete skull of a subadult individual which preserves alveoli of P1-4, a complete left P5, and M1-3 on both sides (Figs 2, 3, 4a,b,g,h and 5). The specimen is housed in the Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (MPZ) (Zaragoza, Spain). *S. cardieli* is the type species of the genus by monotypy and by original designation.

**Paratypes.** Cranial and postcranial elements of at least six individuals, corresponding to different ontogenetic stages (Figs 6–9 and Supplementary Information Figs S2 and S3): MPZ 2017/2, an almost complete subadult skull that preserves the molar series on both sides, and lacks the exoccipital and basioccipital bones; MPZ 2017/3, premaxillary nasal process; MPZ 2017/4, ?first incisor; MPZ 2017/5, ?third incisor; MPZ 2017/6, atlas; MPZ 2017/7, axis; MPZ 2017/8 and MPZ 2017/9, bodies of cervical vertebrae; MPZ 2017/10 and MPZ 2017/11, anterior thoracic vertebrae; MPZ 2017/12, MPZ 2017/13, MPZ 2017/14 and MPZ 2017/15, thoracic vertebrae; MPZ 2017/16, anterior lumbar vertebra; MPZ 2017/17, posterior lumbar vertebra; MPZ 2017/18, sacral vertebra; MPZ 2017/19 and MPZ 2017/20, anterior caudal vertebrae; MPZ 2017/21, posterior caudal vertebrae; MPZ 2017/22, first left rib; MPZ 2017/23 - MPZ 2017/33, right ribs; MPZ 2017/34 - MPZ 2017/39, left ribs; MPZ 2017/40 - MPZ 2017/43, left scapulae; MPZ 2017/44, left humerus; MPZ 2017/45, right humerus, very distorted; MPZ 2017/46, right ulna that lacks the epiphyses; MPZ 2017/47, left innominate bone; MPZ 2017/48, incomplete right innominate bone; MPZ 2017/49 and MPZ 2017/50 juvenile right ischia; MPZ 2017/51 and MPZ 2017/52, patellae; MPZ 2017/53, left femur that lacks the proximal epiphysis; MPZ 2017/54, juvenile left femur; MPZ 2017/55 femoral head and MPZ 2017/56 left fibula.

**Locality and horizon.** Only known from the Castejón de Sobrarbe-41 fossil site (CS-41), in Castejón de Sobrarbe, Huesca, Ainsa Basin in the southern Pyrenees, Sobrarbe Formation (middle Lutetian, early middle Eocene)<sup>21</sup> (Fig. 1b).





**Figure 3.** Skull of *Sobrarbesiren cardieli* gen. et sp. nov. (holotype, MPZ 2017/1), in dorsal view. (a) Photograph, (b) interpretative sketch. Sutures are marked with plain lines; dashed lines represent reconstructed sutures; and dotted areas represent matrix. For anatomical abbreviations see Fig. 2.

**Diagnosis.** (Ch. Character state following the descriptions and numbering sequence of Domning<sup>23</sup> as updated by Vélez-Juarbe *et al.*<sup>24</sup> and Springer *et al.*<sup>1</sup> (e.g., Ch. 102 (0) refers to state 0 of character 102)); sirenian, based on the following synapomorphies: retracted and enlarged external nares (Ch. 8 (1)); premaxilla contacts the frontals (Ch. 9 (1)); and a P1-5, M1-3 postcanine dental formula (Ch. 155 (1)); and characterized by the following combination of characters (autapomorphies highlighted with\*): upper dental formula 2.1.5.3 (I2 absent); pterygoid fossa present, extending above the level of the roof of the internal nares (Ch. 102 (1)); alisphenoid canal present (Ch. 101 (0)); rectangular and elongated basioccipital\* (Fig. 4a,b and Supplementary Information Fig. S1a); hook-shaped acromion process of the scapula\* (Fig. 7d), which extends just to the dorsal border of the glenoid fossa\* (Fig. 7b); posterior iliac spine of the innominate bone present\* (Fig. 9c); lateral iliac spine that appears abruptly on the lateral surface of the ilium with a flattened ventrolateral surface\* (Fig. 9e).

**Differential diagnosis.** *Sobrarbesiren* differs from “prorastomids”<sup>2,3</sup> in having a deflected rostrum, a foramen ovale that is opened to form a notch (Ch. 103 (1)), a short sphenopalatine region, with a pterygoid process that is enlarged, thickened and downwardly projecting (Ch. 105 (1)), and in lacking the prominent sagittal crest seen in *Pezosiren*<sup>3</sup> (Ch. 51 (1)).

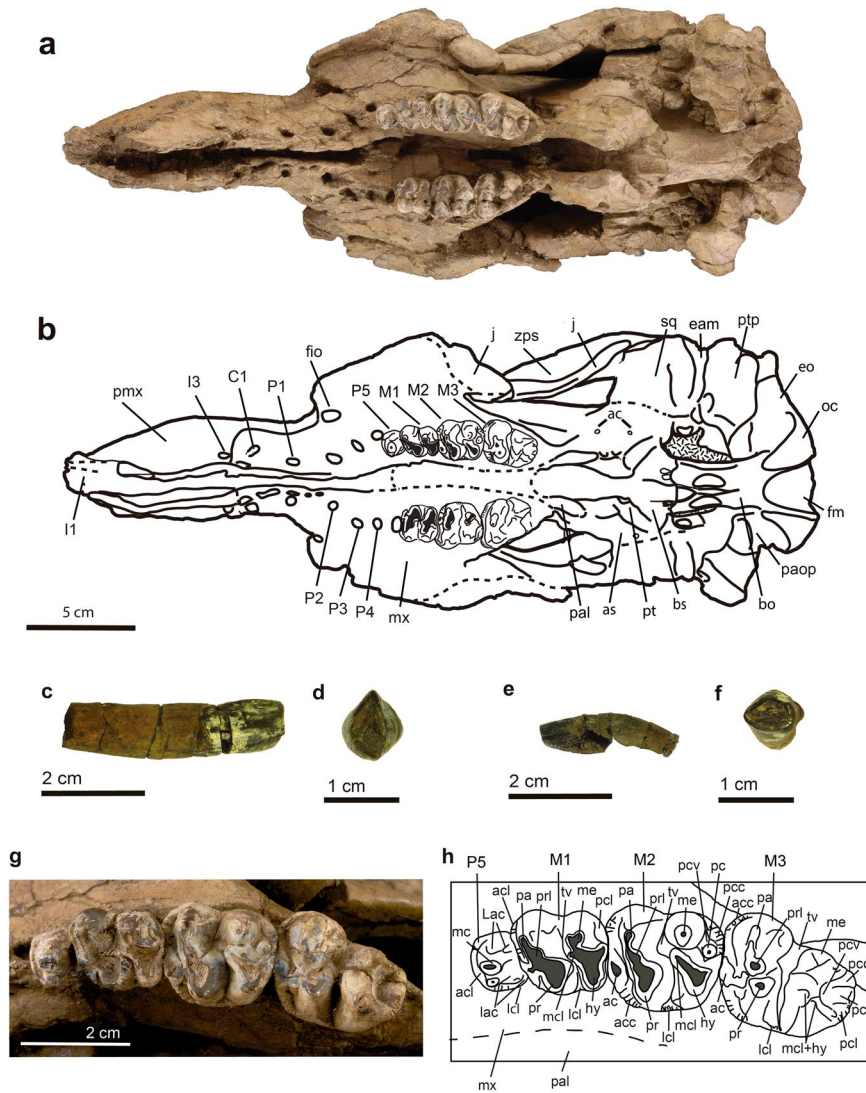
It is distinguished from the Protosirenidae<sup>7–9</sup> in having an enlarged rostrum (Ch. 3 (2)), a post-tympanic process of the squamosal that distinctly projects anteroventrally from the ventral squamosal border that intersects the paraoccipital process (Ch. 73 (0)), a cranial portion of the squamosal that reaches the parietal roof and the posterior part of the temporal crest (Ch. 76 (1)), a pterygoid fossa extending above the level of the roof of the internal nares (Ch. 102 (1)) (this character is probably absent in *Ashokia antiqua*<sup>8,9</sup>), and it differs from all protosirenids except *Ashokia antiqua* in having an outline of the zygomatic process of the squamosal that is gradually tapered and pointed anteriorly (Ch. 81 (0)). *Sobrarbesiren* shares with *Ashokia antiqua* and *Libysiren sickenbergi* long nasals that are slightly separated by frontals posteriorly<sup>8,9</sup>.

*Sobrarbesiren* is distinguished from the Dugongidae in having an alisphenoid canal (Ch. 101 (0)), a permanent fifth premaxillary present (Ch. 146 (0)), a small infraorbital foramen (Ch. 13 (0)) only shared with *Eotheroides aegyptiacum*, and in having well-developed (i.e. non-vestigial) innominate bones, presenting a large obturator foramen and a deep acetabulum, and complete hind limbs still present.

*Sobrarbesiren* is further differentiated from *Sirenavus hungaricus*<sup>12,13</sup> in having a zygomatic-orbital bridge of the maxilla elevated more than 1 cm above the alveolar margin (Ch. 11 (1)); a post-tympanic process of the squamosal present, and M3 larger than the other upper molars. *Sobrarbesiren* differs from the genus *Eotheroides* in that the latter has a longer median process of the frontals, resulting in a bigger notch between the nasals. On the other hand, both taxa share swollen and dense (pachyosteosclerotic) anterior ribs that are banana-shaped. *Sobrarbesiren* is distinguished from *Eosiren* in having a premaxillary symphysis that extends less than one-third of the skull length, large nasal bones, and swollen anterior ribs. *Sobrarbesiren* differs from *Prototherium* in not showing dolichocephaly (see Supplementary Information Table S1), in having a lesser degree of rostral deflection (see table 1 in<sup>17</sup>) and in having an enlarged rostrum (Ch. 3 (2)) (except *Prototherium intermedium*). It is distinguished from “*Halitherium*” *taulannense* in having I3 present, a zygomatic-orbital bridge of the maxilla elevated more than 1 cm above the alveolar margin (Ch. 11 (1)) and an external auditory meatus that is narrow and slit-like (Ch. 82 (0)).

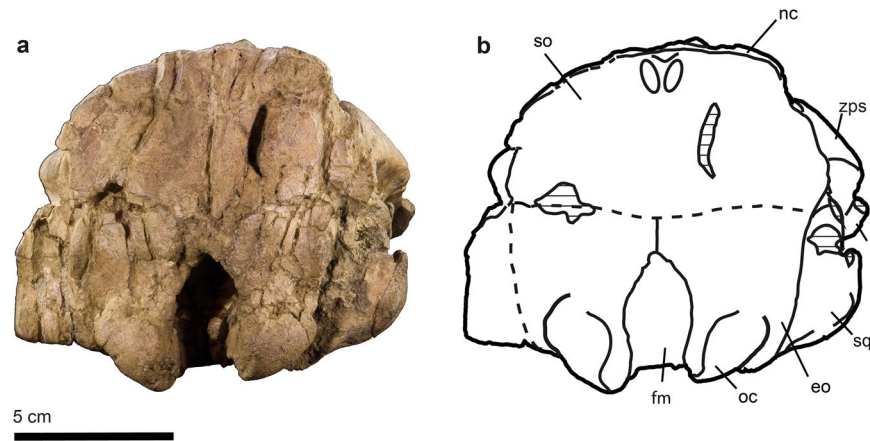
**Description.** *Sobrarbesiren* is a medium-sized quadrupedal sirenian with an estimated total length of 2.7 m (Fig. 10). The skull descriptions are based on the holotype (MPZ 2017/1) and the paratype (MPZ 2017/2).

The holotype skull shows an open basioccipital-basisphenoid suture and a M3 with minor wear, suggesting that the specimen represents a subadult individual<sup>24</sup> (Fig. 4a,b,g,h). The holotype skull shows a 32° rostral

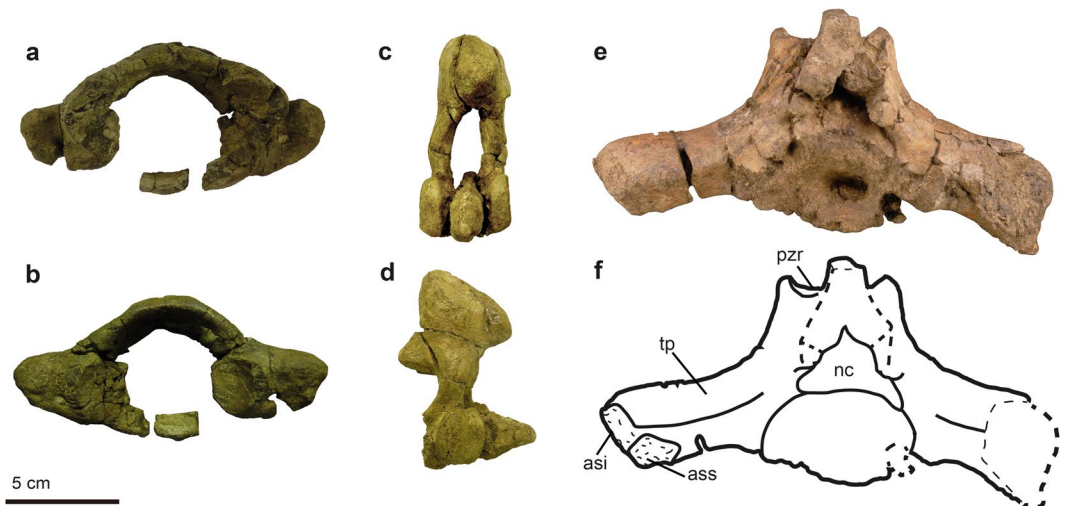


**Figure 4.** Skull of *Sobrarbesiren cardieli* gen. et sp. nov. (holotype, MPZ 2017/1), in ventral view and dentition (holotype, MPZ 2017/1 and MPZ 2017/4, MPZ 2017/5). **(a,b)** Skull (MPZ 2017/1) in ventral view. **(a)** Photograph, **(b)** interpretative sketch. For anatomical abbreviations see Fig. 2. **(c,d)** ?I1 (MPZ 2017/4) in lingual **(c)** and occlusal **(d)** views. **(e,f)** ?I3 (MPZ 2017/5) in lateral **(e)** and occlusal **(f)** views. **(g,h)** Left dental arcade of the holotype skull (MPZ 2017/1). **(g)** Photograph, **(h)** interpretative sketch. Sutures are marked with plain lines; dashed lines represent reconstructed sutures; and dotted areas represent matrix. Dental anatomical abbreviations: ac, anterior cingular cusp; acc, anterior accessory cusp; acl, anterior cingulum; hy, hypocone; Lac, labial cusp; lac, lingual cusp; lcl, lingual cingulum; mc, main cusp; mcl, metaconule; me, metacone; pa, paracone; pc, posterior cingular cusp; pcc, posterior accessory cusp; pcl, posterior cingulum; pcv, posterior cingular valley; pr, protocone; prl, protoconule; tv, transverse valley.

deflection, which is greater than in prorastomids<sup>2,3</sup> but less than in more derived sirenians<sup>7,17</sup>. The premaxillary symphysis is enlarged (Ch. 3 (2)) and laterally compressed (Ch. 10 (1)). The anteroventralmost end of the suture with the maxilla is on the vertical level of the symphyseal summit. The nasal process of premaxilla is thin and tapering at the posterior end (Ch. 6 (0)). It contacts ventrally the maxilla and posteriorly the nasal, and as in most other sirenians, it contacts the frontals<sup>23</sup>. The external nares are retracted and enlarged to the level of the anterior margin of the orbit (Ch. 8 (1)). The nasals are large and meet along their dorsomedial borders (Ch. 31 (0)) (internasal suture = 65 mm), as in prorastomids<sup>2,3</sup>, some protosirenids<sup>8,9</sup> and Eocene dugongids<sup>15,17,25</sup>. The anterior borders of the nasals together form a v-shaped extension beyond the mesorostral's fossa posterior edge (Ch. 37 (0)). The posterior edges of the nasals are rounded, and they are shallowly separated by the frontals (Fig. 3) in a way similar to *Ashokia antiqua*<sup>8</sup>. The lacrimals are partially preserved. The anterior border of each is rounded, and the posterior border is broken. They are surrounded by the maxilla and the frontal (Ch. 93 (0)). A nasolacrimal foramen is present (Ch. 91 (0)). The frontal roof is flat (Ch. 42 (0)) and does not bear knoblike bosses (Ch. 45 (0)). The supraorbital processes of the frontals are stout and dorsoventrally flattened and show a prominent dorsolateral corner (Ch. 36 (0)). Their lateral borders are not divided (Ch. 44 (0)). The lamina orbitalis of the



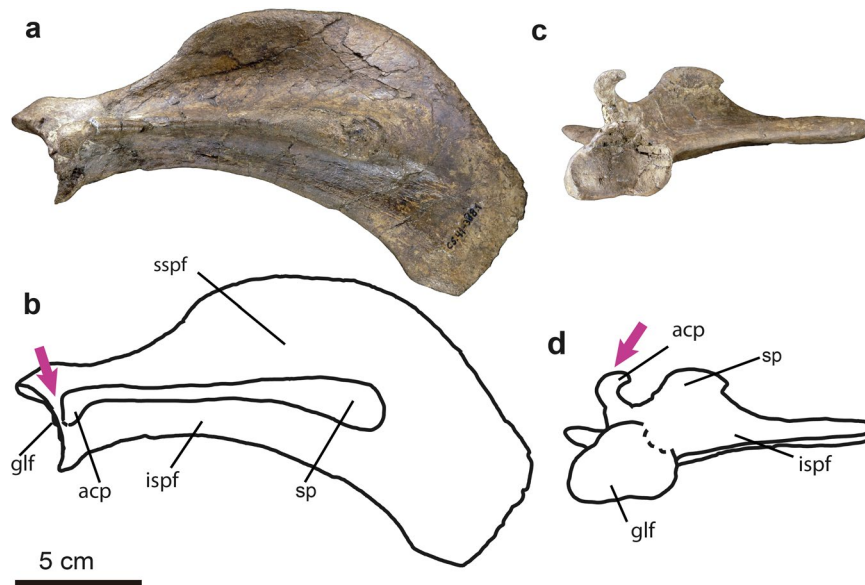
**Figure 5.** Skull of *Sobrarbesiren cardieli* gen. et sp. nov. (holotype, MPZ 2017/1), in posterior view. (a,b) Skull (MPZ 2017/1) in posterior view. (a) Photograph, (b) interpretative sketch. Sutures are marked with plain lines; dashed lines represent reconstructed sutures; and shaded areas represent broken or badly preserved bones. For anatomical abbreviations see Fig. 2.



**Figure 6.** Vertebrae of *Sobrarbesiren cardieli* gen. et sp. nov. (a,b) Atlas (MPZ 2017/6) in anterior (a) and posterior (b) views. (c,d) Axis (MPZ 2017/7) in anterior (c) and lateral (d) views. (e,f) Sacral vertebra (MPZ 2017/18) in posterior view; (e) photograph, (f) interpretative sketch. Anatomical abbreviations: asi, articular surface for ilium; ass, articular surface for sacral vertebra; nc, neural canal; pzr, prezygapophyses; tp, transverse process. Dashed lines represent broken areas.

frontal is covered by sediment (Ch. 38 (?)). The elongated and convex parietals show smooth temporal crests that join just in front of the coronal suture for a total of 52.5 mm in craniocaudal length (Fig. 3). A true sagittal crest is absent (Ch. 51 (1)), as in all other sirenians<sup>23</sup> except *Pezosiren*<sup>3</sup>, because the fused temporal crests are not raised. In the paratype skull (MPZ 2017/2) the temporal crests are separated by 3 mm. The supraoccipital shows a pronounced nuchal crest positioned at the same level as the skull roof, but it is less massive than in protosirenids<sup>7</sup>. The morphology of the supraoccipital is unclear (Fig. 5a,b, Ch. 64 (?)). Three emissary foramina forming a triangle are situated on the skull roof just anterior to the nuchal crest (Fig. 3). The exoccipitals meet along a suture dorsal to the foramen magnum (Ch. 66 (0)). Their dorsolateral borders are rounded and smooth (Ch. 70 (1)). The hypoglossal foramen is not discernible (Ch. 72 (?)). The basioccipital is elongated and rectangular in ventral view. It measures 37 mm along its ventral length (from the line of fusion with the basisphenoid to the base of the foramen magnum) and 17.5 mm across its body. Its ventral surface shows a median keel that bifurcates into the basisphenoid (Fig. 4a,b). It differs from the basioccipital of prorastomids, which is transversely wider posteriorly than anteriorly<sup>2</sup> (Supplementary Information Fig. S1b), and from those of protosirenids and dugongids, which show a waisted body (Supplementary Information Fig. S1c,d). An alisphenoid canal is present (Ch. 101 (0)), as in prorastomids<sup>2,3</sup> and protosirenids<sup>7,26</sup>. The foramen ovale is converted into an open notch (Ch. 103 (1)). The pterygoid processes are enlarged (Ch. 105 (1)), as in all sirenians except prorastomids<sup>3</sup>. They project ventrad, showing a shallow pterygoid fossa (Ch. 102 (1)) that is absent in protosirenids<sup>7-9</sup>. The palatines are <1 cm thick at the level

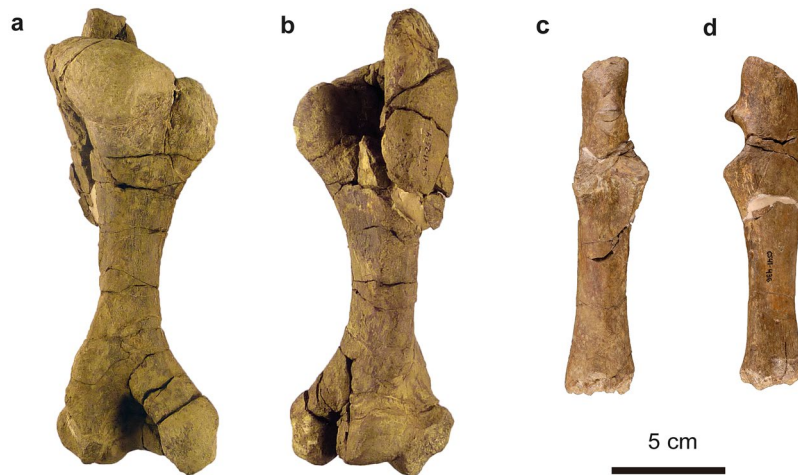




**Figure 7.** Scapula of *Sobrabesiren cardieli* gen. et sp. nov. (a–d) Left scapula (MPZ 2017/40), in lateral (a,b) and ventral (c,d) views. (a–c) Photographs, (b–d) interpretative sketches. Anatomical abbreviations: acp, acromion process; glf, glenoid fossa; ispf, infraspinous fossa; sp, spine; sspf, supraspinous fossa. Dashed lines represent broken areas. Purple arrows mark autapomorphies discussed in the text.

of the penultimate cheek tooth (Ch. 16 (0)). Their anterior border extends anteriorly beyond the posterior edge of the zygomatic-orbital bridge (Ch. 99 (0)) (Supplementary Information Fig. S2c). Their posterior border is broken (Ch. 97 (?)). The zygomatic-orbital bridge of the maxilla is long anteroposteriorly (Ch. 14 (0)). Its anterior edge is thin and sharp, and the posterior one is thicker and rounded (Ch. 22 (0)). It is elevated more than 1 cm above the alveolar margin (Ch. 11 (1)), as in prorastomids<sup>2</sup> and the protosirenid *Ashokia antiqua*<sup>8</sup>. There is a narrow palatal gutter (Ch. 23 (0)) along the midline of the maxillae, as in dugongids but not in protosirenids<sup>1</sup>. The infraorbital foramen is small (Ch. 13 (0)) (height: 16 mm; width: 8.3 mm) as in basal sirenians<sup>24</sup>, and unobstructed (Ch. 20 (0)). The squamosal reaches the skull roof and the temporal/nuchal crest (Ch. 76 (1)) (Fig. 2). The zygomatic process of the squamosal is tapered anteriorly (Ch. 81 (0)). Its medial side is concave and inclined inward dorsally (Ch. 84 (0)). The sigmoidal ridge is present, and it is prominent (Ch. 74 (2)). The *processus retroversus* is present, as in all dugongids<sup>23</sup> and *Libysiren sickenbergi*<sup>9</sup>, and is moderately inflected (Ch. 77 (1)). The external auditory meatus is narrow (Ch. 82 (0)), as in most basal sirenians, and it is higher dorsoventrally than anteroposteriorly, unlike in the prorastomid *Pezosiren*<sup>3</sup>. The post-tympanic process is enlarged and projects anteroventrally, bearing a facet for insertion of the sternomastoid muscle (Ch. 73 (0)). The preorbital process of the jugal is a thin plate (Ch. 88 (0)) that contacts the maxilla (Ch. 87 (0)). The ventral process of the jugal is broken and shifted (Ch. 85 (?)) and the zygomatic process is longer than the anteroposterior diameter of the orbit (Ch. 89 (0)).

The upper dental formula is 2.1.5.3 (Ch. 145 (0); Ch. 146 (0); Ch. 150 (0); Ch. 155 (1)). There is a broken alveolus for the tusk at the tip of each premaxilla (Ch. 139 (0)) (Fig. 4a,b), which are shorter than half of the premaxillary symphysis length (Ch. 140 (0)). There is no sign of I2. The left alveolus situated at the posterior end of the premaxilla, just before the premaxilla-maxilla suture, is thus assigned to I3 (Ch. 143 (0)) (Fig. 4a,b and Supplementary Information Fig. S2c). The absence of I2 is a derived condition with respect to the 3.1.5.3 dental formula of other basal sirenians<sup>27</sup>. Two isolated teeth are tentatively identified as a ?I1 and a ?I3 (Fig. 4c–f). The tusk is lens-shaped (Ch. 141 (1)) with enamel on all sides of the crown (Ch. 142 (0)), which is differentiated from the root (Ch. 137 (0)). The cross section of the ?I3 crown is suboval and its length (6.5 mm) is considerably smaller than that of ?I1 (15 mm). Alveoli of canines and premolars in both skulls indicate that these teeth were single-rooted (Ch. 144 (1) and (Ch. 157 (1))) (Fig. 4a,b and Supplementary Information Fig. S2c). The left P5 is preserved in the holotype, which is a plesiomorphic state shared with prorastomids and protosirenids<sup>2,3,7</sup>. The P5 is a tiny tooth in comparison with molars, with a main central cusp surrounded by much lower lingual and labial accessory cusps. There is an anterior cingulum with small cingular cusps too. The length of each molar is greater than its width, with this condition being more pronounced on M2–3 (see Supplementary Information Table S2). The three teeth are bilophodont three-rooted molars, with trigon higher than talon, and thus with protoloph (protocone, protoconule and paracone) higher than the paraloph (hypocone, metaconule and metacone) (Fig. 4g,h). Both lophs are quite worn in the M1–2 but well developed protoconule and metaconule are present in the three molars. The lophs are separated by a deep transverse valley, open labially but closed lingually by a cingulum; in the M1–2 it is closed in its half way through due to the presence of the highly worn metaconule. The labial and lingual cusps seem not to be transversally aligned along the labial-lingual axis but slightly oblique. There are anterior and posterior cingulae present, which are more prominent distally in the dental arcade, and several anterior accessory cusps located mesial to paracone and protocone, and with a large posterior accessory cusp distal to metacone in the M3. In the M2–3 the posterior cingular valley is present, though it is incipient in the M2.



**Figure 8.** Forelimb bones of *Sobrarbesiren cardieli* gen. et sp. nov. (a,b) Left humerus (MPZ 2017/44) in anterior (a) and posterior (b) views. (c,d) Right ulna (MPZ 2017/46) in anterior (c) and medial (d) views.

The full vertebral formula is unknown (Ch. 200 (?) and Ch. 204 (?)). The vertebrae lack the horizontally projecting flanges at the tip of the neural spine described in prorastomids<sup>3,5</sup> or the bifurcated neural spines shown by protosirenids<sup>7</sup> (Fig. 6d and Supplementary Information Fig. S3a). The atlas is wider than high (Supplementary Information Table S3) with a low dorsal arch, and has large posterior cotyles as in prorastomids<sup>2</sup>, but the transverse processes are rounded and knob-like, like those of basal dugongids<sup>25</sup> (Fig. 6a,b). The axis has a robust and swollen neural spine strongly inclined cranially (Fig. 6c,d). The odontoid process is as long as the vertebral centrum. The centra of the cervical vertebrae are compressed craniocaudally. The anterior thoracic vertebrae have high neural spines like prorastomids<sup>3</sup> and protosirenids<sup>7</sup>, but teardrop-shaped neural canals, as in dugongids<sup>16,25</sup> (Supplementary Information, Fig. S3a).

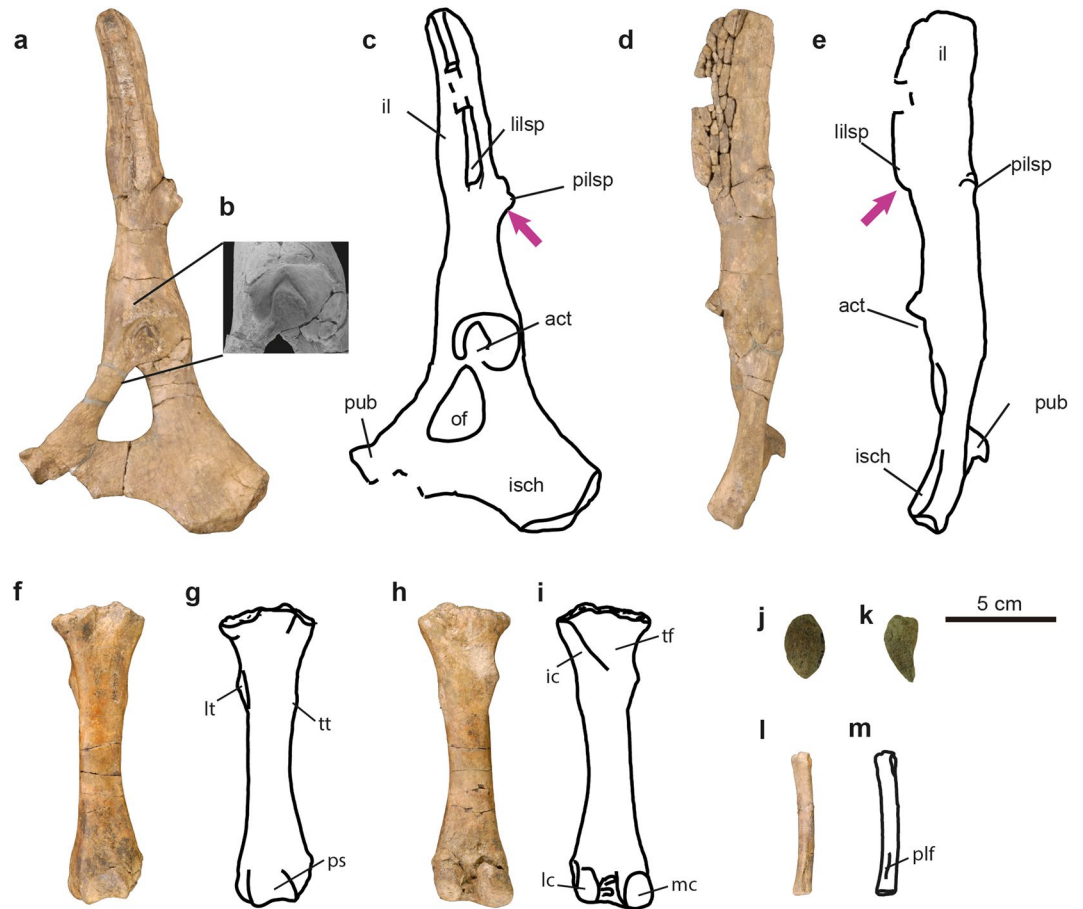
*Sobrarbesiren* has a sacrum that comprises at least two unfused sacral vertebrae (Ch. 205 (1)), by contrast with protosirenids and dugongids, which are characterized by a single sacral vertebra<sup>4</sup>. The transverse processes are short (Fig. 6e) compared to non-prorastomid sirenians<sup>7,25</sup>. The articular surfaces for the ilium are diamond-shaped, short anteroposteriorly and dorsoventrally expanded (47.5 mm in dorsoventral height), unlike the large articular surfaces of *Pezosiren portelli*<sup>3</sup>. The posterior border of the transverse process is flattened and shows a bevelled rhomboidal articular surface for a more posterior sacral vertebra that is still unknown (Fig. 6e,f). The caudal vertebrae have dorsoventrally flattened transverse processes and chevron facets. The presence/absence of a fluke cannot be determined based on the available specimens (Ch. 207 (?)).

The ribs are pachyosteosclerotic. The first rib has a broadened, truncated and flattened distal end (Supplementary Information Fig. S3b) as in some dugongids<sup>16,25</sup>. On the ventral side of its neck, there is no process for origin of the longus capitis muscle. The succeeding anterior ribs are banana-like (Supplementary Information Fig. S3c, see also Supplementary Information Table S4 for rib measurements), similar to the dugongid *Eotheroides*<sup>25</sup>. The posterior ribs are slender, lacking the swollen diaphysis of the anterior ribs. The smooth articular surfaces of the rib heads indicate a synovial articulation unlike in protosirenids<sup>28</sup>.

The scapula is sickle-shaped and stout (see Supplementary Information Table S5 for measurements), as in Eocene dugongids<sup>16,25</sup>. The acromion process of the scapula is hook-shaped, protruding laterodistally and turning posteriorly, showing a well-marked anterior angle (Fig. 7a,b), and the acromion extends just to the dorsal border of the glenoid fossa, features not observed in any other sirenian. The acromion process is very fragile and is not preserved in many of the Eocene taxa. Nevertheless, the morphology and extension of the acromion process of the left scapulae MPZ 2017/40 (Fig. 7) and MPZ 2017/42 of *Sobrarbesiren* are different from any other known sirenian. In the holotype right scapula of *Protosiren smithae* (CGM 42292, Cairo Geological Museum (Egypt); cast, USNM 94810, US National Museum of Natural History), the distance between the edge of the acromial process and the dorsal border of the glenoid cavity is 15 mm and the acromion is more robust and massive, without such a marked turn at the distal end. *Eosiren libyca* also has a massive acromial process that ends before reaching the dorsal border of the glenoid cavity (see<sup>29</sup>, plate III, figure 1a,b). “*Halitherium taulannense*” shows a distance of 30 mm between the acromion and the glenoid cavity. The distal edge of the process is not complete in this taxon. *Eotheroides sandersi* shows an acromial process that continues, without turning, in the direction of the spine axis until its end, and does not reach the glenoid cavity (see<sup>25</sup>, figure 59, A).

The humerus is robust (Ch. 221 (1)), with strongly developed proximal and distal epiphyses that are similar in width (Fig. 8a,b, and Supplementary Information Table S6), as in protosirenids<sup>7</sup> and Egyptian Eocene dugongids<sup>25</sup>, but unlike the humerus of *Pezosiren*, which shows a proportionally broader distal epiphysis<sup>3</sup>. The bicipital groove is wide (Ch. 213 (0)) (see Supplementary Information Table S6 for measurements), and the olecranon and coronoid fossae are distinct and deep.

The ulna has a straight shaft and is not fused to the radius, but this is probably due to immaturity of the specimen (Fig. 8c,d). The olecranon is long (30 mm), as in *Protosiren smithae* (see<sup>7</sup>, figure 10). It is straight and



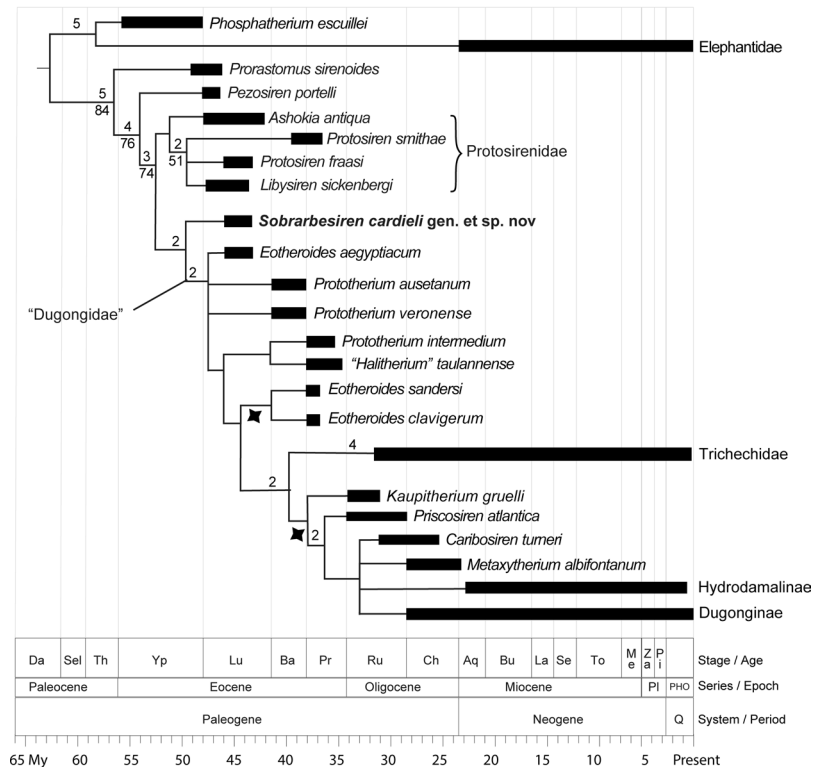
**Figure 9.** Innominate and hindlimb bones of *Sobrarbesiren cardieli* gen. et sp. nov. (a–e) Left innominate bone (MPZ 2017/47) in lateral (a–c) and dorsal (d,e) views. (b), detail of the acetabulum in lateral view. (f–i) Left femur (MPZ 2017/53) in anterior (f,g) and posterior (h,i) views. (j,k) Patella (MPZ 2017/52) in anterior (j) and lateral (k) views. (l,m) Left fibula (MPZ 2017/56) in posterior view. (a,b,d,f,h,j,k and l) Photographs, (c,e,g,i and m) interpretative sketches. Anatomical abbreviations: act, acetabulum; ic, intertrochanteric crest; il, ilium; isch, ischium; lc, lateral condyle; lilsp, lateral iliac spine; lt, lesser trochanter; mc, medial condyle; of, obturator foramen; pilsp, posterior iliac spine; plf, processus lateralis fibulae; ps, patellar surface; pub, pubis; tf, trochanteric fossa; tt, third trochanter. Dashed lines represent broken areas. Purple arrows mark autapomorphies discussed in the text.



**Figure 10.** Reconstructed composite skeleton of *Sobrarbesiren cardieli* gen. et sp. nov. Shaded elements represent the fossils studied.

coaxially aligned with the main axis of the shaft, and its cranial side is convex unlike in other sirenians, where it slopes backward<sup>7,25</sup>.

The innominate is long and narrow with a long pubic symphysis (Ch. 215 (0)) (Fig. 9a,c). The rod-like ilium resembles that of protosirenids<sup>30</sup>, but the expanded ischium is directed posterolaterally and is less curved. The deep acetabulum (Fig. 9b, see also Supplementary Information Table S7 for measurements), the well-developed, teardrop-shaped obturator foramen, and the distance between this foramen and the beginning of the sacroiliac joint, resemble the conditions in *Pezosiren*<sup>3</sup>. The innominate of *Sobrarbesiren* differs from those of all other



**Figure 11.** Phylogenetic relationships of *Sobrarbesiren cardieli* gen. et sp. nov. among the main sirenian clades. Time-calibrated reduced strict consensus of 96 most-parsimonious trees of 268 steps. *Sobrarbesiren* is recovered as the sister taxon of the clade “Dugongidae”. Note that our results do not support a strictly monophyletic Dugongidae, as Trichechidae nest inside this family. Numbers over branches represent Bremer support values over 1. Numbers below branches represent Bootstrap values over 50. This topology is obtained after a *posteriori* pruning of *Eotheroides lambondrano*, recovered as a wild card taxon. Stars below branches show the possible location of this taxon.

sirenians in having a posterior iliac spine, and a lateral iliac spine that arises abruptly on the lateral surface of the ilium (Fig. 9c–e). This lateral spine shows a flattened ventrolateral surface (Fig. 9a,c). The patella (Fig. 9j,k) is similar to the teardrop-shaped patella of *Pezosiren*<sup>3</sup>. The femur lacks the proximal epiphysis. This bone resembles that of *Pezosiren*<sup>3</sup> and protosirenids<sup>7</sup> in having a deep intertrochanteric fossa, and a distal epiphysis with robust condyles (Fig. 9f–i). *Sobrarbesiren* differs from *Pezosiren*<sup>3</sup> in having a reduced third trochanter, which is absent in protosirenids<sup>7</sup>. The fibula of *Sobrarbesiren* is the oldest sirenian fibula known. It is slender and shows a triangular distal articular surface, whereas this is rounded in the holotype fibula of *Protosiren smithae* (CGM 42292; cast, USNM 94810). A distolateral crest is present (Fig. 9l,m), though absent in USNM 94810.

## Discussion

**Phylogenetic analysis.** *Results.* The analysis resulted in 96 most-parsimonious trees of 268 steps (Consistency Index, CI 0.433; Retention Index, RI 0.776, Rescaled Consistency Index, RC 0.336). *Sobrarbesiren* is recovered at the base of the clade that includes all sirenians except *Prorastomus sirenooides*, *Pezosiren portelli* and the clade Protosirenidae, as the sister taxon of all dugongids and trichechids (Fig. 11). The general topology of the tree resembles that of other authors<sup>1</sup>, but important differences arise. First, Protosirenidae is recovered as a monophyletic group, formed by the genera *Protosiren*, *Libysiren* and *Ashokia*, although with low support. Second, Trichechidae is returned to a more derived position, nesting within Dugongidae, as the sister group of the most exclusive clade that includes *Kaupitherium* (= *Halitherium schinzii* of other authors), Dugonginae and Hydrodamalinae. Another notable result of our analysis is that the genera *Eotheroides* and *Prototherium* are not recovered as monophyletic.

*Sobrarbesiren cardieli* is recovered as the sister taxon of Dugongidae. We refrain from including it within this family for two reasons: first, the current diagnosis of Dugongidae is synapomorphy-based and requires the members of the clade to lack the P5, the alisphenoid canal, and well-developed hind limbs<sup>1,23</sup>, a diagnosis not shared by *Sobrarbesiren*. Second, we consider that the current topology of the tree may change in the future, as a deeper split between Dugongidae and Trichechidae is plausible considering the available data. In this scenario, *Sobrarbesiren* will probably remain stable as a stem sirenian.

**Lifestyle.** *Sobrarbesiren* shows several characters proving that it retained some capacity for supporting its own weight on land. The anterior thoracic vertebrae have tall neural spines, indicating the presence of a nuchal



ligament that could support the head<sup>3,7</sup>. The long and rugose pubic symphysis of the innominate bone shows that there is a bony connection between the two pubes. This feature, together with the presence of a bony sacroiliac joint, is a prerequisite for supporting the body weight on land<sup>30</sup>, in contrast to the weak sacroiliac joint of protosirenids, which probably ruled out quadrupedal locomotion on land in favour of a pinniped-like motion<sup>27</sup>.

The presence of an unfused sacrum composed of at least two sacral vertebrae is a plesiomorphic state compared with the sacra of protosirenids and dugongids, which are composed of only one vertebra<sup>4</sup>. Nevertheless, the elongated and anteroposteriorly shortened transverse processes of the sacral vertebrae of *Sobrarbesiren* suggest an adaptation to an aquatic lifestyle, in contrast to the short transverse processes with anteroposteriorly expanded articular surfaces of *Pezosiren*, which are similar to those of land mammals<sup>3</sup>.

The large femoral acetabulum of the innominate bone shows a well-marked attachment area for the round ligament (Fig. 9b), indicating that the femoral head was strongly anchored in the acetabulum. This implies an active role of the femur in either walking or swimming (or both), which contrasts with the evidently vestigial function of this bone in more derived sirenians<sup>4</sup>. The distal crest observed on the fibula of *Sobrarbesiren* is probably the *processus lateralis fibulae* described in the quadrupedal proboscidean *Numidotherium koholense*<sup>31</sup>, to which the peroneal muscles were presumably attached. This may well be a plesiomorphic feature, and it is absent in the fibula cast (USNM 94810) of the protosirenid *Protosiren smithae*, the only other sirenian fibula known. Even though no autopodial elements from the hind limb have been identified, the presence of articulation structures of the knee such as the patellar articular surface of the femur (Fig. 9g), the preserved patella, and a well-formed fibula supports the presence of a complete hind limb with a mobile foot<sup>7</sup>.

*Sobrarbesiren* shows further adaptations to life in water, such as pachyosteosclerotic bones, an enlarged rostrum and retracted nares, together with an unfused sacrum, a rod-like ilium and relatively short femur and fibula. This combination of aquatic and terrestrial adaptations suggests an amphibious lifestyle, whereby *Sobrarbesiren* spent most of its time feeding in shallow waters but was capable of moving over land between water masses. This is congruent with the finding of a parautochthonous accumulation of bones from several individuals in an intertidal floodplain. *Sobrarbesiren* thus represents an intermediate stage in the evolution towards a fully aquatic life, between the amphibious quadrupedal prorastomids and the more aquatic quadrupedal protosirenids<sup>4</sup>. This contradicts our phylogenetic results, where Protosirenidae is constantly recovered as a sister taxon of *Sobrarbesiren* + Dugongidae. Further fossils and phylogenetic analyses are needed to test whether this represents a case of convergent evolution, where protosirenids and dugongids reduced their hind limbs independently during their adaptation to a fully aquatic lifestyle.

**Conclusions.** We describe a new stem sirenian species, *Sobrarbesiren cardieli*, from the early middle Eocene (Lutetian, SBZ15) of the southern Pyrenees. This is the first adequately known quadrupedal sirenian from the northeastern Atlantic coast (Bay of Biscay, Spain) and the oldest sirenian from western Europe. It is represented by three skulls, cervical, dorsal, lumbar, sacral and caudal vertebrae, complete anterior, middle and posterior ribs, four scapulae, two hemipelvises, and fore and hind limb bones. This large collection of skeletal elements in different ontogenetic stages constitutes the most complete sample of an early middle Eocene sirenian in the Old World. Our phylogenetic analyses place *Sobrarbesiren cardieli* most parsimoniously as the sister taxon of a paraphyletic Dugongidae, which gives rise to Trichechidae. *Sobrarbesiren* is the only Eurasian sirenian that preserves terrestrially-functional pelvic girdle and hind limb bones. These indicate an intermediate state of adaptation to the aquatic lifestyle between other groups of quadrupedal sirenians, (namely the plesiomorphic pelvis and hind limbs of prorastomids, versus the slightly more derived limbs of the protosirenids). A further study of the functional morphology of sirenian hind limbs may be one of the keys to understanding the first stages of adaptation to aquatic life by these marine mammals.

## Methods

**Specimens.** Fifty-six sirenian fossil bones were studied, including cranial and postcranial elements. The fossils were recovered in several field campaigns, using the usual methodology for macrovertebrate excavations. A metre-square grid system was applied and the spatial location of each element > 1 cm in maximum dimension was recorded on a graph. The fossils are housed in the Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (Aragón, Spain).

The total body length of *Sobrarbesiren* was estimated using Sarko *et al.*<sup>32</sup>'s equation 9, which uses skull condylobasal length as a proxy.

**Phylogenetic analysis.** To assess the phylogenetic position of *Sobrarbesiren cardieli* we included it in the most recently updated dataset for the group<sup>1</sup>. We also added seven Eocene sirenian taxa to this dataset, *Eotheroides lambdrano*, *Eotheroides sandersi*, *Eotheroides clavigerum*, *Prototherium veronense*, *Prototherium intermedium*, *Prototherium ausetanum* and *Libysiren sickenbergi*. *Eotheroides lambdrano* was coded based on Samonds *et al.*<sup>33</sup> and the examination of a high-quality cast housed in the USNM. *Eotheroides sandersi* and *Eotheroides clavigerum* were coded based on the descriptions by Zalmout and Gingerich<sup>25</sup>, and pictures of the specimens provided by Iyad S. Zalmout. *Libysiren* was coded based on descriptions in Domning *et al.*<sup>9</sup> and direct observations of the holotype. *Prototherium ausetanum*, *Prototherium veronense* and *Prototherium intermedium* were coded based on published descriptions and codifications of Balaguer y Alba<sup>17</sup>, Domning<sup>23</sup> and Sickenberg<sup>29</sup>.

The resulting dataset includes a total of 50 taxa, including 48 sirenians with the proboscidean *Phosphatherium esculliei* Gheerbrant *et al.*<sup>34</sup>, plus the multitaxic Elephantidae as the outgroup (Supplementary Information Data matrix 1). Following Springer *et al.*<sup>1</sup>, of the total of 74 parsimony-informative characters scored, characters 1, 6, 7, 16, 31, 36, 38, 44, 49, 50, 51, 60, 65, 67, 68, 70 and 71 were treated as additive (ordered) characters, whereas relative steps between states of characters 10, 27, and 47 are defined by step matrices. The name *Halitherium schinzii* was replaced by *Kaupitherium gruelli*, following Voss *et al.*<sup>35</sup>.

The dataset was analysed using the current version of TNT 1.5<sup>36</sup>. A heuristic search with 1000 replicates using Wagner trees as starting seeds, followed by branch swapping by tree-bisection-reconnection (TBR), holding ten trees per replicate, was conducted for each dataset. An additional round of TBR was performed, using the existing trees as starting trees, but this failed to recover any further trees. TNT does not support multiple outgroups but allows the re-rooting of trees after the search to a multiple-taxon outgroup by using the taxonomy option. This procedure was applied in order to resemble more closely the topology of the consensus shown by Springer *et al.*<sup>1</sup>. As advised by the documentation included with TNT, when using step matrices there is a possibility that re-rooting the trees to a taxonomic outgroup will influence the tree scores, but this was not the case for this dataset. Branch support was calculated using decay indexes with the script included in TNT, and 1000 replicates of bootstrap analysis. The resulting consensus recovers *Sobrabresiren cardieli* as sister taxon to a paraphyletic Dugongidae, which includes the family Trichechidae nested as the sister taxon of the clade including *Kaupitherium*, *Priscosiren*, *Caribosiren*, *Metaxytherium*, Hydrodamalinae and Dugonginae. To increase the resolution of the tree, *Eotheroides lambondrano*, known only by a partial skull and recovered as a wild card taxon, was a posteriori pruned from the consensus. The possible placements of *E. lambondrano* are shown by the stars in Fig. 11. The supplementary information attached to his manuscript includes a modified version of the matrix (Supplementary Information Data matrix 2). In this dataset, dummy parsimony-uninformative characters were added to the original dataset to alter the numbering sequence of the characters, as proposed by Domning<sup>23</sup>. This somewhat unorthodox numbering sequence has been kept in subsequent works for the purpose of consistency<sup>1,9,24</sup>. This modified matrix does produce the same exact results that the first dataset but simplifies the interpretation of the results on the light of previous work.

**Nomenclatural Acts.** The electronic edition of this article conforms to the requirements of the amended International Code of Zoological Nomenclature, and hence the new names contained herein are available under that Code from the electronic edition of this article. This published work and the nomenclatural acts it contains have been registered in ZooBank, the online registration system for the ICZN. The ZooBank LSIDs (Life Science Identifiers) can be resolved and the associated information viewed through any standard web browser by appending the LSID to the prefix “<http://zoobank.org/>”. The LSID for this publication is: urn:lsid:zoobank.org:pub:17F24394-9E02-4794-99E9-DB85817EE54B.

**Data Availability.** All data generated or analysed during this study are included in this published article and its supplementary information files. The TNT files are also available at MORPHOBANK <http://morphobank.org/permalink/?P2628>.

## References

- Springer, M. S. *et al.* Interordinal gene capture, the phylogenetic position of Steller's sea cow based on molecular and morphological data, and the macroevolutionary history of Sirenia. *Mol. Phylogenet. Evol.* **91**, 178–193 (2015).
- Savage, R. J. G., Domning, D. P. & Thewissen, J. G. M. Fossil Sirenia of the west Atlantic and Caribbean region. V. The most primitive known sirenian, *Prorastomus sirenooides* Owen, 1855. *J. Vertebr. Paleontol.* **14**, 427–449 (1994).
- Domning, D. P. The earliest known fully quadrupedal sirenian. *Nature* **413**, 625–627 (2001).
- Domning, D. P. The readaptation of Eocene sirenians to life in water. *Hist. Biol.* **14**, 115–119 (2000).
- Hautier, L. *et al.* First prorastomid sirenian from Senegal (Western Africa) and the Old World origin of sea cows. *J. Vertebr. Paleontol.* **32**, 1218–1222 (2012).
- Benoit, J. *et al.* Cranial remain from Tunisia provides new clues for the origin and evolution of Sirenia (Mammalia, Afrotheria) in Africa. *PLOS ONE* **8**, e54307 (2013).
- Domning, D. P. & Gingerich, P. D. *Protosiren smithae*, new species (Mammalia, Sirenia), from the late middle Eocene of Wadi Hitán, Egypt. *Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Mich.* **29**, 69–87 (1994).
- Bajpai, S., Domning, D. P., Das, D. P. & Mishra, V. P. A new middle Eocene sirenian (Mammalia, Protosirenidae) from India. *Neues Jahrb. für Geol. Paläontol. - Abh.* 257–267 <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2009/0252-0257> (2009).
- Domning, D. P., Heal, G. J. & Sorbi, S. *Libysiren sickenbergi*, gen. et sp. nov.: a new sirenian (Mammalia, Protosirenidae) from the middle Eocene of Libya. *J. Vertebr. Paleontol.* **37**, e1299158 (2017).
- Domning, D. P. Bibliography and index of the Sirenia and Desmostylia. *Smithson. Contrib. Paleobiology* **80**, 1–611 (1996).
- Hooijer, D. A. Fact and fiction in Hippopotamology (sampling the history of scientific error). *Osiris* **10**, 109–116 (1952).
- Kordos, L. Eocene sea cows (Sirenia, Mammalia) from Hungary. *Fragm. Palaeontol. Hung.* **20**, 43–48 (2002).
- Kretzoi, M. *Sirenavus hungaricus* n. g., n. sp., ein neuer Prorastomide aus dem Mitteleozän (Lutetium) von Felsőgalla in Ungarn. *Ann. Musei Natl. Hung. Pars Mineral. Geol. Palaeontol.* **34**, 146–156 (1941).
- Kordos, L. Major finds of scattered fossils in the Palaeovertebrate Collection of the Hungarian Geological Institute (Communication No. 4). *Annu. Rep. Geol. Inst. Hung.* **1977**, 313–326 (1979).
- Sagne, C. *Halitherium taulannense*, nouveau sirénien (Sirenia, Mammalia) de l'Éocène supérieur provenant du domaine Nord-Téthysien (Alpes-de-Haute-Provence, France). *Comptes Rendus Académie Sci. - Ser. IIA - Earth Planet. Sci.* **333**, 471–476 (2001).
- Pilleri, G., Biosca, J. & Via, L. *The Tertiary Sirenia of Catalonia*. (Brain Anatomy Institute, University of Berne, Ostermündingen, 1989).
- Balaguer, J. & Alba, D. M. A new dugong species (Sirenia, Dugongidae) from the Eocene of Catalonia (NE Iberian Peninsula). *Comptes Rendus Palevol* **15**, 489–500 (2016).
- Bizzotto, B. *Prototherium intermedium* n. sp. (Sirenia) dell'Eocene Superiore di Possagno e proposta di revisione sistematica del taxon *Eotheroides* Palmer, 1899. *Mem Ist Geol Miner. Univ Padova* **36**, 95–116 (1983).
- de Zigno, A. Sirenia fossili trovati nel Veneto. *Mem Ist Veneto SciLett* **18**, 427–456 (1875).
- Astibia, H. *et al.* New fossils of Sirenia from the middle Eocene of Navarre (Western Pyrenees): the oldest West European sea cow record. *Geol. Mag.* **147**, 665–673 (2010).
- Mochales, T. *et al.* Chronostratigraphy of the Boltaña anticline and the Ainsa Basin (southern Pyrenees). *GSA Bull.* **B30418**, 1, <https://doi.org/10.1130/B30418.1> (2012).
- Pliat, J.-C. Late Cretaceous to late Eocene palaeogeographic evolution of southwest Europe. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **36**, 263–320 (1981).
- Domning, D. P. A phylogenetic analysis of the Sirenia. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* **29**, 177–189 (1994).
- Vélez-Juarbe, J. & Domning, D. P. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean region. IX. *Metaxytherium albifontanum*, sp. nov. *J. Vertebr. Paleontol.* **34**, 444–464 (2014).

25. Zalmout, I. S. & Gingerich, P. D. Late Eocene seacows (Mammalia, Sirenia) from Wadi Al Hitan in the Western Desert of Fayum, Egypt. *Univ. Mich. Pap. Paleontol.* **37**, 1–158 (2012).
26. Gingerich, P., Domning, D., Blane, C. & Uhen, M. Cranial morphology of *Protosiren fraasi* (Mammalia, Sirenia) from the middle Eocene of Egypt. *Contrib. Mus. Paleont. Univ. Mich.* **29**, 41–67 (1994).
27. Domning, D. P., Zalmout, I. S. & Gingerich, P. D. Sirenia. in *Cenozoic Mammals of Africa* 147–160 (University of California Press, 2010).
28. Zalmout, I. S., Ul-haq, M. & Gingerich, P. D. New species of *Protosiren* (Mammalia, Sirenia) from the early middle Eocene of Balochistan (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* **31**, 79–87 (2003).
29. Sickenberg, O. Beiträge zur Kenntnis Tertiärer Sirenen. I. Die eozänen Sirenen des Mittelmeergebietes. II. Die Sirenen des Belgischen Tertiärs. *Mém. Mus. R. D'Histoire Nat. Belg.* **63**, 1–352 (1934).
30. Gingerich, P. D., Arif, M., Bhatti, M. A., Raza, H. A. & Raza, S. M. *Protosiren* and *Babiactetus* (Mammalia, Sirenia and Cetacea) from the middle Eocene Drazinda Formation, Sulaiman Range, Punjab (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* **29**, 331–357 (1995).
31. Court, N. Limb posture and gait in *Numidotherium koholense*, a primitive proboscidean from the Eocene of Algeria. *Zool. J. Linn. Soc.* **111**, 297–338 (1994).
32. Sarko, D. K., Domning, D. P., Marino, L. & Reep, R. L. Estimating body size of fossil sirenians. *Marine Mammal Science* **26**, 937–959 (2010).
33. Samonds, K. E. *et al.* *Eotheroides lambondrano*, new middle Eocene seacow (Mammalia, Sirenia) from the Mahajanga Basin, northwestern Madagascar. *J. Vertebr. Paleontol.* **29**, 1233–1243 (2009).
34. Gheerbrant, E., Sudre, J., Cappelletta, H. & Bignot, G. *Phosphatherium escuilliei* du Thanétien du Bassin des Ouled Abdoun (Maroc), plus ancien proboscideen (Mammalia) d'Afrique. *Geobios* **31**, 247–269 (1998).
35. Voss, M. & Hampe, O. Evidence for two sympatric sirenian species (Mammalia, Tethytheria) in the early Oligocene of Central Europe. *J. Paleontol.* **91**, 337–367 (2017).
36. Goloboff, P. A. & Catalano, S. A. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* **32**, 221–238 (2016).
37. Mochales, T., Pueyo, E. L., Casas, A. M., Barnolas, A. & Oliva-Urcia, B. Anisotropic magnetic susceptibility record of the kinematics of the Boltaña Anticline (Southern Pyrenees). *Geol. J.* **45**(5–6), 562–581 (2010).

## Acknowledgements

We thank D. Domning (Smithsonian Institution National Museum of Natural History, Washington D.C.), C. Sagne (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), P. Brewer (Natural History Museum, London), M. Gasparik (Magyar Természet Tudományi Museum, Budapest), L. Kordos and L. Makádi (Magyar Földtani és Geofizikai Intézet, Budapest) and T. Schossleitner (Museum für Naturkunde, Berlin) for access to comparative specimens, and especially D. Domning for his advice and comments during our stay in Washington D.C. We thank Iyad S. Zalmout for providing high resolution photographs of *Eotheroides clavigerum* and *Eotheroides sandersi*. We also thank M. Voss (Museum für Naturkunde Berlin) and L. Hautier (Museum of Zoology, University of Cambridge) for their comments in an early revision of the manuscript. We also thank the anonymous referees of *Scientific Reports* for their comments. Financial support was provided by the Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2013-47521-P and CGL2017-85038-P, MINECO/FEDER, UE), the Research Groups IT834-13, IT1004-16 Gobierno Vasco/Eusko Jaurlaritza, and PPG17/05 (Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea), the Geoparque de Sobrarbe, the European Regional Development Fund and the Government of Aragón ('DGA' and 'Grupos Consolidados'). E.D.B. received support from the SYNTHESYS project (HU-TAF-4793). M.M.A. is supported by the Fundação para a Ciência e a Tecnologia, Portugal (Grant Number SFRH/BPD/113130/2015). R. Silva and colleagues from Aragosaurus-IUCA provided assistance during fieldwork. A. Escapada allowed access to his land. Z. Herrera photographed the specimens and R. Glasgow edited the English.

## Author Contributions

A.B. and J.I.C. designed the research plan. E.D.B., A.B., M.M.A. and J.I.C. wrote the paper. E.D.B. performed the comparative and analytical work. E.D.B. and M.M.A. performed the phylogenetic analyses. All authors discussed and commented on the manuscript.

## Additional Information

**Supplementary information** accompanies this paper at <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23355-w>.

**Competing Interests:** The authors declare no competing interests.

**Publisher's note:** Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



**Open Access** This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons license, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons license and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this license, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

© The Author(s) 2018



1 **A dismantled *Eocnochelus* (Testudinata, Pleurodira) rookery**  
 2 **in an Eocene deltaic plain (Sobrarbe Fm, Lutetian, northern**  
 3 **Spain)**

4

5 Miguel Moreno-Azanza<sup>a,\*</sup>, Ester Díaz-Berenguer<sup>b</sup>, Roi Silva-Casal<sup>c</sup>, Adán Pérez-García<sup>d</sup>, Ainara  
 6 Badiola<sup>e</sup>, José Ignacio Canudo<sup>b</sup>

7

8 <sup>a</sup> Geobiotec, Dpto. de Ciências da Terra, Universidade Nova de Lisboa, 2829-526, Caparica,  
 9 Portugal. Espaço Nova Paleo, Museu de Lourinhã; mmazanza@fct.unl.pt.

10 <sup>b</sup> Grupo Aragosaurus-IUCA, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, 50009, Zaragoza,  
 11 Spain. Ester.berenguer@gmail.com; jicanudo@unizar.es

12 <sup>c</sup> Institut de Recerca Geomodels, Universitat de Barcelona, Spain. roi.silva.casal@gmail.com

13 <sup>d</sup> Grupo de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNED, 28040, Madrid, Spain.  
 14 [paleontologo@gmail.com](mailto:paleontologo@gmail.com)

15 <sup>e</sup> Dpto. Estratigrafía y Paleontología, Universidad del País Vasco (UPV/EHU), 48080, Bilbao, Spain.  
 16 [ainara.badiola@ehu.eus](mailto:ainara.badiola@ehu.eus)

17

18 **\*Corresponding author.** E-mail address: mmazanza@fct.unl.pt (M. Moreno-Azanza)

19

20 **Abstract:**

21 Pleurodiran turtles are nowadays restricted to warm continental waters in tropical  
 22 latitudes. Nevertheless, their Eocene ancestors were able to profit from the Palaeocene-Eocene  
 23 Thermal Maximum to greatly increase their geographical range to higher latitudes. Here we  
 24 describe an unusually high accumulation of tens of thousands of Testudoolithidae indet. eggshell  
 25 fragments attributable to pleurodiran turtles found in association with at least four individuals  
 26 of *Eocnochelus eremberti* (Pleurodira, Erymnochelyini) in an otherwise sirenian-dominated

27 macrovertebrate bonebed, Castejón de Sobrarbe 41 (CS-41). Analysis of the eggshell ultra- and  
 28 microstructure allows comparison with eggshells from both fossil and extant turtles. The  
 29 eggshells are highly recrystallized, having lost their original aragonite composition, but preserve  
 30 relics of their original aragonite radial ultrastructure as crystal phantoms. The barrel-shaped  
 31 shell units, which are taller than wide, with compactituberculate ornamentation and funnel-  
 32 shaped pore openings are shared with the Palaeocene ootaxon *Haininchelys curiosa*, whose  
 33 holotype and paratype have been lost. The CS-41 eggshells are also similar to the eggshell of the  
 34 Malagasy pleurodiran *Erymnochelys madagascariensis*, the closest living relative to  
 35 *Eocnochelus*, further supporting our attribution. Sedimentological and preliminary taphonomic  
 36 analysis of the assemblage supports the hypothesis that the Castejón de Sobrarbe-41 fossil site  
 37 was formed as the infilling of an abandoned tributary channel in the deltaic plain by an overbank  
 38 or debris-flow deposit associated with a storm event. This storm dismantled and transported a  
 39 rookery of *Eocnochelus eremberti*, an otherwise coastal turtle, which would have entered  
 40 inland streams to nest in the sand bars at the mouth of the Sobrarbe Deltaic Complex.

41 **Highlights:**

42 A mono-ootaxic assemblage of thousands of turtle eggshell fragments is described.

43 Associated with the first identified population of *Eocnochelus eremberti* (Pleurodira).

44 Found in the type locality of the sirenian *Sobrarbesiren cardieli* (Lutetian, Eocene).

45 The assemblage is found in an abandoned channel in the deltaic plain.

46 Eggs were laid in the sand bars of the delta mouth and were exhumated and  
 47 redeposited.

48

49 **Keywords:**

50 Eggshells, Testudoolithidae, eggshell taphonomy, Erymnochelyini, Palaeocene-Eocene  
 51 Thermal Maximum, Sobrarbe Deltaic Complex

52

53 **1. Introduction**

54 The Eocene is a period that saw important changes in the climate directly reflected in  
 55 the biota. Its lower boundary is defined by the Palaeocene-Eocene Thermal Maximum (PETM),  
 56 a warm period during which the tropical belts stretched to high latitudes, a phenomenon that

57 has been associated with the radiation and dispersion of many vertebrate groups (e.g. Bowen  
58 et al., 2002; Hooker, 1998; Gingerich, 2006; Solé and Smith, 2013). One of the groups that  
59 benefited from this climatic warming are the pleurodiran turtles, which are normally restricted  
60 to tropical latitudes but which profited from the warmer ocean and continental waters to  
61 expand their palaeogeographical distribution drastically (Pérez-García, 2016; Pérez-García et al.,  
62 2017). During the Upper Cretaceous, pleurodires were very diverse in southwestern Europe.  
63 These turtles were represented by several lineages that reached Europe diachronically,  
64 becoming the most abundant form of turtles in the Upper Cretaceous freshwater and coastal  
65 ecosystems of this continent (see Pérez-García, 2017, 2018). However, it is currently thought  
66 that they were completely absent in Europe during the Palaeocene, again reaching this  
67 continent at the beginning of the lower Eocene, favoured by the afore-mentioned increase in  
68 temperatures resulting from the PETM. Two lineages of Podocnemididae (a clade of pleurodiran  
69 turtles) are recognized in the Eocene record of Europe, represented by two genera exclusive to  
70 this continent, both of which include several species that range from the lower to the upper  
71 Eocene. These genera are the continental freshwater *Neochelys* and the coastal form  
72 *Eocnochelus*, adapted to life in brackish and shallow saltwater marine environments (see Pérez-  
73 García, 2017, and references therein).

74 The middle Eocene (Lutetian) fossil site of Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41) is a  
75 monodominant sirenian bonebed located in the southern Pyrenees (Ainsa Basin, Huesca  
76 province, Spain), Study site is protected but exact location information can be shared with  
77 qualified researchers upon request. CS-41 has been interpreted as the infilling of a tributary  
78 channel in the deltaic plain of the Sobrarbe Deltaic Complex (Díaz-Berenguer et al., 2018, 2019).  
79 Together with the abundant sirenian remains, fossils of turtles have been recovered. These  
80 include a complete carapace assigned to the Eocene pleurodiran turtle *Eocnochelus eremberti*  
81 (Broin, 1977), which is the only complete shell of the genus *Eocnochelus* known. This carapace  
82 increased the previously recognized palaeobiogeographical distribution of this species from the  
83 southern area of the North Sea to the Bay of Biscay (Pérez-García et al., 2019). In addition to  
84 macrofossil remains, abundant microfossils have been recovered in this fossil site. The  
85 microfossil assemblage includes chondrichthyan, osteichthyan, crocodylomorph, squamate and  
86 micromammal teeth, fish otoliths, invertebrates (gastropods and bivalves), plant remains and  
87 an anomalous concentration of eggshell fragments.

88 Here we describe the first confirmed testudine eggshells from the Eocene identified  
89 worldwide, and present detailed descriptions of their structure and taphonomic aspects. We  
90 also discuss the unusually high concentration of eggshell fragments, all attributable to a single



91 ootaxon and found in association with turtle skeletal remains, the first known concentration of  
92 several individuals of *Eocenocheilus* being identified. In this paper we undertake a precise  
93 assessment of the sedimentology of the assemblage and the surrounding environment,  
94 concluding that the eggshell assemblage of CS-41 was the result of an event that dismantled an  
95 *Eocenocheilus* rookery located in sandy deposits within the delta mouth and plain.

## 96 2. Geological setting

97 The palaeontological site studied in this work, Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41), is  
98 located in the Spanish South Pyrenean Zone in the Ainsa Basin (Fig 1A,B). This basin represents  
99 the easternmost sector of the Jaca-Pamplona Basin, being located in the transition zone with  
100 the Tremp-Graus Basin (Barnolas and Pujalte, 2004).

101 During the middle Eocene, the South Pyrenean Zone was a narrow gulf opened to the  
102 Atlantic Ocean. The compartmentalization of the previously continuous South Pyrenean Basin  
103 began in the late Ypresian with the southwards transport and the continentalization of the piggy-  
104 back Tremp-Graus Basin, dividing the South Pyrenean Basin into the Jaca-Pamplona Basin to the  
105 west and the Eastern South Pyrenean Basin to the east (Barnolas and Gil-Peña, 2001). Lutetian  
106 sedimentation in this area evolved from a deep submarine fan and slope deposits (San Vicente  
107 Fm., Lunsen, 1970) to a shallow marine environment in the middle Lutetian (Sobrarbe Fm., de  
108 Federico, 1981), followed by a continentalization of the area during the late Lutetian (Bentham  
109 and Burbank, 1996; Bentham, 1992; Escanilla Fm., Garrido Mejias, 1968). Due to the  
110 interfingering and genetic relations of these units, Dreyer et al. (1999) included the upper part  
111 of the San Vicente Fm., the Sobrarbe Fm. and the lower to middle part of the Mondot Member  
112 of the Escanilla Fm. in the Sobrarbe Deltaic Complex.

113 The Sobrarbe Delta has been described as fluvial-influenced (Dreyer et al., 1999; Ubeid,  
114 2008). In the middle Eocene, the Ainsa Basin was located at a latitude similar to the present day  
115 (Advokaat et al., 2014; Rosenbaum et al., 2002). Nevertheless, due to the globally warm Eocene  
116 temperatures the Sobrarbe Delta was influenced by a subtropical climate, frequently affected  
117 by storm events (Hall, 1997; Ubeid, 2008).

118

## 119 3. Materials and methods

### 120 3.1. Microfossil sampling

121 Rock from the CS-41 site was sampled during the digging of the macrovertebrate  
122 assemblage, in order both to recover fractured and small macrovertebrate bones and to gather  
123 microfossil remains such as small-vertebrate, invertebrate and plant remains. The digging  
124 procedure was to collect one out of every two sacks of rock refuse (~12 kg) for a total of 300 to  
125 400 kg of bulk dry rock per season. The digging site was divided into a grid 1 m by 1 m, and each  
126 sample was labelled with both the grid number and the date. As the level is regarded as a single  
127 event accumulation (Díaz-Berenguer et al., 2018), no differences in the z coordinate were  
128 considered. Exceptions to this procedure included samples collected around exceptional  
129 specimens, such as the skulls and hipbones of sirenians, and articulated remains, where all the  
130 refuse was collected and its exact coordinates recorded. Discarded refuse was saved in two  
131 dump piles close to the digging site, where it could be retrieved if needed for future analysis.

132 The samples were left to dry in the sacks for at least one week and then soaked in water  
133 with a small amount of peroxide (less than 5%). Afterwards, the samples were screen-washed  
134 with sieves of descending mesh size (2, 1 and 0.5 mm). The resulting concentrates were then  
135 picked through under a binocular lens. Approximately 600 kg of rock have been processed over  
136 the last 10 years. The CS-41 site is very rich in microfossil remains, especially teeth, fish otoliths  
137 and eggshells.

138 In the present work, in order to assess the relative abundance of each fossil type in CS-  
139 41, a sample of 21 kg of rock was selected, washed with the standard procedure, and carefully  
140 picked through, counting all the remains. The outcome of the picking procedure is detailed in  
141 the Results section and in Table 1.

### 142 3.2. Eggshell analysis

143 The eggshell fragments were sorted under a binocular microscope. Two groups of  
144 eggshells were recognized: those with compactituberculate ornamentation and those with  
145 apparently flat outer surfaces (see description below). Selected fragments were embedded in  
146 epoxy resin and prepared in 20- $\mu$ m thin sections in radial view. The thin sections were examined  
147 and photographed with an Olympus AX-70 petrographic microscope equipped with an Olympus  
148 E-330 digital camera, housed in the "Servicio de Microscopía Óptica e Imagen" of the University  
149 of Zaragoza. Over a hundred fragments were mounted for scanning electron microscopy (SEM),

150 gold-coated and examined in a JEOL 6400 SEM housed in the “Servicio de Microscopía  
151 Electrónica de Materiales” of the University of Zaragoza.

152 A single thin section was chosen for electron backscatter diffraction after examination  
153 under the petrographic microscope. This sample was carefully polished with diamond, alumina  
154 and colloidal silica to achieve a flat acquisition surface. The sample was then carbon-coated and  
155 examined with a Carl Zeiss MERLIN™ FE-SEM, equipped with an Oxford EDS INCA 350 detector  
156 and an EBSD detector. Kikuchi lines were captured and indexed using AZtec software (Oxford  
157 Instruments) with a step size of 1.50  $\mu\text{m}$ . Wild spikes were removed, and zero solutions were  
158 extrapolated using Channel5, up to six neighbours. The analysis setting was as follows:  
159 accelerating voltage 15.0 kV, working distance 20.0 mm, and tilting of the specimen 70 degrees.  
160 Maps were constructed to present the data, including all-Euler misorientation maps showing  
161 the relative misorientation between domains, inverse pole figure (IPF) maps showing the  
162 orientation of the c-axis of the carbonate crystals, and grain boundary maps ( $5^\circ$ – $10^\circ$ ,  $10^\circ$ – $20^\circ$   
163 and  $> 20^\circ$  degrees of disorientation), following Choi et al. (2018).

164 All materials were collected under the local regulations and are housed in the Museo de  
165 Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (MPZ, Canudo et al., 2018).

## 166 4. Results

### 167 4.1. Sedimentology and sedimentary environment

168

169 The sedimentological interpretation of the CS-41 site is based on the stratigraphic  
170 section in Figure 1B, located in the upper part of the Sobrarbe Fm. This section is composed of  
171 a 50 m alternation of sandstones and marls, lutites and siltites, showing an overall fining-upward  
172 succession.

#### 173 **Description**

174 The stratigraphic section of Castejón de Sobrarbe is divided into three intervals  
175 according to the predominant facies (Fig. 1C). Over a non-accessible tree meter bed of marls,  
176 the Coarse-grained sandstones, interbedded with blue marls, characterize the lower interval  
177 (metres 3 to 12). These sandstone bodies typically exhibit trough cross-stratification, although  
178 at the base of the interval a single bed of sigmoidal cross-stratification is observed. Bioturbation  
179 is absent at the base of this interval, and common in the upper part (vertical burrows). The body

180 fossils are restricted to one level with complete oyster shells in a poorly sorted  
181 microconglomerate.

182           The middle interval (metres 12 to 21) is composed of bluish-grey marls and coarse-  
183 grained cross-stratified sandstones and limes. The bluish-grey marls, partially covered, dominate  
184 the lower part. These marls pass upwards to bioturbated siltstones, which exhibit well-  
185 developed lamination at the top. The upper part is composed of coarse-grained cross-stratified  
186 sandstones. This sandstone body is laterally discontinuous, and a lateral thinning is observed,  
187 from three to one metre. Bioturbation is ubiquitous, consisting of vertical, horizontal and U-  
188 shaped burrows. At the base and the top of this sandstone body, abundant macrofossils are  
189 observed, including echinoids, oysters and other bivalve remains. Scarce isolated vertebrate  
190 remains can be found at the top.

191           The upper interval (metres 21 to 49) is characterized by fine-grained facies, with a  
192 dominance of silty marls interbedded with fine and medium coarse-grained sandstones. The  
193 brown silty marls range from partially laminated and structureless to mottled with occasional  
194 root bioturbation. Among the coarser facies, two types are observed: medium-grained  
195 sandstones and very fine sandstones to siltstones. The medium-coarse-grained sandstones are  
196 arranged in metre-thick beds and exhibit cross-stratification, although these structures may be  
197 obliterated by bioturbation. Other structures observed in these facies correspond to wavy  
198 bedding. The thinner sandstone facies correspond to very fine-grained sandstone to siltstones,  
199 with parallel lamination and occasional cross- or ripple lamination. They occur as sandstone  
200 bodies of less than a metre scale, with low bioturbation. In the upper part of the interval,  
201 desiccation cracks can be observed at the top of these fine-grained sandstone beds.

202           The CS-41 site is located at the top of the upper interval, one metre below the end of  
203 the mud-crack-bearing facies. The fossils are found in an eighty-centimetre-thick level of mostly  
204 massive brown marly silts, directly overlying a well-laminated, very fine sandstone. The fossil  
205 assemblage is restricted to an accumulation one metre wide and over six metres long, with an  
206 irregular pseudo-canaliform base (Supplementary information S1). The bottom part of the  
207 deposit shows small irregular sets of cross stratification, perpendicular to the channel main  
208 direction, and overlaid by millimetric to centimetric laminae of coal. This level is overlaid by a  
209 poorly sorted bone accumulation, which includes both macro and microfossil remains, and  
210 scarce soft-sediment clasts. Laterally, the bone-bearing level passes to poorly laminated  
211 brownish silty marls with scarce fossils.

212           **Interpretation**

213           The overall sequence observed in the Castejón de Sobrarbe section corresponds to a  
214 deltaic environment. The fining-upwards sequence observed in this section evidences the  
215 transition from a high-energy environment in delta front environments to a low-energy setting  
216 in the delta plain.

217           The lower interval corresponds to a mouth-bar complex in a delta front environment.  
218 The abundance of coarse-grained deposits evidences deposition in a high-energy environment.  
219 Individual sandstone bodies with positive gradation in this interval have been interpreted as  
220 mass-flow deposits, of a flood-related origin (Mutti et al., 1996, 2000; Ubeid, 2008). The  
221 presence of sigmoidal cross-stratification can be regarded as a lateral accretion in a channel  
222 mouth (Ubeid, 2008). The sandstone body comprised by the lower interval can be followed  
223 several hundred metres on the field. The occurrence of these sandstones interbedded with grey  
224 marls, the presence of marine fossils, and the sequence itself (the structureless sandstones with  
225 marine fauna located underneath the section described) justify the definition of this interval as  
226 a mouth-bar complex (Dreyer et al., 1999; Ubeid, 2008).

227           The middle interval represents the transition from the delta front to a quieter  
228 environment in the delta plain. The bluish-grey marls in the lower part of this interval represent  
229 an interdistributary bay. The dark colour of these marls evidences a poorly drained environment  
230 in a subtidal to intertidal environment. The sandstone body above represents a distributary  
231 channel. This interpretation is based on the shape of this body (thinning laterally from three to  
232 only one metres, most probably discontinuously), and the presence of marine fossils at the base  
233 and on top of these sandstones.

234           The upper interval represents a delta plain facies association. The predominant brown  
235 salty marls were deposited in a moderately drained overbank environment. The medium-  
236 grained sandstones have been interpreted as intertidal distributary channels, due to the  
237 presence of tidal sedimentary structures (wavy lamination) and bioclasts. The fine-grained,  
238 laminated sandstones to siltstones, on the other hand, are interpreted as crevasse-splay  
239 deposits. A similar facies association has been described by Dreyer et al. (1999) and Ubeid (2008)  
240 across several other sections of the Sobrarbe Deltaic Complex. The CS-41 fossil site was  
241 deposited in the context of this delta plain facies.

242

## 243 4.2. Biostratinomy of the CS-41 vertebrate fossil assemblage

244 The CS-41 macrofossil assemblage is a monodominant sirenian bonebed. A total of 703  
 245 macrovertebrate fossils have been recovered, the most abundant elements of the fossil  
 246 assemblage belonging to sirenians, followed by turtles and scarce crocodylomorph teeth and  
 247 bones (Díaz-Berenguer et al., 2018). The fossils are complete and well preserved, although some  
 248 are fractured due to lithostatic compression and recent plant bioturbation. The bone remains  
 249 are poorly sorted, though the long bones do not exhibit a preferred orientation, and  
 250 disarticulated, with the exception of one almost complete and several partial turtle carapaces  
 251 belonging to the pleurodiran *Eocnochelus*. Furthermore, the physicochemical weathering is  
 252 insignificant, suggesting a short period of subaerial or subaquatic exposure before burial  
 253 (Behresmeyer, 1975; Boessenecker et al., 2014 and references within). In contrast, cryptodiran  
 254 turtle remains are scarce and are disarticulated and fragmented (Supplementary information S1  
 255 and S2; see Discussion).

256 The study of the spatial bone distribution (Supplementary information S1) shows a  
 257 concentration in an area one metre wide by at least six metres long, with a north-northeast to  
 258 south-southwest direction, bending gently towards the east. Indeterminate bivalve shells and  
 259 wood fragments are also present in the assemblage.

260 The CS-41 microfossil assemblage is composed of disarticulated remains of  
 261 osteichthyans, chondrichthyans, squamates, eusuchian crocodylomorphs, micromammals,  
 262 vertebrate eggshell fragments, gastropods, bivalves and plant remains (Díaz-Berenguer et al.,  
 263 2018). A subsample of 21 kg provided a total of 10,841 microfossil remains (Fig. 1C, Table 1). Of  
 264 these, 6,777 were eggshell fragments, the equivalent of 322.7 eggshells per kilogram of  
 265 processed rock. Eggshells represent 63% of the total microfossils recovered in the sample (Fig.  
 266 1C), followed by 35% corresponding to other vertebrate remains including complete and  
 267 fragmented bones and teeth. Invertebrates (gastropods, bivalves and indeterminate mollusc  
 268 fragments), foraminifera and plant remains (wood fragments) represent only 2% of the total.

269

## 270 4.3. Systematic Palaeontology

271 Oofamily Testudoolithidae Hirsch, 1996

272 Oogenus and oospecies indet.

273 Figures 2 and 3

274           **Description**275           *Secondary electrons*

276           Eggshell fragments from CS-41 are among the most common microfossils in the  
277 assemblage (see Table 1). The fragments are small to very small, most of them less than 2 mm  
278 in their longer axis, and they are caramel brown in colour. Fragment preservation is highly  
279 variable, ranging from pristine eggshells (e.g. Fig. 2A, D) to fragments with clear signs of abrasion  
280 (e.g. Fig. 2E). The eggshells are thin (ranging from 210  $\mu\text{m}$  to 395  $\mu\text{m}$ ; 283  $\mu\text{m}$  mean thickness,  
281 SD: 38  $\mu\text{m}$ ; n=66) and single-layered, formed by strongly interlocking barrel-shaped shell units,  
282 with a height-to-width ratio of 1.6/1 to 2.4/1.

283           Secondary electron images of radial sections show different degrees of preservation of  
284 the original aragonite radial ultrastructure. Some eggshell fragments, such as CS41\_03\_02 (Fig.  
285 2A), show phantoms of the acicular crystals radiating from the cratered bases of the shell units  
286 to the external surface, whereas in most fragments, such as CS41\_03\_01 and CS41\_03\_04 (Fig.  
287 2B, C), the radial ultrastructure has been completely obliterated, and calcite pseudo-  
288 rhombohedra of up to 50  $\mu\text{m}$  have replaced the original aragonite. Large (5-15  $\mu\text{m}$ ) pits,  
289 resembling vesicles, are present throughout the eggshell section, but are very variable in size  
290 and distribution among the different eggshell fragments, suggesting that they are secondary  
291 structures caused by the change in volume of the carbonate crystals during recrystallization. The  
292 pore channels are straight and funnel-shaped, with a minimum width of 35  $\mu\text{m}$  in the middle  
293 section of the pore, and up to 80  $\mu\text{m}$  at the pore opening at the external surface.

294           The external surface of the eggshell displays very gentle compactituberculate  
295 ornamentation, as a result of the barrel shape of the shell units. Most nodes are subcircular, but  
296 oval nodes are also present. The nodes appear clustered in groups of two to over 10, delimited  
297 by the pore openings situated in the spaces between the shell units. These clusters of nodes are  
298 the expression in the external surface of the interlocking shell units and seem to occur randomly  
299 throughout the eggshell. As a result, small shallow valleys appear between non-interlocking shell  
300 units, giving the external surface a wormy aspect. Pore openings occur either isolated or within  
301 these valleys, suggesting that their distribution is independent of the shell unit configuration.  
302 Some eggshell fragments present relatively smooth outer surfaces, where the nodes are less  
303 marked (Fig. 2B). This is the result of two independent taphonomic alterations: the smoothing  
304 of the eggshell by abrasion (Fig. 2B) or the presence of an outer layer of diagenetic calcite  
305 masking the ornamentation (Fig. 3D).



306 In the inner surface, the bases of the shell units are tightly abutted, leaving only minor  
307 interstices between shell units other than the pore openings. All the inner surfaces examined  
308 present cratered bases, with relatively large exposed organic core sites (=primary spherites 65  
309  $\mu\text{m}$  in diameter,  $SD=18$ ,  $N=20$ ). This has been interpreted as related with hatched eggs but could  
310 also be the result of abrasion during transport (Bravo et al., 2003; Oser and Jackson, 2014). The  
311 tight packing of the shell units is evidenced by the abundance of suboval shell units, which have  
312 been squeezed between their neighbours (Fig. 2E, G). Some of the shell units are so tightly  
313 interlocked that the boundaries between adjacent units are highly reduced, resembling “twin”  
314 primary spherites (Fig. 2H). Nevertheless, a double boundary of crystals is always present, even  
315 in the most tightly packed craters.

#### 316 4.4. Petrographic microscope

317 In thin section, the eggshells also show the typical barrel shape of the shell units. A fine  
318 radial texture can be observed in parallel polarized light, showing the relics of the original  
319 aragonite radial ultrastructure. The funnel shape of the pore openings can be observed in Fig.  
320 3A. Some shell units preserve the organic cores whereas most of them have been eroded  
321 together with the bases of the shell units. In cross-polarized light the recrystallized condition of  
322 the eggshells is highlighted. Large sub-euhedral calcite crystals have completely replaced the  
323 original aragonite radial crystals, with some shell units being formed by as many as two large  
324 crystals, and some crystals crossing shell unit boundaries (Fig. 3C). The large size of the crystals,  
325 together with the presence of acicular crystal phantoms, suggests an extremely slow  
326 recrystallization process. Nevertheless, other eggshell fragments show smaller calcite crystals  
327 obliterating the eggshell structure (Fig. 3B), suggesting that the speed of the recrystallization  
328 was not homogeneous in the assemblage.

#### 329 4.5. Electron Backscattered Diffraction (EBSD)

330 Phase maps elaborated for calcite (-3m) and aragonite (Pm $\bar{c}$ n) show that only small relics  
331 of the original composition are preserved (red areas in Fig. 3E). The largest of these areas has  
332 only 10 pixels (7.5 x 4.5 microns) and is close to a pit in the section surface, so it cannot be ruled  
333 out that these areas are just indexing artefacts. Relics of aragonite in fossil ghosts have been  
334 previously detected with EBSD (Balthasar et al., 2011), but the proportion of preserved aragonite  
335 was much more significant, suggesting that the original eggshell composition has been  
336 completely lost in the Castejon de Sobrarbe-41 eggshells. This is supported by inverse pole figure  
337 orientation maps (Fig. 3F), which show a strong realignment of the c axes of the calcite grains at

338 an angle of 60° with the dominant eggshell growth direction. Most of the eggshell shows large  
339 calcite grains (up to 120 µm) with high-angle (>20°) misorientation boundaries between  
340 neighbours (Fig 3G). All the above is coherent with the single, slow recrystallization of the  
341 original metastable aragonite composition to a more stable low-magnesium calcite composition.

#### 342 4.6. Comparison

343 Eggshells from the CS-41 site can be attributed to Testudinata on the basis of their  
344 subcylindrical shell units with a radial ultrastructure, originally composed of aragonite, now fully  
345 replaced by more stable calcite. The spherurigidis morphotype and the tightly abutting shell  
346 units are diagnostic of the oofamily Testudoolithidae. Four oogenera have been described within  
347 this oofamily: *Testudoolithus* Hirsch, 1996; *Chelonoolithus* Kohring, 1998; *Emydoolithus* Wang et  
348 al 2013; and *Haininchelys* Schleich et al. 1988. The diagnosis of all four oogenera is problematic,  
349 as there is a high degree of overlap in the characters used (see Lawver and Jackson, 2014 for  
350 updated details on the diagnoses). The CS-41 eggshells are thicker than those of *Chelonoolithus*  
351 (Kohring, 1998), which also show relatively wide shell units, with an aspect ratio of 1:1. They are  
352 thicker than those of *Emydoolithus* and of most oospecies and specimens referred to the  
353 oogenus *Testudoolithus*, but fall within the diagnosis of the type oospecies *Testudoolithus*  
354 *rigidus* from the Miocene of the USA, with a shell unit height-to-width ratio of about 2:1, an  
355 eggshell thickness of 0.22 to 0.24 mm, and spheroidal eggs of 42 mm by 47 mm (Hirsch, 1996).  
356 Nevertheless, they differ in the funnel-shaped pore openings and compactituberculate outer  
357 surface ornamentation seen in the Eocene eggshells. The current whereabouts of the type  
358 material of *Haininchelys curiosa* is unknown. Thus, the only comparisons and discussions  
359 currently possible are based on the photographed materials published by Schleich et al. (1988).  
360 The CS-41 eggshells are indeed comparable with this Palaeocene ootaxon, sharing a similar  
361 eggshell thickness and shell unit h/w ratio. Despite not being included in the original diagnosis  
362 of *Haininchelys curiosa*, moreover, CS-41 shares with the Belgian eggshells the funnel-shaped  
363 pores and compactituberculate ornamentation. Differences observed include the relatively  
364 large primary spherites of the Spanish eggshells (20 to 40 µm versus 60 µm), although it must  
365 be noted that this measure was acquired at the cratered bases of the mammillae and may be  
366 exaggerated by both biological and geological erosion. Nevertheless, we refrain from ascribing  
367 the Testudoolithidae eggshells from Castejón de Sobrarbe-41 to the oogenus *Haininchelys* for  
368 two main reasons: 1) the unavailability of the type materials of *Haininchelys*, which precludes  
369 direct comparison of the specimens; and 2) the advanced recrystallization observed in the  
370 Spanish specimens, which, while allowing the preservation of the most diagnostic characters,  
371 prevents detailed description of the eggshell ultrastructure.

372           Schleich et al. (1988) compared *Haininchelys* with eggs of the extant pleurodiran turtle  
373 *Emydura subglobosa* (Krefft 1876), which shares the funnel-shaped pore openings and the  
374 nodose ornamentation of the outer surface, while also presenting other characters such as  
375 multiple twinned primary spherites. They thus suggested that *Haininchelys curiosa* was laid by  
376 pleurodiran turtles. Winkler (2006) studied the phylogenetic distribution of the eggshell  
377 characters in pleurodires and proved that the turtle egg was highly homoplastic, with characters  
378 such as egg shape, surface ornamentation and shell unit shape recognized as highly variable  
379 within different clades. Winkler (2006) also reported that the shape and distribution of the pore  
380 openings, together with the interstice dimensions between shell units, were the only characters  
381 that recovered real clades. Thus, outer surface ornamentation is observed both in cryptodiran  
382 (e.g. *Chelydra serpentina*; Packard, 1980, fig. 3; *Sternotherus minor*; Packard et al., 1984, fig. 1B)  
383 and pleurodiran turtles (e.g. *Erymnochelys madagascariensis*; Winkler, 2006, fig. 1B). It is  
384 important to note that, despite having compactituberculate ornamentation, most cryptodiran  
385 turtles show straight pore channels without a variable section, and the pleurodiran  
386 *Erymnochelys madagascariensis* (i.e. the only extant representative of Erymnochelyini, the clade  
387 to which *Eocnochelus* belongs) is the only extant turtle for which funnel-shaped pore channels  
388 have been described. Thus, the information currently available allows us to identify the CS-41  
389 eggshells as belonging to a pleurodiran turtle, probably related to the genus *Erymnochelys*.

## 390 5. Discussion

### 391 5.1. The Eocene record of turtle eggshells

392           The eggshells here described represent the first report of Testudinata eggshells from the  
393 Eocene anywhere in the world. This surprising fact may be considered insignificant, however, as  
394 turtles are common components of fossil assemblages at least from the Late Jurassic, the clade  
395 being known since the Late Triassic (Li et al., 2018), and turtle hard eggshells are known from  
396 almost every period, from the Lower Jurassic to the present (Buckman, 1860; see Lawver and  
397 Jackson, 2014 for a detailed revision of the fossil record of turtle reproduction). In general, few  
398 instances of Eocene fossil eggshells are known, including crocodylomorph and avian eggs  
399 (Hirsch, 1985; Jackson et al., 2013 and references within).

400           Most probably, the scarcity of the record is due to a sampling bias. It is true that eggs,  
401 clutches and nests are rare fossils for most of the Mesozoic, with a few exceptions probably  
402 related to large-scale colonial nesting (Chiappe et al., 1998; Vila et al., 2010). Even so, eggshell  
403 fragments can be found in most continental environments when systematic screen washing is

404 undertaken, even in areas or facies where eggs are unknown (Buscalioni et al., 2008; Gasca et  
405 al., 2012; Núñez-Lahuerta et al., 2019). Further systematic sampling of Eocene outcrops is  
406 required before ascribing biological or ecological significance to the absence of oological  
407 remains in this period.

## 408 5.2. Taxonomic affinities of CS-41 eggshells

409 All the eggshells recovered in Castejón de Sobrarbe-41 can be referred to a single  
410 ootaxon. The unusual abundance of eggshell fragments suggests that the assemblage was  
411 formed by the washing up of a turtle rookery in the proximity of the assemblage. In the absence  
412 of embryos or gravid specimens, it is difficult to be confident in attributing an ootaxon to an egg  
413 layer, although, following Mikhailov et al. (1996), inferences with different degrees of  
414 confidence can be based on the eggshell morphology and the fossil record of the Sobrarbe  
415 Formation.

416 The ultrastructure and the original aragonitic composition inferred for the eggshell allow  
417 the taxonomic assignment to be narrowed down to Testudinata, and the morphology of the  
418 shell units, the outer surface ornamentation and the pore channels are more compatible with a  
419 member of Pleurodira than of Cryptodira. In the Sobrarbe Formation, five turtle taxa have been  
420 reported, including three cryptodires (an indeterminate testudinid, a trionychid and a  
421 carettochelyid: Pérez-García et al., 2013) and two pleurodires (*Neochelys* cf. *salmanticensis* and  
422 *Eocnochelus eremberti*; Pérez-García et al., 2013, 2019). To date, a single turtle remain from  
423 the Castejón de Sobrarbe-41 site has been studied. This corresponds to an almost complete  
424 shell, representing the only relatively complete shell of *Eocnochelus* so far known (Pérez-García  
425 et al., 2019). It was attributed to the type species, *Eocnochelus eremberti*, previously only  
426 known in the Franco-Belgian Basin (Pérez-García and Smith, 2017). The recent preparation and  
427 study of the other turtle remains found in this site allow us to recognize here that the turtle  
428 assemblage of CS-41 is dominated by a single taxon, *Eocnochelus eremberti*. In fact, this is the  
429 only palaeontological region where more than a single specimen of *Eocnochelus* can currently  
430 be identified: so far, all other identifications of this taxon in European lower, middle and upper  
431 Eocene levels have corresponded to isolated findings. Thus, although findings of accumulations  
432 of freshwater turtle remains are relatively common (for example, those of the European Eocene  
433 pleurodire *Neochelys*), the concentration of remains of a coastal form is generally much scarcer  
434 in the fossil record (Pérez-García and Smith, 2017). At least four individuals belonging to  
435 *Eocnochelus eremberti* are recognized here as present in CS-41 from the study of articulated  
436 and partial shells (see Fig. 4). These can be attributed to Pleurodira on the basis, among other

437 things, of the presence of a pair of lateral mesoplastra, scars for sutured contacts of the pelvis  
438 with the shell, and the presence of a single intergular scute. They are recognized as members of  
439 Erymnochelyini, differing from the other European podocnemidids (i.e. *Neochelys*) by characters  
440 such as their sub-rounded anterior plastral lobe and especially the medial contact of the gular  
441 scutes, which represents a synapomorphy of this lineage. The presence of the posterior plastral  
442 lobe that is narrower than the anterior (Fig. 4C-D); the absence of well-developed gular  
443 protrusions (Fig. 4B-C); the relatively long intergular, reaching the anterior margin of the  
444 entoplastron or overlying the most anterior region of this plate (Fig. 4B-C); and the very short  
445 dorsal expansion of the plastral scutes, allow the new remains studied here to be attributed to  
446 the genus *Eocenocheilus*, as was the case with the complete shell MPZ 2019/263 (Fig. 4A) (Pérez-  
447 García et al., 2019). Some of these new remains are as large as those known for some specimens  
448 of *Eocenocheilus eremberti*, this species being larger than the other representatives of this genus  
449 so far identified. In addition, they show a character exclusive to *Eocenocheilus eremberti*: the  
450 anterior margin of the intergular narrower than that of each gular; Fig. 4 B-C) (Pérez-García and  
451 Smith, 2017).

452 In addition to these articulated specimens, numerous isolated plates probably  
453 attributable to this species, as well as well-preserved appendicular elements that are also  
454 compatible with it, demonstrate the abundance of this form and its good preservation. By  
455 contrast, only scarce indeterminate plates attributable to an ornamented member of Cryptodira  
456 (either a trionychid or a carettochelyid), disarticulated and fragmented in the biostratigraphic  
457 stage, have been found (Supplementary information S2). The accumulation of abundant well-  
458 preserved remains (without significant weathering and without abrasion) of the coastal turtle  
459 *Eocenocheilus* thus implies that its remains did not undergo significant transport, and that they  
460 were buried relatively quickly, in contrast to the cryptodires.

461 Finally, as mentioned above, the eggshell structure of the turtle eggshells from CS-41 is  
462 more similar to the eggshell of *Erymnochelys madagascariensis* than to that of any extinct or  
463 extant taxon described so far; this form is closely related with *Eocenocheilus eremberti*,  
464 corresponding to the only extant representative of the tribe to which they belong (i.e.  
465 Erymnochelyini). Thus, this evidence further supports the attribution of the CS-41 eggshells to  
466 the genus *Eocenocheilus*.

### 467 5.3. Genesis of the eggshell accumulation in CS-41

468 The CS-41 fossil site has been interpreted as the infilling of an abandoned distributary  
469 channel during a single energetic episode, where all the remains dispersed over the delta plain

470 were trapped (Fig. 5; Diaz-Berenguer et al., 2018). Such an environment receives sediment  
471 inputs from supratidal, intertidal and subtidal sources, as well as continental fluvial inputs. The  
472 fossil assemblage reflects these mixed inputs, including parautochthonous subtidal to intertidal  
473 elements (sirenians, *Eocnochelus* carapaces), parautochthonous supratidal remains (i.e.  
474 *Eocnochelus* eggshells) and allochthonous continental elements (i.e. isolated cryptodiran  
475 plates).

476 Of the microscopic fossil remains, turtle eggshells are the most abundant element  
477 recovered, with 322.7 eggshells per kilogram of sediment. This greatly surpasses the number of  
478 eggshell fragments recovered per kilogram of sediment in other similarly sampled localities  
479 formed by the attrition or active transport and accumulation of eggshells (see Table 2). This  
480 unusual accumulation can be explained either by a biological or physical process that favours  
481 the accumulation of eggshell fragments, or by the site's proximity to the source area of the  
482 fragments, namely a turtle rookery. The absence of complete eggs or large eggshells, and the  
483 depositional environment of the CS-41 fossil site are not congruent with a nesting ground.  
484 Furthermore, the degree of abrasion present in eggshell fragments has been used to identify  
485 transported eggshells (Oser and Jackson, 2014). Eggshells from the CS-41 fossil site are a mixture  
486 of unabraded (Fig. 2A, D) and abraded eggshells (Fig. 2B, E), although most fragments preserve  
487 a quadrangular morphology. This preservation suggests a certain degree of transport.  
488 Nevertheless, the large quantity of fragments and the lack of evidence of a sedimentological or  
489 biological accumulation agent (e.g. the lack of grain sorting or predation marks) suggest that the  
490 distance from the source area was limited. Furthermore, the lack of evidence of bioerosion in  
491 the eggshell fragments further narrows down the time span during which the eggshells  
492 remained submerged (Hayward, 2011), thus suggesting that there was only a short time  
493 between exhumation and re-sedimentation.

494 All extant pleurodiran turtles are freshwater taxa and are known to nest in different  
495 lentic and lotic environments within modern continental and deltaic aquatic systems, all of them  
496 being freshwater forms (see Pérez-García, 2017; and references therein). Nevertheless, the  
497 Eocene pleurodiran *Eocnochelus eremberti* is thought to have inhabited near coastal areas  
498 (Pérez-García et al., 2019). Muddy deposits dominate the littoral area of the Sobrarbe Deltaic  
499 Complex, as evidenced by the large amount of marls and siltites in the CS-41 section. Extant  
500 turtles prefer sandy sediments, when available, to lay their eggs (Kuchling, 1999), and all extant  
501 marine turtles dig their nest in sandy supratidal areas (Hendrickson and Balasingam, 1966;  
502 Stancyk and Ross, 1978; Bonach et al., 2011), relying in clay or silt substrates only when sand is  
503 scarce. Even in these cases, nesting in muddy substrates results in high mortality rates, due to

504 the differences in humidity and temperature exchange in these nests (Mortimer, 1990; Marco  
505 et al., 2017). If sand bars are not available in their habitat, turtles (i.e. *Batagur baska*, Cryptodira)  
506 are known to travel several tens of kilometres up freshwater streams in order to find adequate  
507 nesting substrates (Pritchard, 1979; Kuchling, 1999).

508 Sandy substrates were available in the area around the CS-41 site, as sand bars within  
509 the distributary channels along the deltaic plain (Fig. 5). The great abundance of eggshell  
510 fragments suggests that this area was used as a recurrent nesting ground, where multiple  
511 females laid their eggs. Buried hatched turtle nests do not produce surface accumulations of  
512 eggshell fragments (Jackson et al., 2015), suggesting that the clutches were exhumed by an  
513 erosive event, most probably associated with a storm, resulting in the breakage of eggs. This  
514 storm event also collected animal and plant remains, including a high number of sirenian  
515 remains together with the first known accumulation of the coastal turtle *Eocnochelus*  
516 *eremberti*, washing over the deltaic plain and accumulating the bioclasts in a small tributary  
517 channel within the proximity (a few hundred metres) of the source area, in turn resulting in the  
518 CS-41 assemblage. Thus, both the *Eocnochelus* eggshells and skeletal remains can be  
519 considered demic and parautochthonous fossils in the CS-41 assemblage.

## 520 6. Conclusions

521 Castejón de Sobrarbe-41 (or CS-41), the type locality of the basal sirenian *Sobrarbesiren*  
522 *cardieli*, has provided the first documented population of the coastal pleurodiran *Eocnochelus*  
523 *eremberti*, comprising at least four individuals. It is also rich in vertebrate microfossils, the most  
524 common elements in the assemblage being the Testudoolithidae eggshells, with over 300  
525 fragments per kilogram of rock. The histo- and ultrastructure of the eggshells from CS-41 is  
526 compatible with a pleurodiran affinity, being very similar to those of the extant Malagasy turtle  
527 *Erymnochelys madagascariensis*, which is the only representative of Erymnochelyini that is part  
528 of the current biodiversity. Therefore, these Testudoolithidae eggshells are interpreted as  
529 corresponding to *Eocnochelus eremberti*.

530 The Castejón de Sobrarbe-41 site is interpreted as the infilling of a tributary channel in  
531 the deltaic plain. The large accumulation of eggshell fragments is here recognized as a  
532 parautochthonous assemblage, resulting from the exhumation and subsequent re-  
533 sedimentation of an *Eocnochelus* rookery, most probably located in the sandy bars present at  
534 the mouth of the Sobrarbe Deltaic Complex.



535 *Eocnochelus* inhabited shallow warm seas and dispersed along the coastlines. Despite  
 536 preferring saltwater ecosystems, it was able to make short incursions into inland environments  
 537 in search of the sandy substrates required for nest building.

## 538 Acknowledgements

539 The authors would like to acknowledge the use of the *Servicio General de Apoyo a la*  
 540 *Investigación-SAI* of the University of Zaragoza. Rupert Glasgow edited the English. Financial  
 541 support was provided by the Instituto de Estudios Altoaragoneses, (XXXII Concurso de ayudas  
 542 para proyectos de investigación); the Fundação para a Ciência e a Tecnologia (PTDC/CTA-  
 543 PAL/31656/2017 and UID/GEO/04035/2019), the Ministerio de Economía y Competitividad  
 544 (CGL2013-47521-P and CGL2017-85038-P, MINECO/ERDF, EU), the Ministerio de Ciencia,  
 545 Innovación y Universidades (IICI-2016-30427), the Research Groups of the Gobierno  
 546 Vasco/Eusko Jaurlaritza (IT834-13, IT1004- 16 and IT418-19), the Universidad del País Vasco/  
 547 Euskal Herriko Unibertsitatea (PPG17/04 and GIU18/ 163), the Geoparque de Sobrarbe, the  
 548 European Regional Development Fund, and the Government of Aragón ('DGA' and 'Grupos de  
 549 Referencia' E18\_17R). M.M-A is supported by the "Fundação para a Ciência e a Tecnologia"  
 550 (grant number: SFRH/BPD/ 113130/2015).

## 551 References

- 552 Advokaat, E.L., Van Hinsbergen, D.J.J., Maffione, M., Langereis, C.G., Vissers, R.L.M., Cherchi,  
 553 A., Schroeder, R., Madani, H., Columbu, S., 2014. Eocene rotation of Sardinia, and the  
 554 paleogeography of the western Mediterranean region. *Earth and Planetary Science*  
 555 *Letters* 401, 183–195. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2014.06.012>
- 556 Balthasar, U., Cusack, M., Faryma, L., Chung, P., Holmer, L.E., Jin, J., Percival, I.G., Popov, L.E.,  
 557 2011. Relic aragonite from ordovician-silurian brachiopods: implications for the  
 558 evolution of calcification. *Geology* 39, 967–970. <https://doi.org/10.1130/G32269.1>
- 559 Barnolas, A., Gil-Peña, I., 2001. Ejemplos de relleno sedimentario multiepisódico en una cuenca  
 560 de antepaís fragmentada: La Cuenca Surpirenaica. *Boletín Geológico y Minero* 112, 17–  
 561 38.
- 562 Barnolas, A., Pujalte, V., 2004 (Eds). La Cordillera Pirenaica, in: Vera, J. A. (main Ed.), *Geología*  
 563 *de España*. Sociedad Geológica de España, Institutu Geológico y Minero de España,  
 564 Madrid, 231-343.
- 565 Behrensmeyer, A.K., 1975. The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate  
 566 assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Bulletin of the Museum of Comparative*  
 567 *Zoology* 146, 473–578.
- 568 Bentham, P., Burbank, D.W., 1996. Chronology of Eocene foreland basin evolution along the  
 569 western oblique margin of the South–Central Pyrenees, in: Friend, P.F., Dabrio, C.J.  
 570 (Eds.), *Tertiary basins of Spain, the stratigraphic record of crustal kinematics*, *World*  
 571 *and Regional Geology* 6, Cambridge University Press, pp. 144-152.
- 572 Bentham, P.A., 1992. The tectono-stratigraphic development of the western oblique ramp of  
 573 the south-central pyrenean thrust system, northern Spain. (PhD Thesis). University of  
 574 Southern California, Los Angeles, California, 253 p.

- 575 Boessenecker, R.W., Perry, F.A., Schmitt, J.G., 2014. Comparative Taphonomy, Taphofacies,  
576 and Bonebeds of the Mio-Pliocene Purisima Formation, Central California: Strong  
577 Physical Control on Marine Vertebrate Preservation in Shallow Marine Settings. PLOS  
578 ONE 9, e91419. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091419>
- 579 Bonach, K., Malvasio, A., Matushima, E.R., Verdade, L.M., 2011. Temperature-sex  
580 determination in *Podocnemis expansa* (Testudinata, Podocnemididae). *Iheringia. Série*  
581 *Zoologia* 101, 151–155. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212011000200001>
- 582 Bowen, G.B., Clyde, W.C., Koch, P.L., Ting, S., Alroy, J., Tsubamoto, T., Wang, Y., Wang, Y., 2002.  
583 Mammalian dispersal at the Paleocene-Eocene boundary. *Science* 295, 2062–2065.
- 584 Bravo, A.M., Buscalioni, A., Merino, L., Müller, B.G., 2003. Experimental taphonomy of avian  
585 eggs and eggshells: effects on early diagenesis. *Palaeovertebrata* 32, 77–95.
- 586 Buckman, J., 1860. On some Fossil Reptilian Eggs from the Great Oolite of Cirencester.  
587 *Quarterly Journal of the Geological Society* 16, 107–110.  
588 <https://doi.org/10.1144/GSL.JGS.1860.016.01-02.11>
- 589 Buscalioni, A.D., Fregenal, M.A., Bravo, A., Poyato-Ariza, F.J., Sanchíz, B., Báez, A.M., Cambra  
590 Moo, O., Martín Closas, C., Evans, S.E., Marugán Lobón, J., 2008. The vertebrate  
591 assemblage of Buenache de la Sierra (Upper Barremian of Serrania de Cuenca, Spain)  
592 with insights into its taphonomy and palaeoecology. *Cretaceous Research* 29, 687–  
593 710. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2008.02.004>
- 594 Chiappe, L.M., Coria, R.A., Dingus, L., Jackson, F., Chinsamy, A., Fox, M., 1998. Sauropod  
595 dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 396, 258–261.  
596 <https://doi.org/10.1038/24370>
- 597 Canudo, J.I., 2018. The Collection of Type Fossils of the Natural Science Museum of the  
598 University of Zaragoza (Spain). *Geoheritage* 10, 385–392.  
599 <https://doi.org/10.1007/s12371-017-0228-1>
- 600 De Broin, F. 1977. Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé  
601 et du Tertiaire de France. *Memoires du Muséum Nationale d'Histoire Naturelle* 38, 1-  
602 366.
- 603 De Federico, A., 1981. La sedimentación de talud en el sector occidental de la cuenca  
604 paleógena de Ainsa (PhD Thesis). Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona,  
605 Spain, *Publicaciones de Geología* 12, 271p.
- 606 Díaz-Berenguer, E., Badiola, A., Moreno-Azanza, M., Canudo, J.I., 2018. First adequately-known  
607 quadrupedal sirenian from Eurasia (Eocene, Bay of Biscay, Huesca, northeastern  
608 Spain). *Scientific Reports* 8, 5127. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23355-w>
- 609 Díaz-Berenguer, E., Houssaye, A., Badiola, A., & Canudo, J. I. 2019. The Hind Limbs of  
610 *Sobrarbesiren cardieli* (Eocene, Northeastern Spain) and New Insights into the  
611 Locomotion Capabilities of the Quadrupedal Sirenians. *Journal of Mammalian*  
612 *Evolution*, 1-27. <https://doi.org/10.1007/s10914-019-09482-9>
- 613 Dreyer, T., Corregidor, J., Arbues, P., Puigdefabregas, C., 1999. Architecture of the tectonically  
614 influenced Sobrarbe deltaic complex in the Ainsa Basin, northern Spain. *Sedimentary*  
615 *Geology* 127, 127–169. [https://doi.org/10.1016/S0037-0738\(99\)00056-1](https://doi.org/10.1016/S0037-0738(99)00056-1)
- 616 Garrido Mejias, A., 1968. Sobre la estratigrafía de los conglomerados de Campanué (Santa  
617 Liestra) y formaciones superiores del Eoceno (extremo occidental de la cuenca de  
618 Tremp-Graus, Pirineo Central, provincia de Huesca). *Acta Geològica Hispànica* 3, 39–  
619 43.
- 620 Gasca, J.M., Badiola, A., Canudo, J.I., Moreno-Azanza, M., Puértolas-Pascual, E., 2012. The  
621 fossil vertebrate assemblage from the Pochancalo 1 site (Valanginian-Hauterivian,  
622 Villanueva de Hueva, Zaragoza, Spain). *Actas de V Jornadas Internacionales sobre*  
623 *Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*, Salas de los Infantes, Burgos. 159-172
- 624 Gingerich, P.D., 2006. Environment and evolution through the Paleocene-Eocene thermal  
625 maximum. *Trends in Ecology and Evolution* 21(5), 246–253.

- 626 Hall, M.T., 1997. Sequence stratigraphy and early diagenesis: the Sobrarbe Formation , Ainsa  
627 Basin , Spain (PhD Thesis). University of Manchester, Manchester, UK.
- 628 Hayward, J.L., Dickson, K.M., Gamble, S.R., Owen, A.W., Owen, K.C., 2011. Eggshell  
629 taphonomy: environmental effects on fragment orientation. *Historical Biology* 23, 5–  
630 13. <https://doi.org/10.1080/08912963.2010.499170>
- 631 Hendrickson, J. t, Balasingam, E., 1966. Nesting beach preferences of Malayan sea turtles.  
632 *Bulletin of the National Museum Singapore* 33, 69–76.
- 633 Hirsch, K.F., 1985. Fossil Crocodylian Eggs from the Eocene of Colorado. *Journal of Paleontology*  
634 59, 531–542.
- 635 Hirsch, K.F., 1996. Parataxonomic classification of fossil chelonian and gecko eggs. *Journal of*  
636 *Vertebrate Paleontology*. 16, 752–762.  
637 <https://doi.org/10.1080/02724634.1996.10011363>
- 638 Hooker, J.J., 1998. Mammalian faunal change across the Paleocene- Eocene transition, in:  
639 Aubry, M.-P., Lucas, S.G., Berggren, W.A. (eds.), *Late Paleocene-early Eocene Climatic*  
640 *and Biotic Events in the Marine and Terrestrial Records*. Columbia, Columbia University  
641 Press, pp. 419–441.
- 642 Jackson, F.D., Varricchio, D.J., Corsini, J.A., 2013. Avian eggs from the Eocene Willwood and  
643 Chadron formations of Wyoming and Nebraska. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33,  
644 1190–1201. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.769445>
- 645 Jackson, F.D., Varricchio, D.J., Jackson, R.A., Walde, A.D., Bishop, G.A., 2015. Taphonomy of  
646 extant desert tortoise (*Gopherus agassizii*) and loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*)  
647 nesting sites: implications for interpreting the fossil record chelonian nest taphonomy.  
648 *Palaaios* 30, 207–223. <https://doi.org/10.2110/palo.2014.048>
- 649 Kohring, R., 1998. Neue Schildkröten-Eischalen aus dem Oberjura der Grube Guimarota  
650 (Portugal). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 28, 113–117.
- 651 Kreffft, G. 1876. Notes on Australian animals in New Guinea with description of a new  
652 species of fresh water tortoise belonging to the genus *Euchelymys* (Gray). *Annali del*  
653 *Museo Civico de Storia Naturale de Genova*, 1, 390–294.
- 654 Kuchling, G., 1999. Reproductive Behaviour, in: Kuchling, G. (Ed.), *The Reproductive Biology of*  
655 *the Chelonia, Zoophysiology*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 69–90.  
656 [https://doi.org/10.1007/978-3-642-80414-4\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-642-80414-4_4)
- 657 Lawver, D.R., Jackson, F.D., 2014. A Review of the Fossil Record of Turtle Reproduction: Eggs,  
658 Embryos, Nests and Copulating Pairs. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural*  
659 *History* 55, 215–236. <https://doi.org/10.3374/014.055.0210>
- 660 Li, C., Fraser, N.C., Rieppel, O., Wu, X.-C., 2018. A Triassic stem turtle with an edentulous beak.  
661 *Nature* 560, 476–479. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0419-1>
- 662 Lunsen, H.A. van, 1970. Geology of the Ara-Cinca region, Spanish Pyrenees, province of  
663 Huesca, Spanish Pyrenees, procompartmentation of the Flysch basin) Phd Thesis.  
664 *Geologica Ultraiectina*. URL <http://dspace.library.uu.nl/handle/1874/217080> (accessed  
665 9.10.19).
- 666 Marco, A., Abella-Perez, E., Tiwari, M., 2017. Vulnerability of loggerhead turtle eggs to the  
667 presence of clay and silt on nesting beaches. *Journal of Experimental Marine Biology*  
668 *and Ecology* 486, 195–203. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.10.015>
- 669 Mikhailov, K.E., Bray, E.S., Hirsch, K.F., 1996. Parataxonomy of fossil egg remains (Veterovata):  
670 principles and applications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16, 763–769.  
671 <https://doi.org/10.1080/02724634.1996.10011364>
- 672 Mortimer, J.A., 1990. The Influence of Beach Sand Characteristics on the Nesting Behavior and  
673 Clutch Survival of Green Turtles (*Chelonia mydas*). *Copeia* 1990, 802–817.  
674 <https://doi.org/10.2307/1446446>
- 675 Muñoz, J.-A., Beamud, E., Fernández, O., Arbués, P., Dinarès-Turell, J., Poblet, J., 2013. The  
676 Ainsa Fold and thrust oblique zone of the central Pyrenees: Kinematics of a curved

- 677           contractional system from paleomagnetic and structural data. *Tectonics* 32, 1142–  
678           1175.
- 679   Mutti, E., Tinterri, R., di Biase, D., Fava, L., Mavilla, N., Angella, S., Calabrese, L., 2000. Delta  
680   front facies associations of ancient flood-dominated fluvio-deltaic systems. *Revista de*  
681   *la Sociedad Geologica de España* 3, 165–190.
- 682   Mutti, E., Tinterri, R., Zavala, C., 1996. The importance of fluvio-deltaic systems dominated by  
683   catastrophic flooding in tectonically active basins. *Memorie di Scienze Geologiche* 48,  
684   233–291.
- 685   Núñez-Lahuerta, C., Azanza, M.M., Cuenca-Bescós, G., 2019. Avian eggshell remains in the  
686   human bearing level TD6 of the Gran Dolina site (Early Pleistocene, Atapuerca, Spain).  
687   *Historical Biology* 0, 1–12. <https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1655009>
- 688   Oser, S.E., Jackson, F.D., 2014. Sediment and eggshell interactions: using abrasion to assess  
689   transport in fossil eggshell accumulations. *Historical Biology* 26, 165–172.  
690   <https://doi.org/10.1080/08912963.2013.814650>
- 691   Packard, M.J., 1980. Ultrastructural morphology of the shell and shell membrane of eggs of  
692   common snapping turtles (*Chelydra serpentina*) - Packard - 1980 - *Journal of*  
693   *Morphology - Wiley Online Library. Journal of Morphology* 165, 187–204.
- 694   Packard, M.J., Hirsch, K.F., Iverson, J.B., 1984. Structure of shells from eggs of kinosternid  
695   turtles. *Journal of Morphology* 181, 9–20. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051810103>
- 696   Pérez-García, A., 2017. The Iberian fossil record of turtles: an update. *J Iber Geol* 43, 155–191.  
697   <https://doi.org/10.1007/s41513-017-0016-4>
- 698   Pérez-García, A., 2016. A new turtle confirms the presence of Bothremydidae (Pleurodira) in  
699   the Cenozoic of Europe and expands the biostratigraphic range of Foxemydina. *Sci Nat*  
700   103, 50. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1375-y>
- 701   Pérez-García, A., Díaz-Berenguer, E., Badiola, A., Canudo, J.I., 2019. An unexpected finding:  
702   identification of the first complete shell of the Franco-Belgian middle Eocene littoral  
703   pleurodiran turtle *Eocenchelus eremberti* in Spain. *Historical Biology*.  
704   <https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1644330>
- 705   Pérez-García, A. 2018. New genera of Taphrosphyina (Pleurodira, Bothremydidae) for the  
706   French Maastrichtian '*Tretosternum*' *ambiguum* and the Peruvian Ypresian  
707   '*Podocnemis*' *olssoni*. *Historical Biology*. DOI: [10.1080/08912963.2018.1506779](https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1506779).
- 708   Pérez-García, A., Lapparent de Broin, F. de, Murelaga, X., 2017. The *Erymnochelys* group of  
709   turtles (Pleurodira, Podocnemididae) in the Eocene of Europe: New taxa and  
710   paleobiogeographical implications. <https://doi.org/10.26879/687>
- 711   Pérez-García, A., Murelaga, X., Lalueza, J.C., Badiola, A., Ester, D.-B., 2013. Presence of several  
712   clades of continental turtles in the Lutetian (Middle Eocene) of the Sobrarbe  
713   Formation (Ainsa Basin, south-central Pyrenees, northeast Spain). *Geologica Belgica*  
714   16/4, 311–319.
- 715   Pérez-García, A., Smith, T., 2017. Identification of the African–European *Erymnochelys* group  
716   (Pleurodira, Podocnemididae) in the Belgian fossil record: first finding of *Eocenchelus*  
717   *eremberti* outside its type locality. *Fossil Record* 20, 245–251.  
718   <https://doi.org/10.5194/fr-20-245-2017>
- 719   Pritchard, P.C.H., 1979. *Encyclopedia of turtles*. TFH New Jersey, Estados Unidos.
- 720   Rosenbaum, G., Lister, G.S., Duboz, C., 2002. Relative motions of Africa, Iberia and Europe  
721   during Alpine orogeny. *Tectonophysics* 359, 117–129. [https://doi.org/10.1016/S0040-](https://doi.org/10.1016/S0040-722)  
722   1951(02)00442-0
- 723   Schleich, H.H., Kästle, W., Dyck, M.-C.G., 1988. Paläogene Eischalenreste von Hainin (Belgien).  
724   *Paläont. Z.* 62, 133–146. <https://doi.org/10.1007/BF02989839>
- 725   Stancyk, S.E., Ross, J.P., 1978. An Analysis of Sand from Green Turtle Nesting Beaches on  
726   Ascension Island. *Copeia* 1978, 93–99. <https://doi.org/10.2307/1443827>

- 727 Solé, F., Smith, Th., 2013. Dispersal of placental carnivorous mammals (Carnivoramorpha,  
728 Oxyaenodonta & Hyaenodontida) near the Paleocene-Eocene boundary: a climatic and  
729 almost worldwide story. *Geologica Belgica* 16/4, 254-261.
- 730 Ubeid, K., 2008. El Delta del Sobrarbe (Eoceno) en el flanco E del sinclinal de Santa María del  
731 Buil (cuenca de Aínsa, Pirineos Centrales-meridionales, N de España): facies,  
732 arquitectura y su relación con los sistemas marinos profundos (PhD Thesis).  
733 Universidad de Oviedo, Oviedo, Spain, 176p.
- 734 Vila, B., Jackson, F.D., Fortuny, J., Sellés, A.G., Galobart, À., 2010. 3-D Modelling of  
735 Megaloolithid Clutches: Insights about Nest Construction and Dinosaur Behaviour.  
736 *PLOS ONE* 5, e10362. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010362>
- 737 Wang, P.L., Jackson, F.D., Varricchio, D.J., 2014. Nest taphonomy of common terns (*Sterna*  
738 *hirundo*) on Poplar Island, Chesapeake Bay, Maryland. *Historical Biology* 26, 155–164.  
739 <https://doi.org/10.1080/08912963.2013.798317>
- 740 Winkler, J.D., 2006. Testing phylogenetic implications of eggshell characters in side-necked  
741 turtles (Testudinata: Pleurodira). *Zoology* 109, 127–136.  
742 <https://doi.org/10.1016/j.zool.2005.12.003>  
743  
744

745 Table 1. Microfossil contents from a ~21 kg sample of sediment from the Castejón  
746 de Sobrarbe-41 fossil site.

ELEMENTS	N
Eggshells	6777
Unidentified vertebrate bones and splinters	3758
Crocodylomorph teeth	8
Chondrichthyan teeth	4
Chondrichthyan dermal denticles	4
Osteichthyan teeth	1
Unidentified tooth fragments	4
Gastropods	61
Bivalves	10
Unidentified mollusc	56
Otoliths	52
Charophyte? remains	15
Wood fragments	90
Foraminifers	1
<b>TOTAL REMAINS</b>	<b>10841</b>

747

748 Table 2. Comparison of the number of eggshell fragments per kilogram of processed sediment  
749 in selected eggshell localities.

Locality	Palaeoenvironment	Eggshell fragments/ kg sediment	References
<b>Buenache de la Sierra</b>	Fluvial, alluvial plain	2.4	(Buscalioni et al., 2008)
<b>Pochancalo 1</b>	Fluvial, crevasse splay	3.5	(Gasca et al., 2012)
<b>Colladico Blanco 2</b>	Lacustrine, attritional	13	(Gasca et al., 2012)
<b>Cuesta Corrales 2</b>	Lacustrine, nest debris	107	Unpublished
<b>CS-41</b>	Deltaic, intertidal	212	This work

750

751

## 752 Figure Headings

753 Figure 1. Geographical and geological setting of the Castejón de Sobrarbe 41 (CS-41) fossil site.  
 754 A, Geological map of the Ainsa Basin, with the location of the CS-41 fossil site. B-  
 755 Palaeogeographic location of the Iberian Peninsula during the Lutetian. C, Stratigraphic log and  
 756 facies interpretation of the Castejón de Sobrarbe Section, comprising the upper part of the  
 757 Sobrarbe Formation and including the location of the CS-41 fossil site. Grain size abbreviations:  
 758 C, clay; s, silt; fS, fine sand; mS, medium Sand; cS, coarse Sand; G, gravel.

759 D, Relative abundance of microfossil remains recovered in the Castejón de Sobrarbe-41 fossil  
 760 site. Relative abundances with respect to the total remains recovered and with respect to the  
 761 vertebrate remains.

762 Figure 2. Secondary electron microphotographs of Testudoolithidae indet. eggshells from the  
 763 Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41) fossil site. A-C, radial sections. Note the presence of acicular  
 764 calcite crystal phantoms forming the shell units in A, which are completely replaced by  
 765 rhombohedra in B and C, suggesting different degrees of recrystallization of the original  
 766 aragonite radial ultrastructure. D, E, outer surfaces, showing well-preserved  
 767 compactituberculate ornamentation (D) and abraded outer surface (E). F, inner surface, showing  
 768 tightly abutted shell units with cratered bases of the shell units and preserved acicular crystals  
 769 radiating out from the primary spherites. G, close-up of a deformed shell unit, squeezed  
 770 between neighbouring units during eggshell growth. H, twin primary spherites. A, CS41-05-01;  
 771 B, CS41-03-01; C, CS41-03-04; D, CS41-03-02; E, CS41-03-08. F, CS41-03-02, g, CS41-03-02. h,  
 772 CS41-03-05.

773 Figure 3. Petrographic microscope photographs (A-D) and electron backscatter diffraction maps  
 774 (E-G) of radial thin sections of Testudoolithidae indet. eggshells from the Castejón de Sobrarbe-  
 775 41 (CS-41) fossil site. A, B CS41-L4 in parallel polarized light (A) and cross-polarized light (B),  
 776 showing barrel-shaped shell units with a radial texture that is a relic of the original aragonite  
 777 crystals (A), contrasting with the large sub-euhedral calcite crystals (B). Note the straight pore  
 778 channels with funnel-shaped pore openings (arrow). C, D, CS4-L3 in parallel polarized light (A)  
 779 and cross-polarized light (B). Eggshell with a diagenetically flattened outer surface due to severe  
 780 recrystallization. Note that some of the large euhedral crystals cross between shell units (arrow).  
 781 E, CS41-EBSD1 phase composition map, with -3m calcite mapped in yellow, and Pmcn aragonite  
 782 mapped in red. Note that the small size of the red areas suggests that these relics may be  
 783 indexing artefacts. F, CS41-EBSD1 inverse pole figure map, showing the relative orientation of  
 784 the different crystallographic domains, coloured according to the orientation of the c axis of  
 785 each crystal (see pole figure). Note that the main orientation is tilted 60 degrees with respect to  
 786 the outward eggshell growth direction. G, CS41-EBSD1 grain boundary map showing the relative



787 misorientation between neighbouring crystal domains (green 5°–10°, blue 10°–20° and yellow >  
788 20°).

789 Figure 4: Plastra of four specimens of *Eocnochelus eremberti* (Pleurodira, Erymnochelyini) from  
790 the middle Eocene (middle Lutetian) of the Castejón de Sobrarbe-41 site (Comarca de Sobrarbe,  
791 Ainsa Basin, Huesca, northeastern Spain), in ventral view. A, close-up of the anterior plastral  
792 lobe of the complete shell MPZ 2019/263 (for the complete figuration on this specimen see  
793 Pérez-García et al., 2019). B-D, unpublished specimens, corresponding to the individuals CS41-  
794 233.A, CS41-1, CS41-429.A.1. The scute margins are represented by thicker grey lines, and those  
795 corresponding to the plates by narrower black lines. Abbreviations for the plates (in lowercase):  
796 ent, entoplastron; ep, epiplastron; hp, hypoplastron; hy, hyoplastron; ms, mesoplastron; xi,  
797 xiphiplastron. Abbreviations for the scutes (in uppercase): AB, abdominal; AN, anal; FE, femoral;  
798 GU, gular; HU, humeral; INT, intergular; MA, marginal; PC, pectoral.

799 Figure 5. Reconstruction of the depositional environment of the Castejón de Sobrarbe-41 site  
800 within the deltaic plain, showing the fossil inputs from the different environments in the  
801 Sobrarbe Deltaic Complex, and the genesis of the eggshell accumulation.

802 Supplementary Figure 1. Map of the Castejón de Sobrarbe 41 site, showing the location of the  
803 most relevant macrovertebrate remains. The channel morphology of the deposit is evidenced  
804 by the concentration of remains within an area one metre wide by at least six metres long, with  
805 a north to south direction, bending gently towards the east. *Eocnochelus eremberti* remains  
806 are coloured green.

807 Supplementary Figure 2. Cryptodira indet. isolated partial plates collected in the Castejón de  
808 Sobrarbe-41 fossil site. A, CS41-133.A; B, CS41-148.

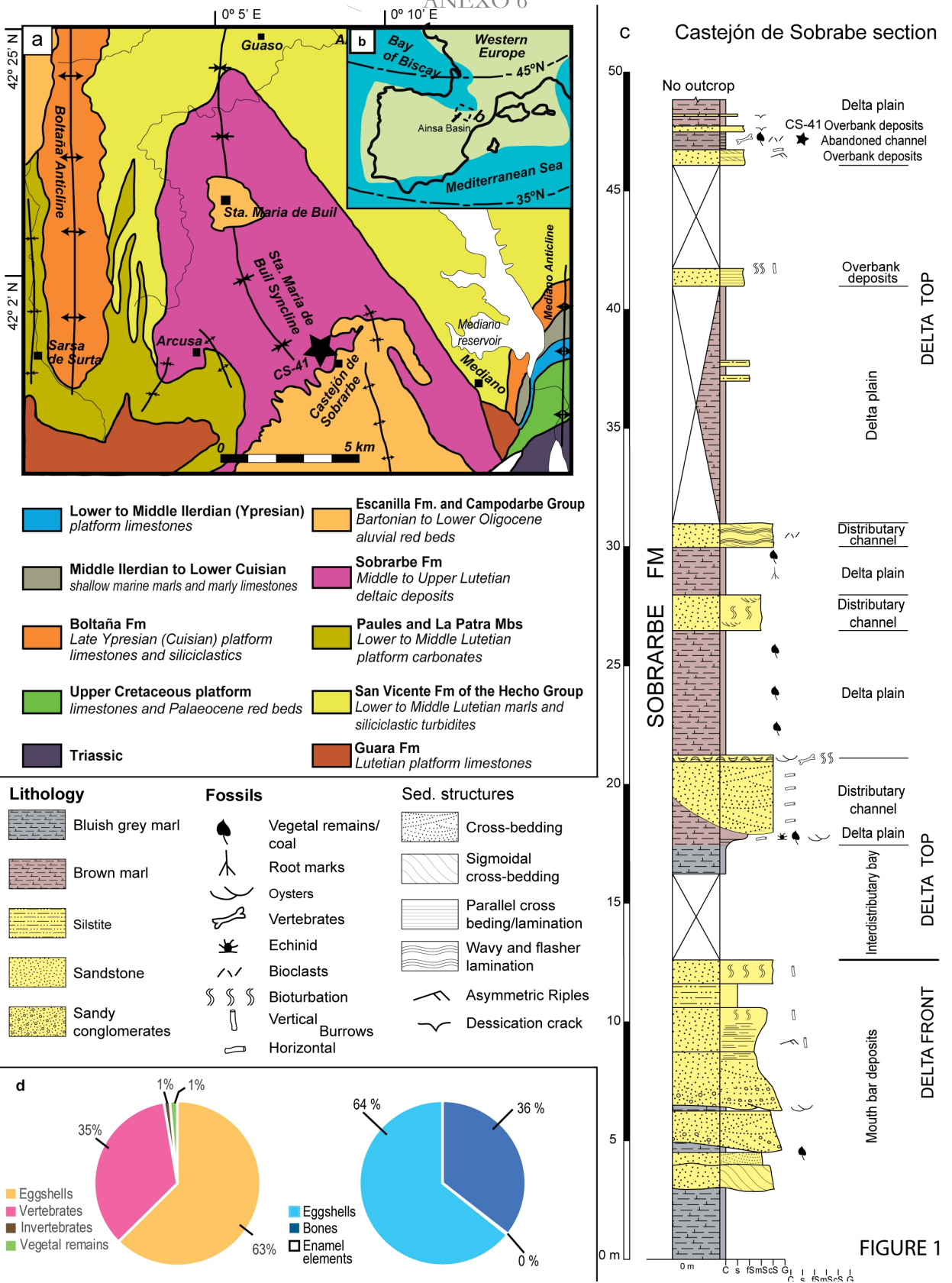
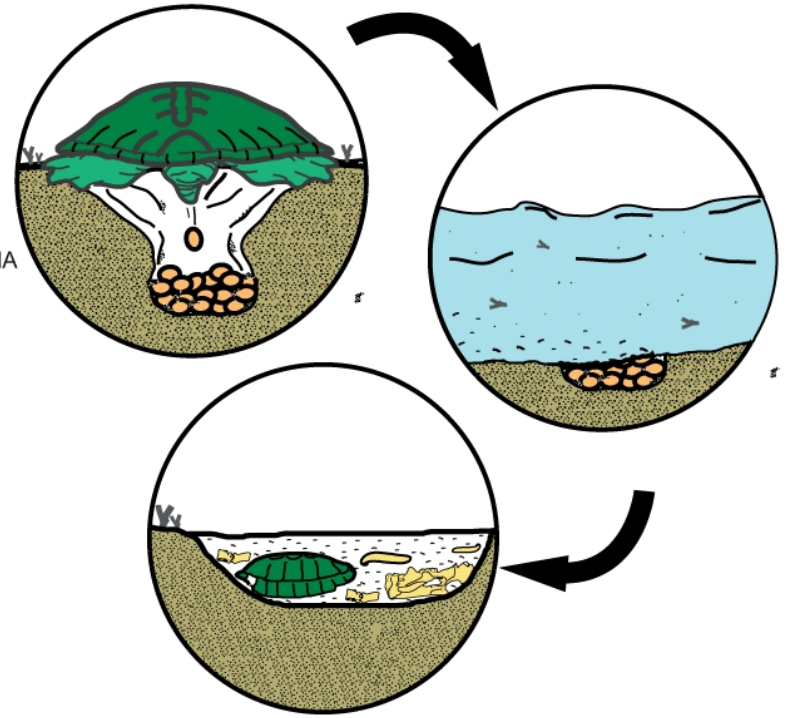
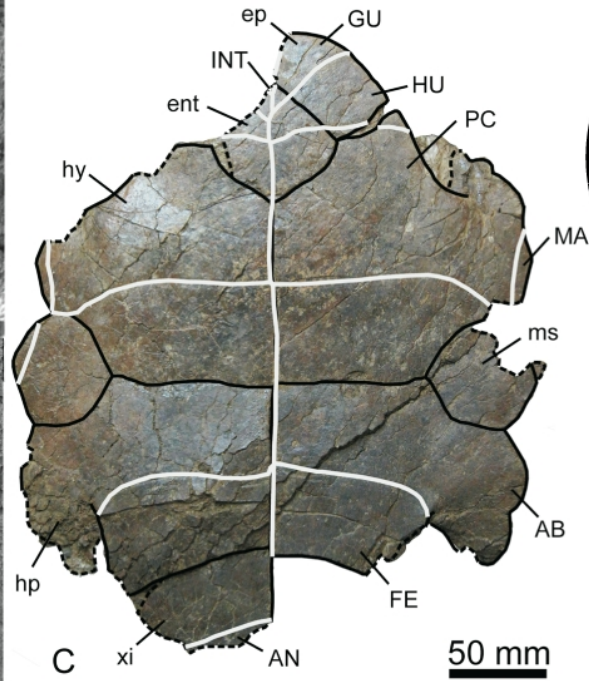
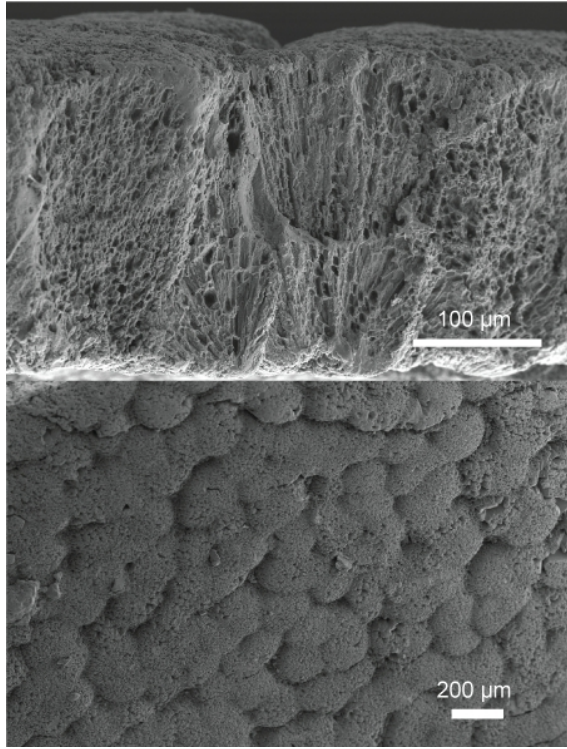


FIGURE 1

ANEXO 6





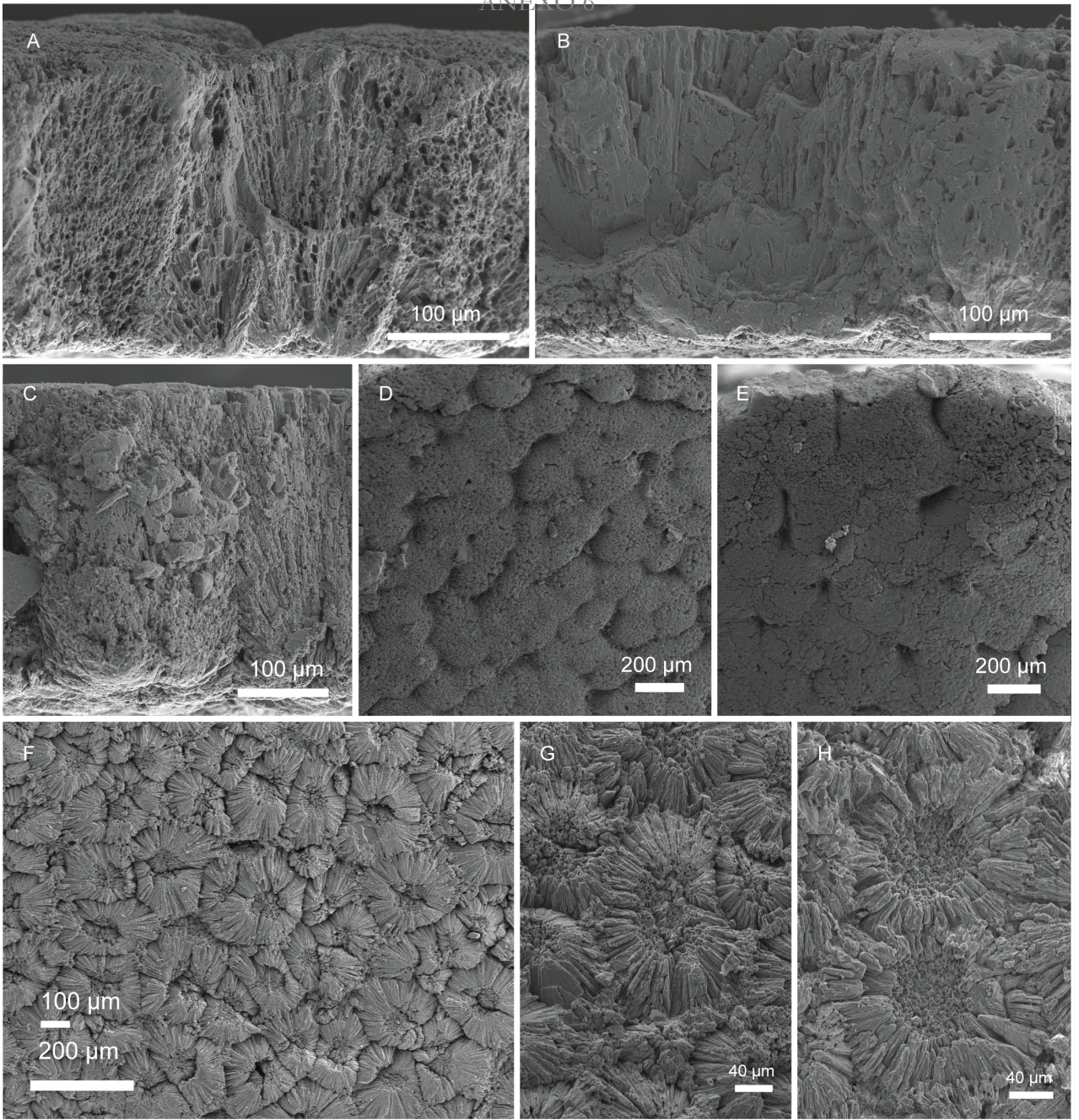


FIGURE 2



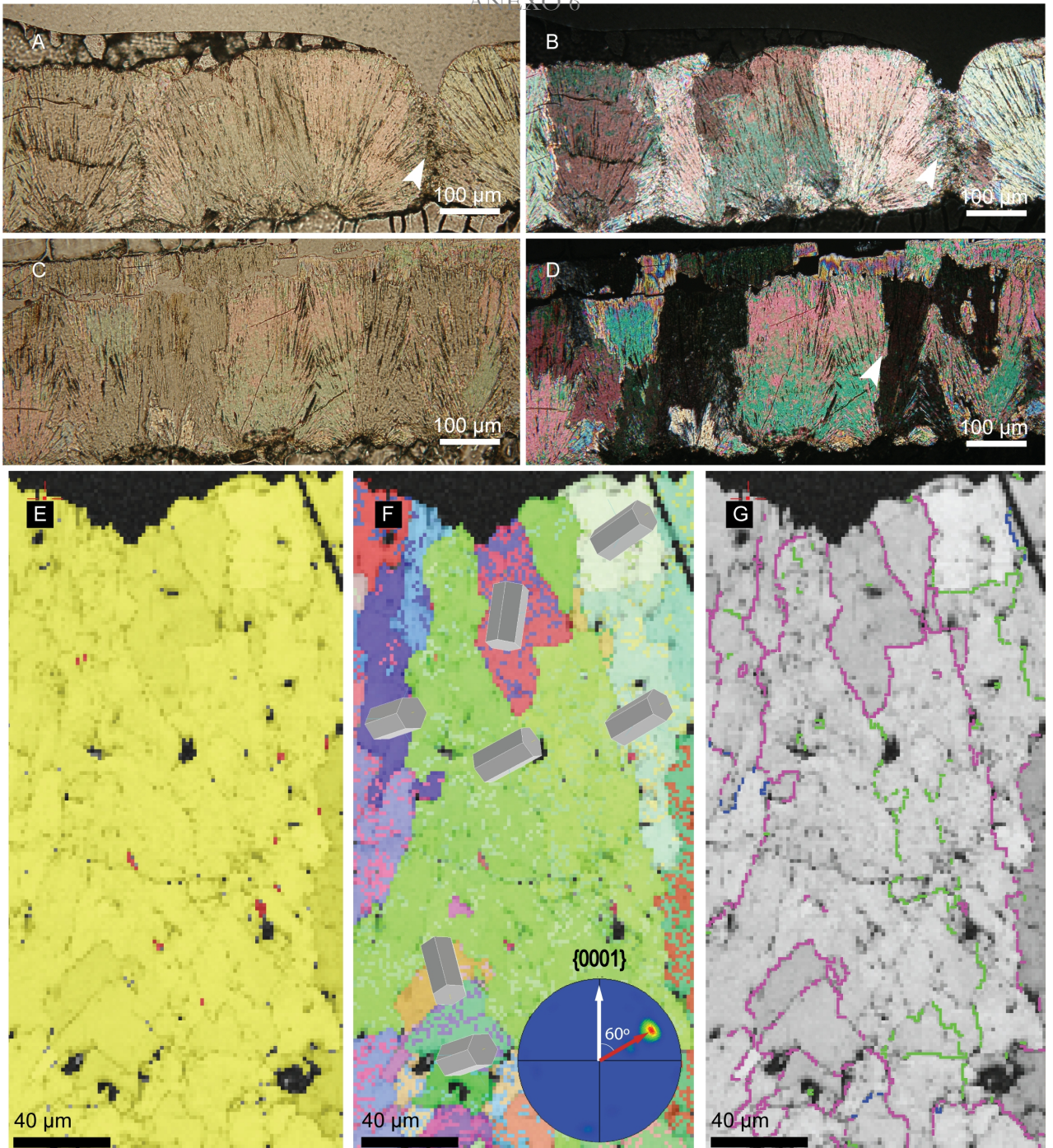
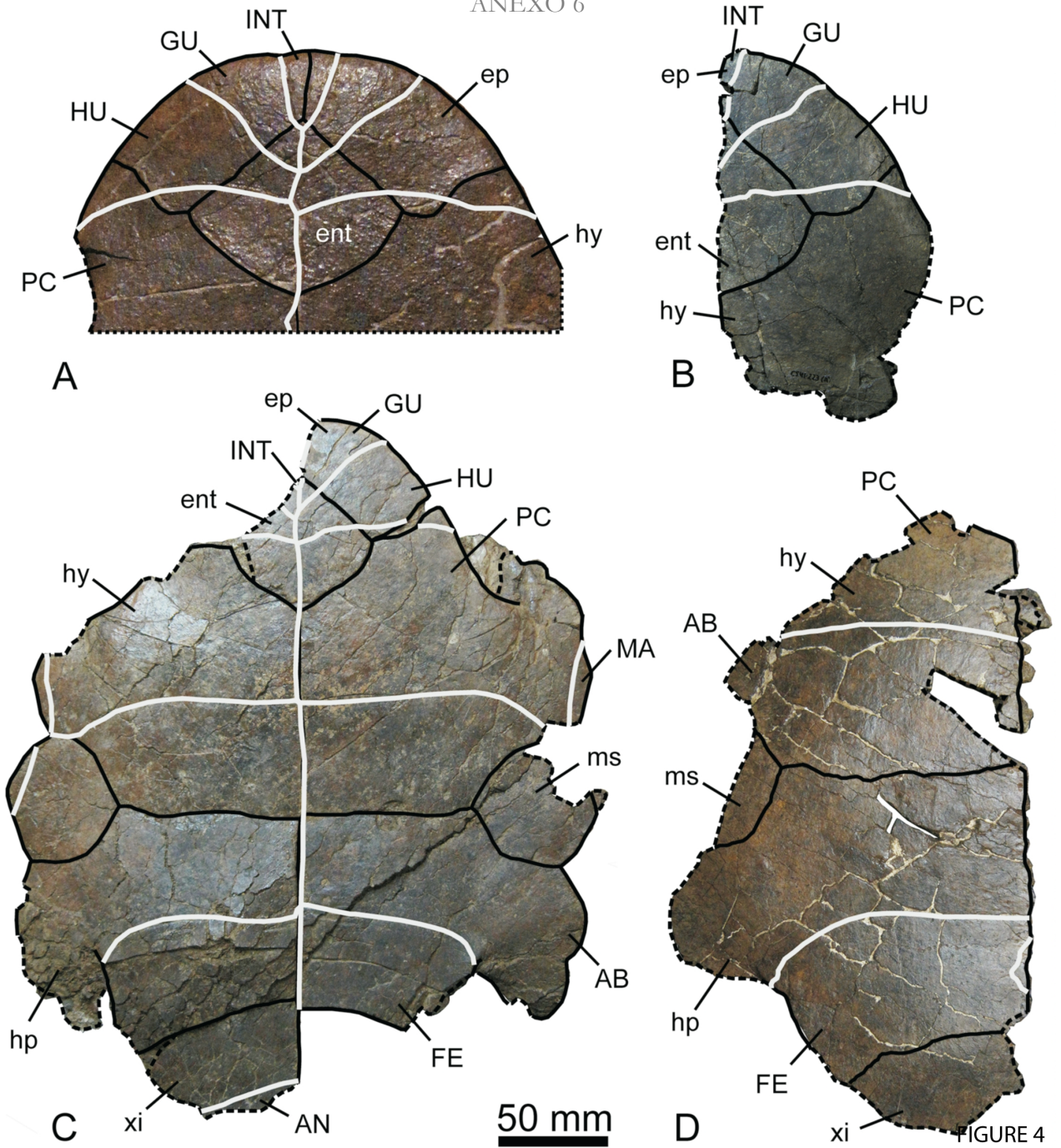


FIGURE 3





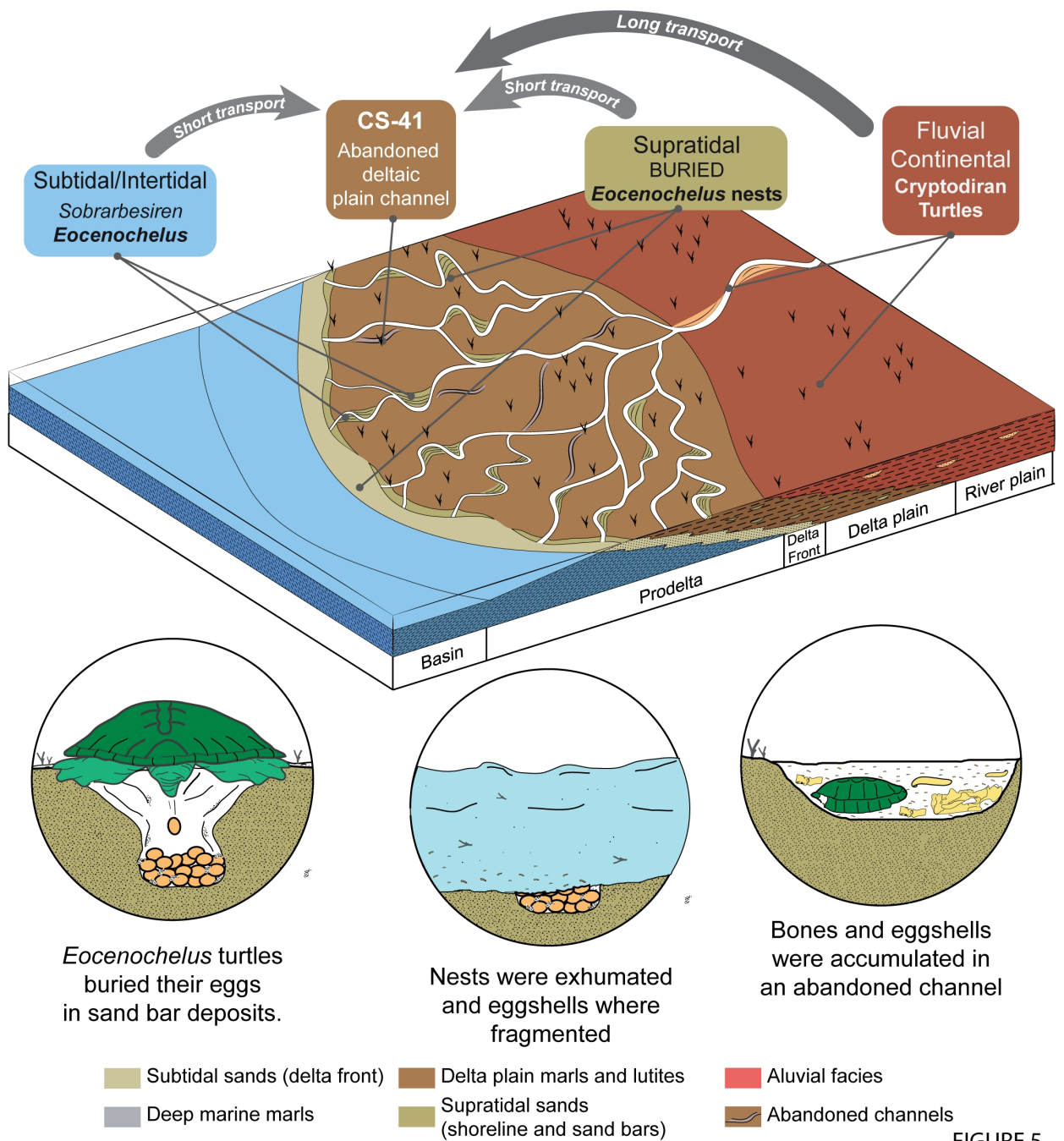
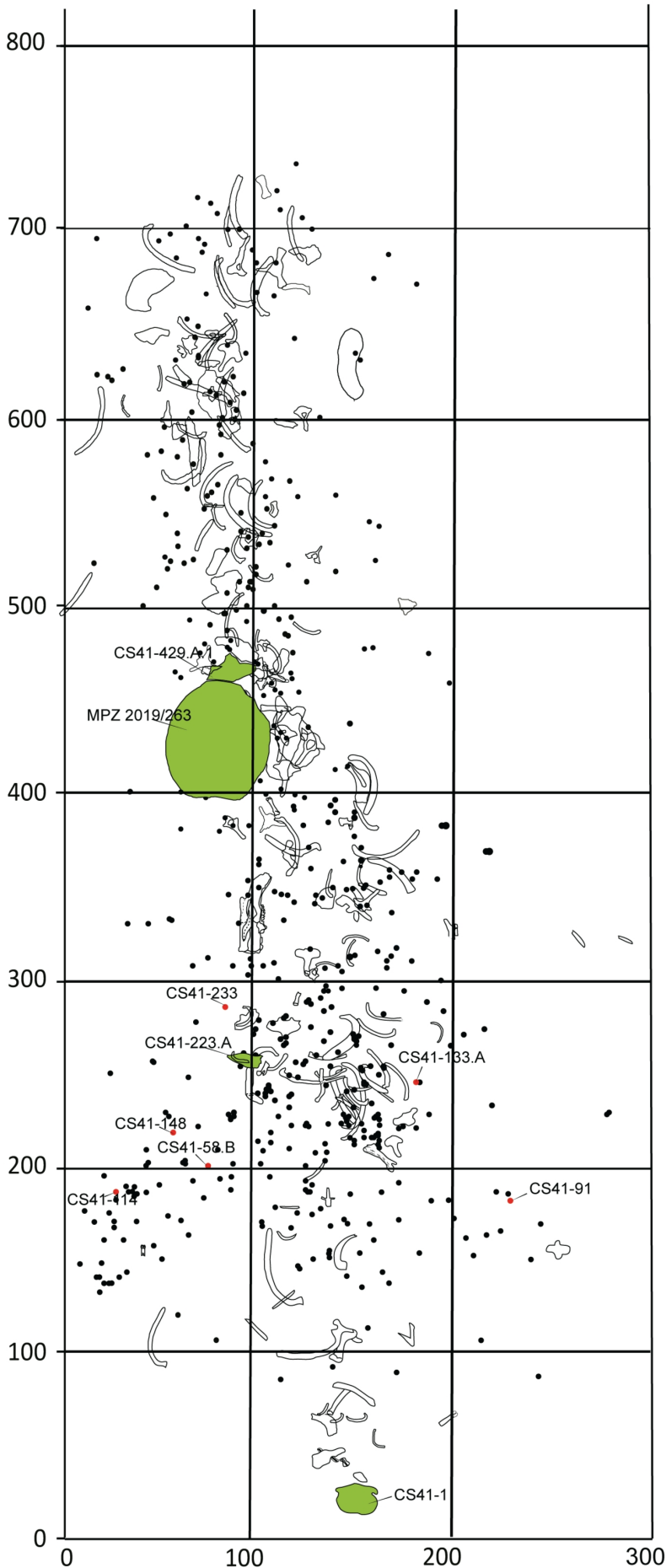


FIGURE 5





SUPPLEMENTARY FIGURE 1

## D–F

### UNEXPECTED ABUNDANCE OF LUTETIAN SIRENIAN FOSSIL SITES FROM THE SOUTHERN PYRENEES (HUESCA, SPAIN)

Ester Díaz-Berenguer\* <sup>1</sup>,  
Ainara Badiola<sup>2</sup>  
& José Ignacio Canudo<sup>1</sup>

- <sup>1</sup> Grupo Aragosaurus-IUCA, Dpto. Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, Calle Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza, Spain  
<sup>2</sup> Dpto. Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad del País Vasco (UPV/EHU), Apartado 644, 48080 Bilbao, Spain  
\* ester.berenguer@gmail.com

**ABSTRACT.** Extant sirenians are obligate aquatic herbivorous mammals that evolved from terrestrial animals in the Paleogene. The oldest sirenian remains are from Ypresian (early Eocene) (Savage et al., 1994), but few million years later, at the Late Eocene, they were widely distributed in tropical latitudes. Nevertheless, Lutetian (middle Eocene) sirenian fossils are scarce in Europe. Here, we summarize the new sirenian discoveries from the Lutetian of the southern Pyrenees (Huesca, northeastern Spain). The oldest sirenian fossil record known from Europe has been recovered in the transitional facies of the lower part of the Guara Formation, near the Arguis locality. At the moment, the material (an isolated pachyosteosclerotic rib fragment) is scarce, but the fossil bearing bed is dated as early Lutetian with magnetostratigraphic and palaeontological data (SBZ 13, close to the C22r-C21n chron transition). Further North, in the Ainsa Basin, one of the most complete collections of Lutetian sirenians has been found. The lower part of the middle Lutetian Sobrarbe Formation, near the village of Jánovas, has provided an articulated sirenian ribcage, whereas in the uppermost part of this formation (SBZ 15, C19r chron), close to the village of Castejón de Sobrarbe, a sirenian dominated bonebed is being excavated since 2009. The sirenian fossil assemblage consists of cranial – including three almost complete skulls –, axial and appendicular bones of at least six individuals. They belong to a new genus and species of sirenian, the first with functional hindlimbs described for Europe (Díaz-Berenguer et al., 2014). The new sirenian fossil sites from Huesca prove that the southern Pyrenees is an unequaled area to study the early stage of the evolution of Sirenia during the transition from amphibious forms to obligate swimmers.

#### REFERENCES

- Díaz-Berenguer, E.; Badiola, A. and Canudo, J.I. 2014. First mention of sirenians (Mammalia) with functional hindlimbs in Europe (Lutetian, southern Pyrenees, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology, Program and Abstracts*: 120.  
Savage, R. J. G., Domning, D. P. and Thewissen, J. G. M. 1994. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean region. V. The most primitive known sirenian, *Prorastomus sirenioides* Owen, 1855. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 427–449.

### BIOLOGY AND CONSERVATION OF ODONTOCETES IN SOUTH AMERICA

Lorenzo von Fersen\* <sup>1</sup>

- <sup>1</sup> YAQU PACHA e.V., Organization for the Conservation of South American Aquatic Mammals, Am Tiergarten 30, 90480 Nürnberg, Germany  
\* lvferse@odn.de

**ABSTRACT.** South America is the home of many species of odontocetes, some of them highly endangered. Since more than 25 years the Organization for the Conservation of South American Aquatic Mammals –YAQU PACHA e.V. is working on the protection of some dolphin species and populations. One main focus is the Franciscana (*Pontoporia blainvillei*), a river dolphin that inhabits coastal oceanic waters in Brazil, Uruguay and Argentina. High levels of by-catch and prey depletion are becoming a serious issue that compromise their survival. But YAQU PACHA is also supporting research groups intending to understand the biology of a small resident population of bottlenose dolphins in Brazil. These and other examples that will be presented during the talk will highlight the importance of scientific research for sustainable and effective conservation actions.



**Friday plenary poster R3**

**THE OLDEST SIRENIAN REMAIN FROM EUROPE (EARLY LUTETIAN, HUESCA, SPAIN)**

**E. Díaz-Berenguer<sup>1\*</sup>, R. Silva-Casal<sup>2</sup>, A. Badiola<sup>3</sup>, J.I. Canudo<sup>4</sup>, A. Payros<sup>3</sup>, and M. Aurell<sup>2</sup>**

*1Grupo Aragosaurus-IUCA, Dpto. Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, Calle Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza, Spain*

*2Área de Estratigrafía, Dpto. Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, Calle Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza, Spain*

*3Dpto. Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad del País Vasco (UPV/EHU), Apartado 644, 48080 Bilbao, Spain*

*4Grupo Aragosaurus-IUCA, Museo de Ciencias Naturales, Universidad de Zaragoza, Calle Pedro Cerbuna 12, 50009 Zaragoza, Spain*

\*[ester.berenguer@gmail.com](mailto:ester.berenguer@gmail.com)

**Keywords:** *sirenian, early Lutetian, pachyosteosclerosis, Europe*

The osteoesclerosis, or inner bone compaction, and the pachyostosis, or hyperplasia of bone cortices, is one of the best diagnostic characteristic of the sirenian bones. The bone pachyosteosclerotic condition observed in the recently found early Lutetian fossil remain of the Arguis locality (Southern Pyrenees, Spain) allows identifying it as a sirenian rib. It represents the earliest accurately dated sirenian from the Lutetian of Europe and the oldest known from this continent. The Lutetian sirenian fossils are scarce in Europe, and excepting the Hungarian taxa *Sirenavus hungaricus* Kretzoi, 1941, both the age and the status of the existing material are uncertain and lack precise dating. The fossil comes from the Guara Formation, Isuela Section (Southern Pyrenees, Huesca, Spain). Isuela section is one of the most studied outcrops in the External Sierras, giving a strong biostratigraphic, magnetostratigraphic and lithostratigraphic framework to the Guara Fm. This unit is mainly composed of carbonate facies deposited in a transitional to middle ramp environments. The sirenian rib appeared in transitional facies, in the lower Guara Fm. This unit contains several larger foraminifers, related to the SBZ 13. Moreover, available magnetostratigraphic data allows a precise age of the fossil, located close to the C22r - C21n chron transition, giving an age of 47.349 Ma. The rib fragment of Arguis shows a lateromedially flattened shaft with an oval cross-section. The inner bone is composed by dense tissue and lacks the medulla canal. It probably belongs to the first third of an undetermined rib. Recently discoveries have proven that the southern Pyrenees is an unrivaled area to study the early stage of the evolution of this group of afrotherian mammals. In the nearby site of the Castejon of Sobrarbe (Ainsa Basin, Sobrarbe Formation, Huesca) the most complete fossil collection of the Lutetian sirenian known in Europe has been recovered, which corresponds to the first taxon with functional hindlimbs of the northern of Tethys, whereas in the Early Lutetian deposits of Arguis the oldest sirenian record known from Europe is described.



## 7. El retorno de los mamíferos al medio acuático: sirenios del Eoceno del Golfo de Bizkaia

Ester Díaz-Berenguer<sup>1</sup>, Ainara Badiola<sup>2</sup>, José Ignacio Canudo<sup>3</sup> y Humberto Astibia<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Universidad de Zaragoza, Facultad de Ciencias, Departamento de Ciencias de la Tierra (Área Paleontología), Grupo Aragosaurus-IUCA, Pedro Cerbuna, 12, 50009, Zaragoza. E-mail: ester.berenguer@gmail.com

<sup>2</sup>Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea (UPV/EHU), Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Barrio Sarriena s/n, 48940 Leioa. E-mail: ainara.badiola@ehu.eus, humberto.astibia@ehu.eus

<sup>3</sup>Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza, Edificio Paraninfo, Plaza Basilio Paraíso, 5, 50004, Zaragoza. E-mail: jicando@unizar.es

### Resumen

Los sirenios, popularmente conocidos como «vacas marinas», son mamíferos acuáticos herbívoros que aparecieron a finales del Paleoceno a partir de ungulados terrestres y se diversificaron ampliamente durante el Eoceno. Aunque los fósiles de sirenios del Eoceno son escasos en Europa, el registro en el noreste de la península ibérica es significativamente abundante. En los Pirineos occidentales y áreas anexas se está recuperando una relevante colección de fósiles de estos mamíferos. Se trata del registro fósil de sirenios más antiguo y completo del oeste de Europa y revela una gran diversidad de especies en distintos estados de adaptación al medio acuático, hasta el momento desconocida en el continente europeo.

### Introducción

Los sirenios, o «vacas marinas», son el único grupo de mamíferos acuáticos exclusivamente herbívoros que se conoce. Desde el Eoceno habitan en latitudes tropicales alimentándose de las praderas de fanerógamas, como las hidrocaritáceas y las potamogetonáceas, que cubren los fondos marinos de poca profundidad (Domning, 2001a). Reciben el curioso nombre de sirenios porque se les relaciona con la mitología griega de las sirenas.

Junto con los proboscídeos (grupo que engloba a los elefantes actuales y sus ancestros) y los damanes, forman el grupo de los Paenungulata, incluido dentro de los Afrotherios, mamíferos originarios de África (Domning *et al.*, 2010). Los sirenios aparecieron a finales del Paleoceno (Springer *et al.*, 2015) y fueron un grupo diverso y abundante durante el Cenozoico. Actualmente, sólo existen dos familias: los triquéquidos, comúnmente conocidos como manatíes, y los dugóngidos, popularmente llamados dugongos. Ambos grupos están clasificados como fauna vulnerable por la Unión para la Conservación de la Naturaleza, especialmente los manatíes. La familia Trichechidae está compuesta por un único género (*Trichechus*) y tres especies diferentes: *Trichechus manatus*, que habita en las costas del océano Atlántico desde el sur de Estados Unidos hasta Brasil, *Trichechus senegalensis*, restringida a los ríos

y zonas costeras del Este de África, desde Senegal hasta Angola, y *Trichechus inunguis*, especie exclusiva de la cuenca del Amazonas (Domning *et al.*, 2010). La familia Dugongidae se compone de dos géneros y dos especies, *Hydrodamalis gigas* y *Dugong dugon*. *Hydrodamalis gigas* (conocida como la «vaca de Steller») habitó en el mar de Bering hasta el siglo XVIII, cuando su caza indiscriminada dio lugar a su extinción. Se trata de la única especie de sirenio conocida adaptada a vivir en latitudes frías, con una alimentación basada en algas pardas. La «vaca de Steller» es el sirenio de mayor tamaño conocido, llegando a alcanzar hasta nueve metros de longitud. Los dugongos (*Dugong dugon*) se distribuyen por las costas del océano Indo-Pacífico desde las islas del oeste del Pacífico hasta el Mar Rojo (Domning *et al.*, 2010).

Un tema recurrente en la evolución de los tetrápodos es su retorno a un hábitat acuático. Excepto los anfibios, el resto de los tetrápodos que colonizaron el medio terrestre, los reptiles, las aves y los mamíferos, tienen varios representantes que han vuelto a los ecosistemas acuáticos, con un estilo de vida de tipo anfibio, o adaptados completamente a una vida acuática. En el caso de los mamíferos, han regresado al agua al menos siete linajes distintos (los cetáceos, los sirenios, los desmostilios, los pinnípedos, el oso polar, la nutria de mar y los perezosos acuáticos). Algunos de ellos han conservado, en gran parte, su forma terrestre, pero se trata de animales que sólo pasan parte del tiempo en el agua, mientras que otros han cambiado radicalmente su morfología, sobre todo, los que están adaptados totalmente a una vida acuática, como sucede en cetáceos y sirenios. La adaptación a la vida acuática de los sirenios conllevó toda una serie de modificaciones corporales, tanto a nivel del esqueleto y los órganos internos, como en su morfología externa. Entre estas modificaciones, cabe destacar, la pérdida del pelo y los pabellones auditivos, el desarrollo de un cuerpo en forma de huso, la transformación de las extremidades anteriores en aletas, el alargamiento de los pulmones, que abarcan casi toda la longitud del cuerpo del animal, el desplazamiento del diafragma a una posición horizontal y el desarrollo de una cola aplanada para propulsarse en el agua (Domning *et al.*, 2010). La cola tiene una forma bilobulada en los dugóngidos, mientras que los manatíes poseen una cola aplanada



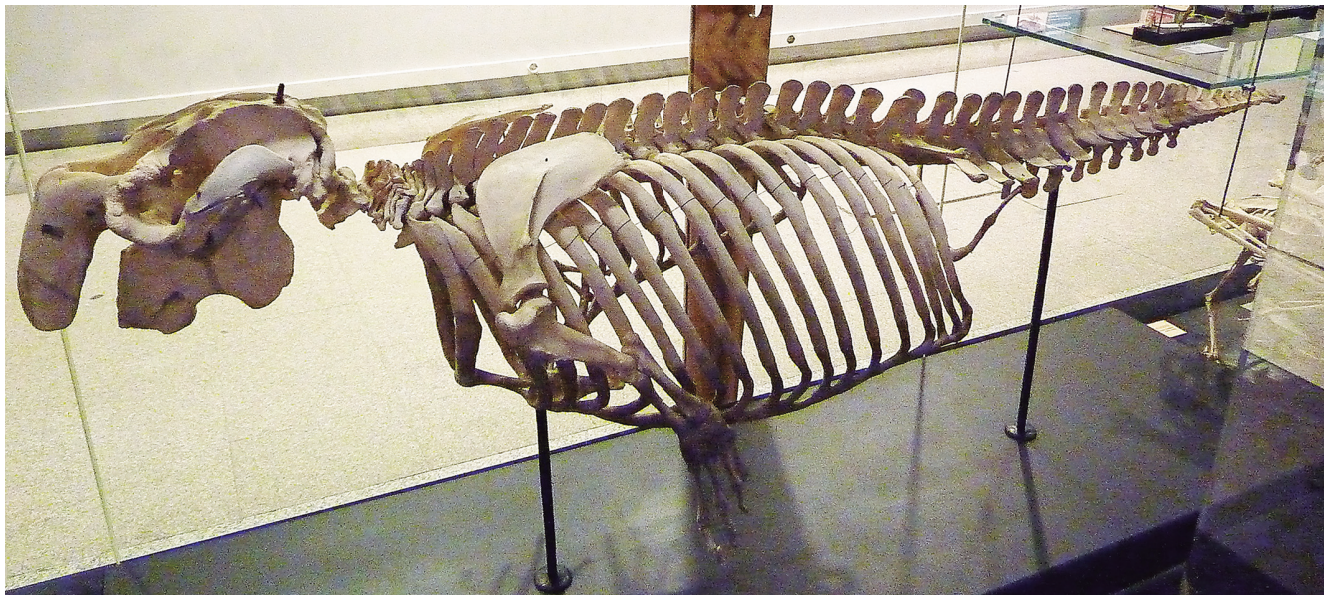


Figura 1. Esqueleto de un dugongo (*Dugong dugon*) del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN-M4551).

en forma de pala. Además, los sirenios actuales carecen de extremidades posteriores externas, las cuales han quedado reducidas a una pelvis, y en ocasiones un fémur, vestigiales. Esta reducción de las extremidades posteriores permite mejorar la hidrodinámica del cuerpo, al favorecer un eje corporal horizontal (Domning, 2000) (Figura 1).

El desarrollo de huesos muy engrosados y densos en los que desaparece la cavidad medular es uno de los caracteres que definen al grupo de los sirenios. El engrosamiento del córtex del hueso se conoce como paquiostosis, y el reemplazamiento del tejido esponjoso por un tejido compacto se denomina osteosclerosis. El desarrollo de ambos procesos en el tejido óseo se conoce como paquiosteoesclerosis (Buffrenil *et al.*, 2010). Estas modificaciones histológicas son características de nadadores lentos a poca profundidad (Domning, 2000), como sucede en los sirenios. La paquiosteoesclerosis se desarrolla principalmente en el cráneo, las costillas (Figura 2) y las espinas de las vértebras del tórax (Buffrenil *et al.*, 2010), es decir, en la parte anterior del cuerpo. El engrosamiento de los huesos hace que la parte anterior del cuerpo pese más, permitiendo hundir el tórax y de esta forma compensar la flotabilidad de los pulmones a poca profundidad (Domning, 2000). La paquiostosis ya está presente en los fósiles de sirenios del Eoceno medio, mientras que la osteosclerosis no se desarrolla por completo hasta finales del Eoceno, aunque ya se observa en fósiles del Luteciense (Buffrenil *et al.*, 2008, 2010).

### Los sirenios del Eoceno

Los sirenios, como el resto de los mamíferos placentarios, se diversificaron rápidamente en el Eoceno (véase Badiola *et al.* en este volumen) y colonizando los mares tropicales (Domning *et al.*, 2010). En este periodo surgen tres familias de sirenios: los prorastó-

midos, los protosirénidos y los dugónguidos (Figura 3) que reflejan distintas fases de evolución del grupo, desde formas con un modo de vida anfibio a formas totalmente acuáticas. Las dos primeras familias se extinguen en el Eoceno superior, mientras que los dugónguidos llegan hasta la actualidad. La familia que incluye a los manatíes actuales (*Trichechus*) aparece en Europa a finales del Oligoceno. Los sirenios más primitivos que se conocen pertenecen a la familia Proreomidae procedentes del Eoceno inferior y medio de Florida y Jamaica (Savage *et al.*, 1994; Domning, 2001b). Estos sirenios basales eran formas cuadrúpedas con un modo de vida anfibio. Uno de los sirenios que mejor se conoce es el prorastómido *Pezosiren portelli* (Domning, 2001b) depositado en la *Smithsonian National Museum of Natural History* (Washington, DC). Aunque *Pezosiren* presenta claras adaptaciones a la vida acuática, como un esqueleto paquiosteosclerótico o las narinas retraídas, presenta un sacro multivertebral y una pelvis similares a los de los mamíferos terrestres, y conserva unas extremidades posteriores completas y funcionales (Domning, 2001b). Además de los fósiles de prorastómidos procedentes de la costa oeste del Atlántico, en los últimos años se han recuperado elementos postcraneales aislados asignados a prorastómidos en el continente africano (Benoit *et al.*, 2012; Hautier *et al.*, 2012). Los protosirénidos son formas más derivadas que ya están presentes en las costas norte y sur del Tetis a principios del Eoceno medio (Luteciense) (Domning, 1996). Estos sirenios, aún cuadrúpedos, presentan una única vértebra sacra, una reducción del tamaño de las extremidades posteriores y modificaciones en la pelvis, tales como, la desaparición de la articulación sacroilíaca o una reducción de la sínfisis púbica (Domning, 2000). Algunos autores proponen que los protosirénidos se desplazarían de un modo similar al de los pinnípedos (Domning y Gingerich, 1994). Los dugónguidos, ya en el Eoceno, son animales totalmente acuáticos con una morfología corporal fusiforme y carecen de extremidades posteriores



externas. En la pelvis, el acetábulo reduce su tamaño considerablemente y el foramen obturador es vestigial o ha desaparecido. Además, ya poseen colas bilobuladas que funcionarían como el principal órgano para propulsarse en el agua (Domning, 2000). Los fósiles de dugónguidos más antiguos que se conocen proceden del Luteciense de las costas norte y sur del Tetis (Domning, 1996).

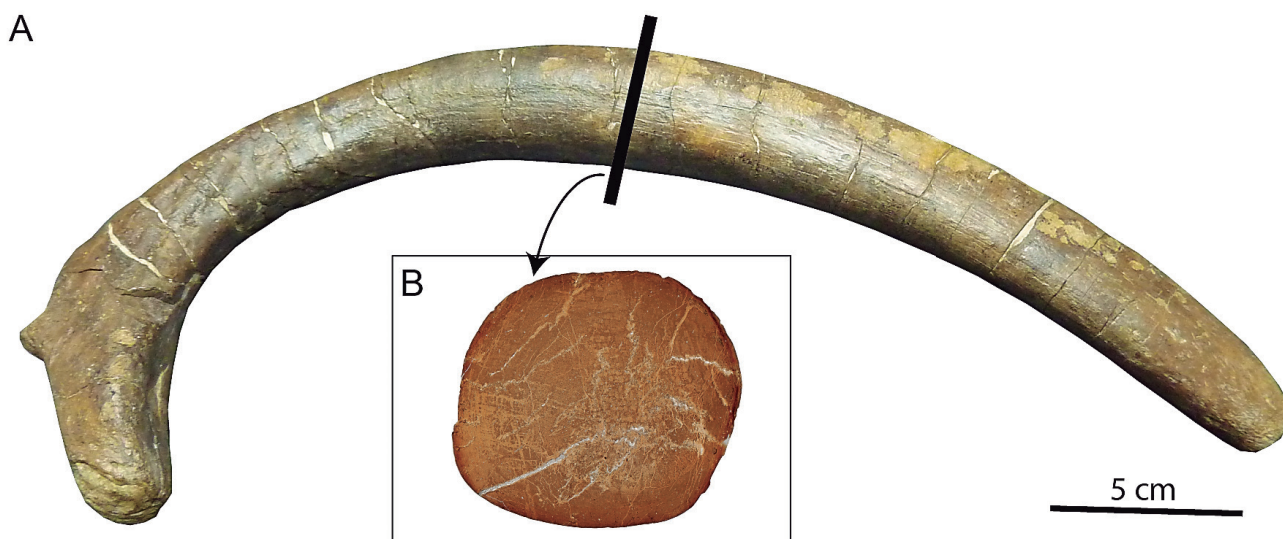
Los sirenios en el Eoceno habitaban en la costa oeste del océano Atlántico y en las costas norte y sur del antiguo mar de Tetis que separaba Europa y Asia del continente africano (Domning *et al.*, 2010). Algunos autores proponen la existencia de una diferenciación a nivel de género entre las faunas de sirenios del norte del Tetis (Europa) y las del sur (África) durante el Eoceno y el Oligoceno (Sagne, 2001b; Bajpai *et al.*, 2009). Los géneros europeos incluirían a *Sirenavus* y *Anisosiren* en Hungría, «*Halitherium*» en Francia y el Oligoceno de Alemania, Austria y Bélgica, y *Prototherium* en España e Italia (Domning, 1996). En África se encuentran los géneros *Eotheroides* y *Eosiren* (Domning *et al.*, 2010). Esta diferenciación se observa sólo en dugónguidos, ya que los protosirénidos estarían presentes en ambos márgenes del antiguo mar del Tetis: *Protosiren* en Egipto y Pakistán (Domning, 1996), *Lybisiren* en Libia (Domning *et al.*, 2017) y *Ashokia* en la India (Bajpai *et al.*, 2009). Hasta el momento, todos los fósiles de sirenios del Eoceno encontrados en Europa han sido asignados a dugónguidos (Astibia *et al.*, 2010 y referencias), con la excepción de algunos restos fragmentarios de afinidad incierta (Domning, 1996). El registro fósil y el conocimiento de la paleobiodiversidad de sirenios del Eoceno del norte del Tetis es mucho más escaso que el del sur, especialmente en el Eoceno medio. Sin embargo, los nuevos hallazgos fósiles del Luteciense de los Pirineos occidentales y áreas anexas están permitiendo ampliar

el conocimiento de su diversidad a ambos lados del Tetis.

### El registro fósil de sirenios en la península ibérica

La existencia de fósiles de sirenio en la península ibérica es ampliamente conocida desde el siglo XIX. En 1881, Mauretta y Thos mencionan el descubrimiento de un bloque con dientes y huesos atribuidos a sirenios en las Memorias del Mapa Geológico de España. El material procedía de una cantera situada al sur de Villafranca del Penedés (Barcelona) de la época del Mioceno. Este descubrimiento será el precedente de los numerosos fósiles de sirenios recuperados desde entonces en el este y el noreste peninsular.

Los fósiles de sirenios más antiguos conocidos son del Eoceno (Astibia *et al.*, 2010). Bataller (1956) en su trabajo «Contribución al conocimiento de los vertebrados terciarios en España» realiza una recopilación de las localidades con restos de sirenio del Eoceno conocidas hasta ese momento y concentradas principalmente en la provincia de Barcelona. Los fósiles, en su mayoría costillas y vértebras, son asignados al género *Halitherium* y se les atribuye una edad Luteciense (Eoceno medio). En 1989, Pilleri, Biosca y Via elaboran una nueva revisión de los fósiles de sirenio denominada «The tertiary sirenia of Catalonia», en la que reestudian los fósiles anteriormente mencionados. Los autores identifican numerosos restos postcraneales como pertenecientes a *Prototherium*, género endémico de la costa norte del Mediterráneo. La edad de los materiales descritos es, en su totalidad, Bartonense (Eoceno medio), con la excepción de varias vértebras torácicas procedentes de Castellolí (Barcelona) de edad Priabonense (Eoceno superior). En este



**Figura 2.** Costilla media de sirenio (A, MPZ 2017/35) y sección de ésta (B), recuperada en el yacimiento Luteciense (Eoceno medio) de Castejón de Sobrarbe (cuenca de Ainsa, Huesca).

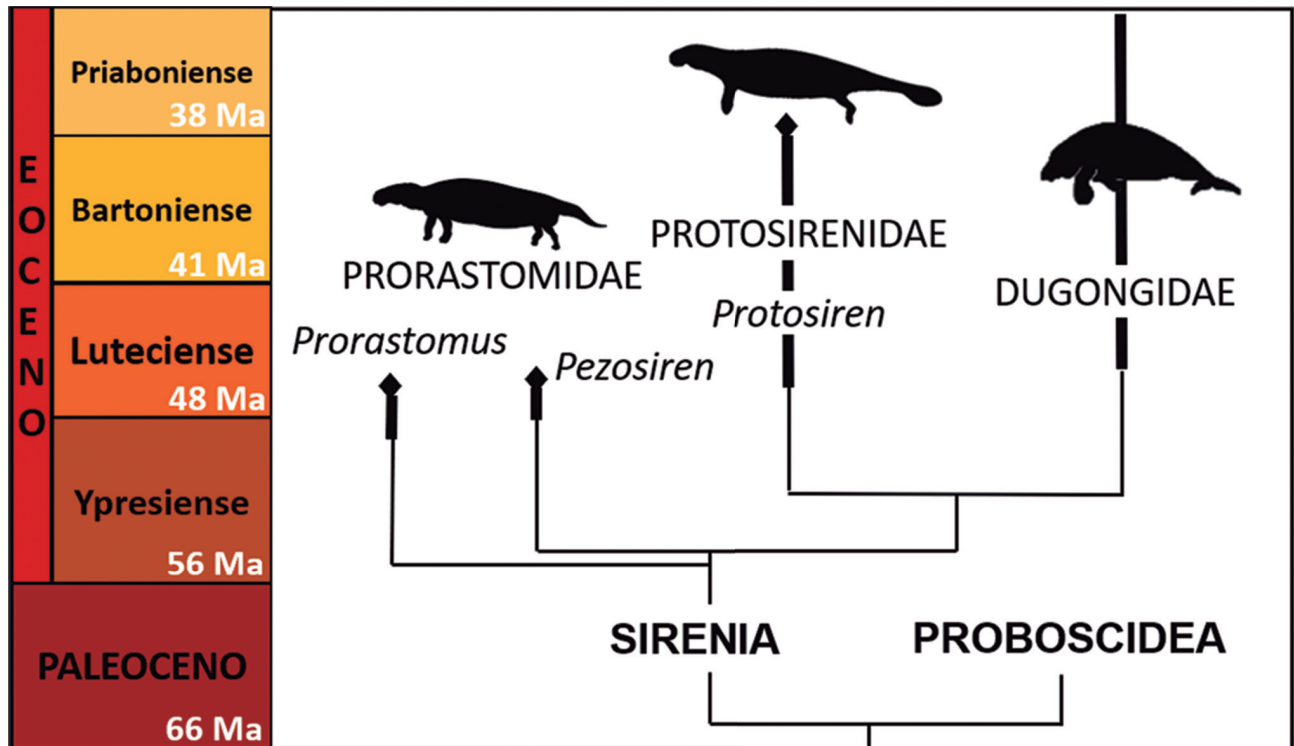


Figura 3. Filogenia de las familias del Orden Sirenia para el Eoceno. Los diamantes indican familias extintas y la línea engrosada indica el rango estratigráfico. Figura modificada de Domning *et al.* (2010).

trabajo Pilleri *et al.* (1989) describen por primera vez dos especies nuevas de sirenios del Eoceno de la península, *Prototherium montserratense* y *Prototherium solei*. *Prototherium montserratense* se define a partir de un esqueleto parcial, embebido en roca, procedente de la localidad de Castells i Vilar, en las cercanías de la sierra de Montserrat. *Prototherium solei* se define a partir de restos craneales y postcraneales recuperados en la localidad barcelonesa de Tona. Todo el material asignado a estas dos especies se encuentra depositado en el Museu Geològic del Seminari de Barcelona. La validez de estas especies ha sido discutida por numerosos autores (Domning, 1996; Sagne, 2001b; Balaguer y Alba, 2016). Domning (1994) considera que *Prototherium montserratense* y *Prototherium solei* no son especies nuevas y asigna el material a «*Prototherium*» *intermedium*, especie definida en el Priaboniense (Eoceno superior) de Italia (Bizzotto, 1983), mientras que para Bizzotto (2005) son subespecies de «*Prototherium*» *intermedium*. Galobart *et al.*, 1992 publican el descubrimiento de restos de sirenio en el valle de Llémena (Gerona). Recientemente se han descrito nuevos fósiles del género *Prototherium* en Cataluña (Tona, Barcelona), de edad Bartoniense (Eoceno medio), que han sido asignados a la nueva especie *Prototherium ausetanum* Balaguer y Alba, 2016, descrita a partir de un cráneo y numerosos restos postcraneales, estos últimos aún sin publicar. Voss y Hampe (2017) describen un cráneo parcial conservado en una baldosa del pavimento de la ciudad de Gerona, preliminarmente atribuido al género *Prototherium*.

En las áreas surpirenaicas centrales y occidentales, los fósiles de sirenios hallados han sido hasta hace poco mucho más escasos. En la cuenca de Jaca (Hues-

ca), en los depósitos eocenos de Santa Cilia de Jaca, se describieron dos vértebras caudales de un sirenio indeterminado (Pilleri *et al.*, 1989; Astibia *et al.*, 1999). Otros restos postcraneales fueron también hallados en las formaciones geológicas del Eoceno medio-superior de la cuenca de Pamplona (Astibia *et al.*, 1999; Astibia *et al.*, 2005, 2006; Astibia *et al.*, 2010). Estos fósiles, junto con los últimos hallazgos y estudios del material Luteciense de los Pirineos occidentales (sierras de Urbasa y Andia en Navarra) y cuencas anexas (cuenca de Ainsa en Huesca) están permitiendo ampliar el conocimiento de la paleobiodiversidad de sirenios eocenos del dominio pirenaico, destacando por su importancia los fósiles hallados en Huesca, en el Geoparque Mundial de la UNESCO Sobrarbe-Pirineos (Comarca de Sobrarbe) (Díaz-Berenguer *et al.*, 2017). Estos últimos se han asignado a una nueva especie de sirenio (Díaz-Berenguer *et al.*, 2018), la más antigua que se conoce en Europa occidental, como veremos en el siguiente apartado.

Los restos de sirenios del Mioceno son también muy abundantes en la costa este de la península ibérica. Bataller (1956) describe numerosos yacimientos con restos craneales y postcraneales de sirenio, en las provincias de Barcelona (cuenca del Vallés Penedés) y Tarragona (cuenca del Camp), asignados al género *Ha-*

*litherium*. Este género es específico del Eoceno superior y del Oligoceno de Europa por lo que Pilleri *et al.* (1989), en su revisión de los sirenios del Terciario de Cataluña, cambia la asignación taxonómica de estos materiales. Los restos postcraneales son clasificados como sirenia *incertae sedis*, mientras que los restos craneales y dentales son asignados al género *Metaxytherium*. Cabe destacar la publicación de una nueva especie, *Metaxytherium catalaunicum* (Pilleri *et al.*, 1989), a partir de un cráneo completo, una mandíbula y restos del esqueleto axial recuperados en una cantera de la localidad de Olérdola (Comarca del Alto Penedés, Barcelona). Posteriormente Domning (1996) reasigna estos restos al taxón *Metaxytherium medium*. En 1990 Pilleri describe un endocráneo de *Metaxytherium* recuperado en Cerro Gordo (Almería). Del Mioceno superior se conocen costillas y vértebras procedentes de la localidad alicantina de Crevillente (Sendra Sáez, 1998), y varios fragmentos craneales, costillas y vértebras en Paterna (Valencia) asignados también a *Metaxytherium* (Sendra y Fortea Soler, 2013). Pilleri *et al.* (1989) enumeran varias localidades con restos de sirenios del Mioceno en las Islas Baleares entre los que destacan un fragmento mandibular de *Metaxytherium*

procedente de Muro (Mallorca), un incisivo y numerosas costillas y vértebras en San Morello (Mallorca), y restos craneales y postcraneales aislados en Sant Lluís (Menorca).

Los fósiles de sirenios del Plioceno son escasos en la península ibérica. En la provincia de Almería (cuenca de Vera) se conocen restos postcraneales de sirenio que incluyen vértebras, costillas y una escápula (Sendra *et al.*, 1998) y fragmentos craneales de *Metaxytherium* (Sendra y Fortea Soler, 2013), ambos del Plioceno inferior. Sendra *et al.* (1999) describen un cráneo completo de sirenio del Plioceno inferior asignado a *Metaxytherium serresii* procedente de la cuenca del Mar Menor en Pilar de la Horadada, Alicante.

### El registro fósil de sirenios en los Pirineos occidentales y áreas anexas

Se han recuperado fósiles de sirenios del Lutecien y Bartonien (Eoceno medio) en las cuencas de Jaca-Pamplona (Navarra y Huesca) y Ainsa (Huesca), y en las sierras de Urbasa y Andia (Navarra) (Figura 4B).

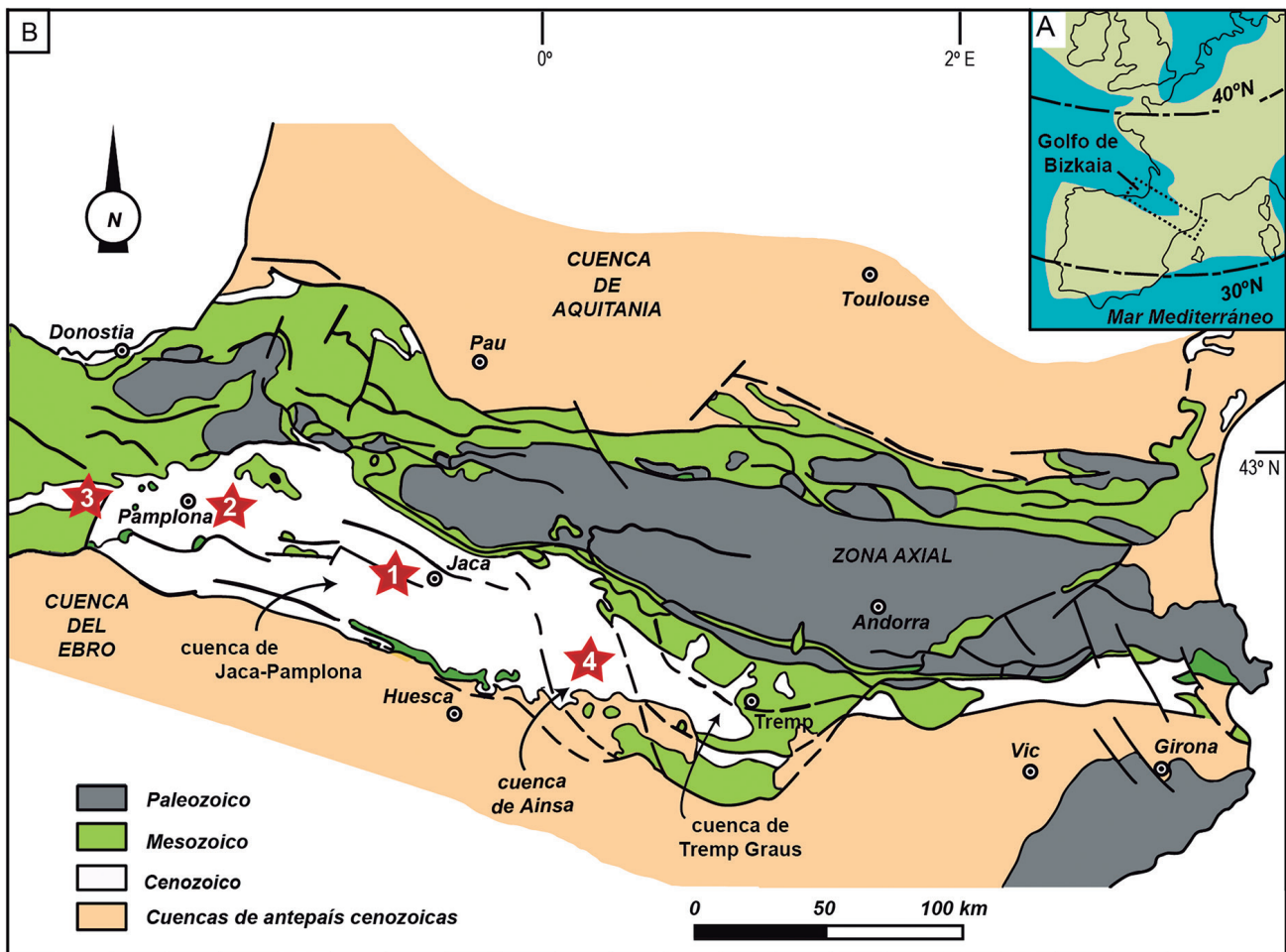
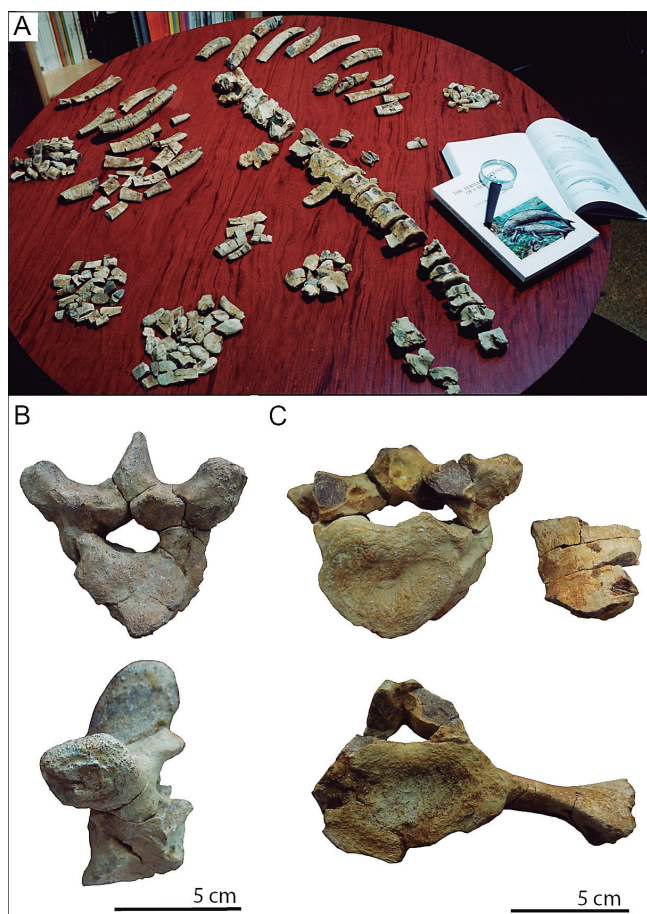


Figura 4. A: paleogeografía del noroeste de la península ibérica durante el Paleógeno, con la localización del área de estudio (recuadro B). B: mapa geológico de los Pirineos occidentales y áreas anexas, y la localización de los afloramientos que han proporcionado fósiles de sirenios marcadas con estrellas. 1, Santa Cilia de Jaca; 2, Ardanatz y Uztarrotz; 3, Arrasate y Lezaun; 4, Castejón de Sobrarbe. A: modificado de Astibia *et al.* (2010); B: modificado de Mochales *et al.* (2010).





**Figura 5.** Fósiles de sirenios del Eoceno medio (Bartoniense) de la cuenca de Pamplona (Navarra). **A:** restos de vértebras y costillas recuperados en Ardanatz (Fotografía: H. Astibia); **B:** vértebra torácica de Uztarrotz en vista anterior y lateral; **C:** vértebra torácica y sacra, en vista anterior, y fragmento de espina neural, en vista lateral de Ardanatz.

Durante gran parte del Eoceno la placa ibérica estaba separada de la europea por un brazo de mar, a una paleolatitud de  $35^\circ$  (Figura 4A). Este golfo, conocido como golfo de Bizkaia, se abría por el noroeste hacia el Océano Atlántico y estaba delimitado al este por la emergencia de la cordillera pirenaica (Plaziat, 1981). El Eoceno es un periodo caracterizado por un clima cálido con temperaturas muy superiores a las actuales (véase Payros y Ortiz en este volumen). En este contexto climático y geológico es en el que se forman las áreas geológicas arriba mencionadas.

El primer resto fósil de sirenio de los Pirineos occidentales fue descrito en la localidad navarra de Ardanatz de Egüés (Eguesibar) (Astibia *et al.*, 1999). Se trata de un centro vertebral caudal recuperado en los niveles transicionales entre las formaciones Areniscas de Ardanatz y Margas de Ilundain, de la cuenca de Pamplona, de edad Bartoniense inferior (biozona SBZ17). Estos niveles se corresponden con un ambiente sedimentario de plataforma somera restringida. La vértebra de Ardanatz muestra similitudes morfológicas con vértebras del dugónguido *Prototherium* descrito en Pilleri *et al.* (1989), pero al tratarse de un resto aislado y

fragmentario se ha clasificado como Sirenia indet., sin poder realizar una asignación taxonómica más concreta (Astibia *et al.*, 1999).

Unos años más tarde, en otro punto de la localidad de Ardanatz de Egüés, se describieron nuevos fósiles (Astibia *et al.*, 2005, 2006). Se trata de una serie vertebral compuesta por vértebras torácicas, una vértebra sacra, y numerosas caudales, así como fragmentos de costillas, posiblemente pertenecientes a un mismo individuo (Figura 5A). En otra localidad cercana, en Uztarrotz, en la Formación Margas de Pamplona, se encontraron una treintena de fósiles de sirenios del Bartoniense inferior, entre los que se distinguen varias vértebras torácicas completas (Figura 5B), cuerpos vertebrales y fragmentos de vértebras y costillas pertenecientes a un único individuo (Astibia *et al.*, 2005, 2006). La Formación Margas de Pamplona se encuentra estratigráficamente por debajo de la formación Areniscas de Ardanatz y se depositó en un ambiente de prodelta. Tanto los fósiles de Uztarrotz como los de Ardanatz fueron atribuidos provisionalmente a la familia Dugongidae, pero Astibia y colaboradores resaltan la posibilidad de que se trate de un dugónguido basal próximo al género *Prototherium* (Astibia *et al.*, 2005, 2006). Del estudio sedimentológico y paleontológico (Astibia *et al.*, 2005) se interpreta que los fósiles de Uztarrotz son adémicos, es decir, no se han registrado en el hábitat donde vivieron los sirenios (*sensu* Fernández-López, 2000), mientras que los restos de Ardanatz serían démicos, registrados en el mismo lugar donde vivieron, aunque desde el punto de vista tafonómico no corresponderían a restos autóctonos (registrados en el mismo lugar donde fueron producidos, *sensu* Fernández-López, 2000).

Los nuevos hallazgos de sirenios del Eoceno medio en el yacimiento de Castejón de Sobrarbe (cuenca de Ainsa, Geoparque Mundial de la UNESCO Sobrarbe-Pirineos, Huesca) están permitiendo realizar una revisión del material de Navarra. Los resultados preliminares se detallan a continuación. La morfología de la vértebra sacra recuperada en Ardanatz (AR1.9) permite apoyar la hipótesis taxonómica propuesta por Astibia *et al.* (2005, 2006). Esta vértebra presenta unos procesos transversos muy alargados con respecto al tamaño del centro vertebral y no se aprecian las facetas de articulación con otras vértebras sacras (Figura 5C), lo que indicaría que en este sirenio el sacro se compone de una única vértebra, como sucede en los protosirénidos y los dugónguidos, y a diferencia del sacro mutivertebral con procesos transversos cortos de los prorastómidos (Domning, 2001b). Además, estos procesos poseen unos extremos fuertemente engrosados dorsoventralmente similares a los de los dugónguidos *Eotheroides sandersi* y *Eosiren libyca* del Priaboniense de Egipto (Zalmout y Gingerich, 2012, figs. 52 y 72). Los extremos de los procesos transversos de los protosirénidos carecen de un engrosamiento tan acusado (Domning y Gingerich, 1994, fig.7; Gingerich *et al.*, 1995, fig.7). En

Castejón de Sobrarbe se ha recuperado una vértebra sacra que presenta una morfología diferente a la vértebra de Ardanatz. Los procesos transversos son más robustos y proporcionalmente más cortos, y sus extremos son procesos más engrosados dorsoventralmente (Díaz-Berenguer *et al.*, 2018). La ausencia de otras vértebras sacras en el registro de sirenios del Eoceno de Europa impide realizar comparaciones con los taxones europeos.

Las vértebras torácicas de Ardanatz presentan un tamaño mayor que las de Uztarrotz (Astibia *et al.*, 2006, tablas 1 y 2), pero esta no es la única diferencia entre las vértebras recuperadas en ambas localidades. La morfología de las espinas vertebrales es diferente. Los fósiles de Uztarrotz tienen espinas muy bajas con una forma casi triangular, con el ápice y el borde posterior redondeados (Figura 5B) similares a las descritas en *Prototherium solei* (Pilleri *et al.*, 1989). Las vértebras de Ardanatz carecen de sus espinas vertebrales, pero se han recuperado algunos fragmentos del comienzo de la espina neural que indican que este sirenio poseía unas espinas anchas anteroposteriormente y con un borde posterior recto (Figura 5C). Su morfología es subrectangular, diferente a la de *Prototherium* y similar a la de otros géneros de sirenios del Eoceno como *Eosiren* o *Eotheroides* (Zalmout y Gingerich, 2012), o la nueva especie de sirenio descrita en Sobrarbe. En resumen, los fósiles de Uztarrotz pertenecerían a un dugónguido basal cercano a *Prototherium*, mientras que los restos de Ardanatz podrían pertenecer a otra especie diferente de dugónguido.

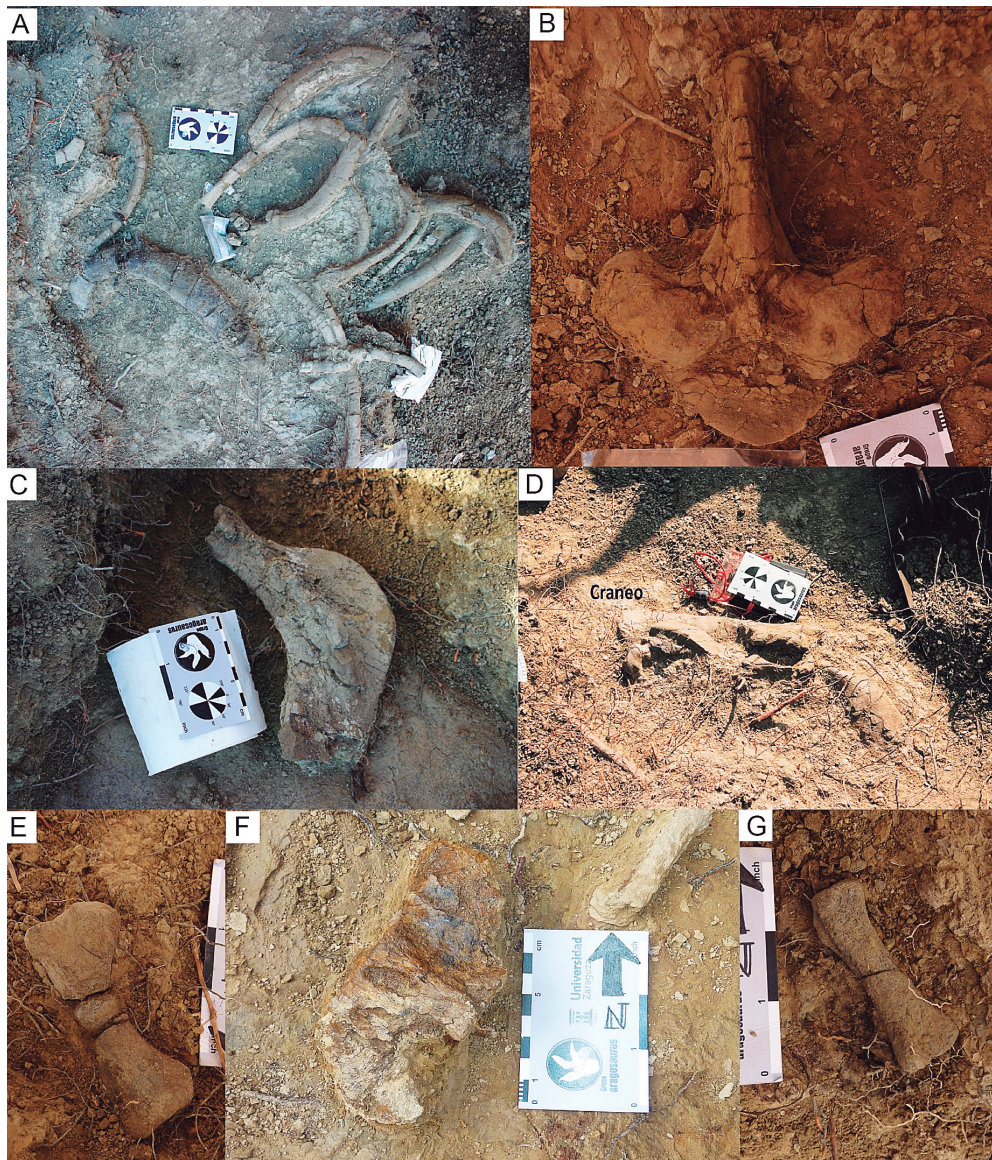
Más al oeste en la provincia de Navarra, existen otras dos localidades con restos de sirenios, Arrasate y Lezaun (Astibia *et al.*, 2010). Geológicamente, los restos se recuperaron en la Formación Calizas de Urbasa-Andia en las mesetas de las sierras de Urbasa y Andia, respectivamente. Esta formación se depositó en un ambiente de rampa carbonatada en el margen sur del golfo marino anteriormente mencionado. La edad de los fósiles de Lezaun es Luteciense superior (Eoceno medio) y se corresponden con la biozona SBZ16 (Luteciense superior, Eoceno medio). Los fósiles procedentes de Arrasate se relacionan con las biozonas SBZ16-SBZ17 (Luteciense superior-Bartoniense inferior, Eoceno medio). Los fósiles de sirenio encontrados en Arrasate y Lezaun son especialmente interesantes por tratarse, en el momento de su descripción, de los restos de sirenios más antiguos del oeste de Europa (Astibia *et al.*, 2010). Tanto los restos de Arrasate como los de Lezaun fueron asignados a dugóngidos indeterminados.

El material fósil recuperado en Arrasate consiste en dos atlas, fragmentos de costillas y la mitad proximal de un húmero. El atlas tiene especial interés ya que su morfología general recuerda a los atlas de prarastómidos descritos por Savage *et al.* (1994). Aunque de menor tamaño y con unos procesos transversos más redondeados, el atlas de Arrasate posee una anchura significativamente mayor que su altura, como sucede

en los atlas de prarastómidos, pero carece del proceso ventrolateral típico de los procesos transversos de este grupo (Savage *et al.*, 1994). Por otra parte, la mitad proximal del húmero derecho recuperada se asemeja más al húmero de *Halitherium taulannense* (Sagne, 2001a) que a los de *Prototherium* (Pilleri *et al.*, 1989) por su robustez y morfología general (Astibia *et al.*, 2010). Las costillas recuperadas en Lezaun presentan unas características histológicas similares a las de *Prototherium montserratense* del Bartonienense de Cataluña y otros dugóngidos del Bartonienense de la cuenca de Pamplona (Astibia *et al.*, 2010). Esta observación ha permitido conocer que los sirenios ya habían comenzado a desarrollar la paquiosteosclerosis en el Eoceno medio (Buffrénil *et al.*, 2008). Los fósiles recuperados en Ardanatz, Uztarrotz, Lezaun y Arrasate se encuentran temporalmente en la Universidad del País Vasco (UPV/EHU) hasta que su estudio se complete.

En la parte más occidental de la cuenca de Jaca-Pamplona se localiza la cuenca de Aínsa, en la que se está recuperando una de las mejores colecciones fósiles de sirenios del Eoceno (Badiola *et al.*, 2011). Los fósiles proceden de la localidad de Castejón de Sobrarbe, anteriormente mencionada (Figura 4). Geológicamente, los materiales se localizan en los niveles superiores de la Formación Sobrarbe (cuenca de Aínsa, Huesca). La edad del yacimiento es Luteciense medio (biozona SBZ15, Eoceno medio) (Díaz-Berenguer *et al.*, 2015) siendo estos fósiles más antiguos que el material navarro descrito anteriormente. Por el momento, se han recuperados más de 300 fósiles de sirenios entre los que se incluyen tres cráneos, numerosas vértebras de toda la serie vertebral, costillas, y huesos de la cintura escapular y pélvica y de las extremidades anteriores y posteriores, pertenecientes al menos a seis individuos entre juveniles y adultos (Figura 6). Esta colección fósil, depositada en el Museo de Ciencias Naturales de Zaragoza (véase Canudo, en este volumen), se está estudiando en el contexto de la tesis doctoral de uno de los autores de este trabajo (E. D-B.) y está permitiendo conocer el esqueleto prácticamente completo de un nuevo sirenio basal, *Sobrarbesiren cardieli*, el primero del registro fósil de Europa con extremidades posteriores funcionales (Díaz-Berenguer *et al.*, 2018). El estudio morfofuncional de su esqueleto, además, podrá ampliar el conocimiento de las adaptaciones morfológicas sufridas en las primeras fases de evolución del grupo. En la provincia de Huesca existen otras dos localidades del Luteciense con fósiles de sirenios, cuyo estudio está en curso. Cerca de la localidad de Arguis, en la Formación Guara, se ha encontrado un fragmento de costilla paquiosteoesclerótica y en los alrededores de Jánovas, en la Formación Sobrarbe, se ha recuperado un esqueleto parcial articulado (Díaz-Berenguer *et al.*, 2017). La colaboración entre los equipos de investigación Aragosaurus-IUCA de la Universidad de Zaragoza y el grupo de Paleontología de Vertebrados del Dr. Astibia de la Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea está dando interesantes resultados para





**Figura 6.** Fotografías en el afloramiento de algunos de los fósiles de sirenios recuperados en el yacimiento Luteciense (Eoceno medio) de Castejón de Sobrarbe (cuenca de Ainsa, Huesca). A: acumulación de costillas; B: vértebra torácica en vista anterior; C: escápula en vista lateral; D: cráneo; E: húmero de juvenil; F: vértebra caudal en vista ventral; G: metápodo en vista palmar. Fotografías: A. Badiola y E. Díaz-Berenguer.

la ampliación del conocimiento del registro fósil y la paleobiodiversidad de sirenios eocenos de la península ibérica, y se está valorando positivamente, desde un punto de vista patrimonial, el potencial de los Pirineos occidentales y cuencas anexas como punto clave para la comprensión de las primeras etapas de evolución de estos mamíferos acuáticos durante el Eoceno.

## Conclusiones

El hallazgo y estudio de los fósiles de sirenios del Eoceno realizados en los Pirineos occidentales y áreas anexas están permitiendo ampliar el conocimiento del registro fósil y la paleobiodiversidad de sirenios eocenos de la costa Atlántica nororiental (Golfo de Bizkaia). El dominio pirenaico contiene uno de los registros fósiles más completos de sirenios eocenos de Europa. Los restos re-

cuperados en Navarra abarcan desde el Luteciense superior al Bartonense inferior (Eoceno medio, biozonas SBZ 16 y 17). Aunque por el momento no se han encontrado restos craneales, el material postcraneal, principalmente costillas y vértebras, podría corresponder a dos especies diferentes. En el Geoparque Mundial de la UNESCO Sobrarbe-Pirineos (Huesca) se encuentran varias localidades del Luteciense (biozona SBZ 15) en las que se han recuperado los restos más antiguos de sirenios de Europa. Además, los más de 300 restos craneales y postcraneales recuperados en la localidad de Castejón de Sobrarbe pertenecientes al menos a 6 individuos, entre juveniles y adultos, se han asignado a una nueva especie de sirenio basal, *Sobrarbesiren cardieli* (Díaz-Berenguer *et al.*, 2018).

Los resultados del estudio del registro fósil del dominio pirenaico indican que en el antiguo golfo marino de Bizkaia, que separaba la placa ibérica de la europea en el



Eoceno inferior y parte del Eoceno medio, habitaban varias especies de dugónidos y otra forma más basal, en distintos estados de adaptación al medio acuático, como ocurre en otras localidades coetáneas en el sur del mar de Tetis. El estudio de los fósiles de sirenios de los Pirineos occidentales y cuencas anexas, que se está realizando en colaboración entre investigadores de las universidades de Zaragoza (UZ) y del País Vasco (UPV/EHU), indican que la abundancia, diversidad y disparidad de sirenios del Eoceno del norte del Tetis fue mucho más amplia que la que se ha documentado hasta ahora, lo que convierte a los Pirineos occidentales y áreas anexas en un punto de referencia mundial para el estudio de la evolución de los sirenios.

### Agradecimientos

Nuestro más sincero agradecimiento a todas las personas que han participado en los trabajos de campo en el área de estudio y especialmente en las campañas de excavación de los fósiles de vertebrados de Castejón de Sobrarbe (Huesca). Damos las gracias a D. Domning (Museo Nacional de Historia Natural Smithsonian, Washington DC), C. Sagne (Museo Nacional de Historia Natural, París), P. Brewer (Museo de Historia Natural, Londres), M. Gasparik (Magyar Természet Tudományi Museum, Budapest), L. Kordos y L. Makádi (Magyar Földtani és Geofizikai Intézet, Budapest), y T. Schossleitner (Museum für Naturkunde, Berlín) por su ayuda para acceder a las colecciones consultadas, y especialmente al Dr. Domning por sus consejos y comentarios durante nuestra (E. D.-B. y A.B.) estancia en Washington DC. Los autores de este trabajo le damos las gracias también al Dr. Javier Elorza Zanduetta por su ayuda en el estudio mineralógico de los fósiles de sirenios. Las investigaciones han sido financiadas por ayudas y proyectos de investigación de diversas instituciones: Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2010-18851/BTE, CGL2013-47521-P y CGL2017-85038-P, MINECO/FEDER, UE), Grupos de investigación del Gobierno Vasco/Eusko Jaurlaritz (IT834-13 y IT1044-16, éste último financiado por la Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea, PPG17/05), Gobierno de Aragón («Grupos Consolidados» y ayudas de la Dirección General de Patrimonio de Aragón/DGA) y Geoparque Mundial de la UNESCO Sobrarbe-Pirineos (ayudas y becas de investigación del Comisión de Estudios del Sobrarbe/CES). Les agradecemos enormemente a Jesús Cardiel Lalueza, natural de La Mata (Abizanda, Ainsa-Sobrarbe, Huesca), y a los aficionados navarros José Luis Belzunegi, Gustavo Gaspar y Patxi del Rosario, por su ayuda en el campo y por la disposición de los fósiles para su estudio. Andrés Escapa Cardiel permitió el acceso a su terreno para la realización de las campañas de excavación en Castejón de Sobrarbe.

### Bibliografía

Astibia, H., Murelaga, X., Payros, A., Pereda-Suberbiola, 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. y Tosquella, J. (2005). Sedimentology and taphonomy of sirenian remains from the Middle Eocene of the Pamplona Basin (Navarre, western Pyrenees). *Facies*, 50, 463-75.

Astibia, H., Pereda-Suberbiola, X., Bardet, N., Payros, A., Berreteaga, A. y Badiola, A. (2006). Nuevos fósiles de sirenios en el Eoceno medio de la Cuenca de Pamplona (Navarra). *Revista Española de Paleontología*, 21, 79-91.

Astibia, H., Bardet, N., Pereda-Suberbiola, X., Payros, A., De Buffrénil, V., Elorza, J., Tosquella, J., Berreteaga, A. y Badiola, A. (2010). New fossils of Sirenia from the middle Eocene of Navarre (Western Pyrenees): the oldest West European sea cow record. *Geological Magazine*, 147 (5), 665-673.

Badiola, A., Pereda-Suberbiola, X., Bardet, N., Astibia, H., Berreteaga, A., Canudo, J.I. y Cuenca-Bescos, G. (2011). Eocene mammalian fossil record and biodiversity from Iberia: new primate and sirenian discoveries and palaeobiogeographic implications. *22nd International Senckenberg Conference Frankfurt am Main*, 15th-19th November 2011, Conference Abstract volume, pp. 27-28.

Bajpai, S., Domning, D. P., Das, D.P., y Mishra, V. P. (2009). A new middle Eocene sirenian (Mammalia, Protosirenidae) from India. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 252 (3), 257-267.

Balaguer, J. y Alba, D.M. (2016). A new dugong species (Sirenia, Dugongidae) from the Eocene of Catalonia (NE Iberian Peninsula). *Comptes Rendus Palevol*, 15 (5), 489-500.

Bataller, J.R. (1956). Contribución al conocimiento de los vertebrados terciarios de España. *Cursillos y Conferencias del Instituto «Lucas Mallada»*, 3, 11-28.

Benoit, J., Adnet, S., El Mabrouk, E., Khayati, H., Ali, M.B.H., Marivaux, L., Merzeraud, G., Merigeaud, S., Vianey-Liaud, M. y Tabuce, R. (2013). Cranial remain from Tunisia provides new clues for the origin and evolution of Sirenia (Mammalia, Afrotheria) in Africa. *PLoS One*, 8(1), p.e 54307.

Bizzotto, B. (1983). *Prototherium intermedium* n. sp. (Sirenia) dell' Eocene Superiore di Possagno e proposta di revisione sistematica del taxón *Eotheroides* Palmer, 1899. *Mem. Ist. Geol. Mineral. Univ. Padova*, 36, 95-116.

Bizzotto, B. (2005). La struttura cranica di *Prototherium intermedium* (Mammalia: Sirenia) dell' Eocene superiore Veneto. Nuovi contributi alla sua anatomia e sistematica. *Società Veneziana di Scienze Naturali Lavori*, 30, 107-125.

De Buffrénil, V., Astibia, H., Pereda Suberbiola, X., Berreteaga, A., y Bardet, N. (2008). Variation in bone histology of middle Eocene sirenians from western Europe. *Geodiversitas*, 30 (2), 425-432.

De Buffrénil, V., Canoville, A., D'Anastasio, R., y Domning, D.P. (2010). Evolution of sirenian pachyosteosclerosis, a model-case for the study of bone structure in aquatic tetrapods. *Journal of Mammalian Evolution*, 17 (2), 101-120.

Díaz-Berenguer, E., Badiola, A., Moreno-Azanza, M., Puértolas, E., y Canudo, J.I. (2015). An exceptional middle Eocene (Lutetian) sirenian bonebed in the southern Pyrenees (Huesca, Spain): palaeobiodiversity and sedimentological analysis. *13th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists*, Opole, Poland, 8-12 July 2015, Abstracts, 157.

Díaz-Berenguer, E., Badiola, A. y Canudo, J.I. (2017). Unexpected abundance of Lutetian sirenian fossil sites from the southern pyrenees (Huesca, Spain). *8th International meeting on Secondary adaptation to tetrapods to life in water*, 3-8 April 2017, Berlín, Conference Abstract volume, 37.

Díaz-Berenguer, E., Badiola, A., Moreno-Azanza, M., Canudo, J. I. (2018). First adequately-known quadrupedal sirenian from Eurasia (Eocene, Bay of Biscay, Huesca, northeastern Spain). *Scientific Reports*, 8 (1), 5127.



- Domning, D.P. (1994). A phylogenetic analysis of the Sirenia. *Proc. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 29, 177-189.
- Domning, D.P. (1996). Bibliography and Index of the Sirenia and Desmostylia. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 80, 1-611.
- Domning, D.P. (2000). The readaptation of Eocene sirenians to life in water. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*, 14 (1-2), 115-119.
- Domning, D.P. (2001a). Sirenians, seagrasses, and Cenozoic ecological change in the Caribbean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 166.1, 27-50.
- Domning, D.P. (2001b). The earliest known fully quadrupedal sirenian. *Nature*, 413, 625-627.
- Domning, D.P. y Gingerich, P.D. (1994). *Protosiren smithae*, new species (Mammalia, Sirenia) from the late middle Eocene of Wadi Hitán (Egypt). *Contributions from the Museum of Paleontology*, 29, 69-87.
- Domning, D.P., Zalmout, I.S. y Gingerich, P.D. (2010). Sirenia. En: *Cenozoic Mammals of Africa* (Eds: L. Werdelin, L., W.J. Sanders), 147-160. University of California Press, Berkeley.
- Domning, D.P., Heal, G.J., y Sorbi, S. (2017). *Libysiren sickenbergi*, gen. et sp. nov.: a new sirenian (Mammalia, Protosirenidae) from the middle Eocene of Libya. *Journal of Vertebrate Paleontology*, e1299158.
- Fernández-López, S.R. (2000). Temas de Tafonomía. Departamento de Paleontología. Universidad Complutense de Madrid, Madrid, 167 p.
- Galobart, A., Maroto, J. y Ros, J. (1992). Troballa d'un sireni de l'eoce a la vall del Llémena. *Quaderns, C.E.C.B. Banyoles*, 1990-91, 85-94.
- Gingerich, P.D., Arif, M., Akram Bhatti, M., Raza, H.A. y Mahmood Raza, S. (1995). *Protosiren* and *Babiacetus* (Mammalia, Sirenia and Cetacea) from the Middle Eocene Drazinda Formation, Sulaiman Range, Punjab (Pakistán). *Contributions from the Museum of Paleontology*, 29 (12), 331-357.
- Gómez, G. (1998). Dos sirenios del Eoceno en la formación Bel-sué-Atarés. *Serrablo*, 110, 20.
- Hautier, L., Sarr, R., Tabuce, R., Lihoreau, L., Adnet, S., Domning, D.P., Samb, M. y Hameh, P.M. (2012). First prorastomid sirenian from Senegal (Western Africa) and the Old World origin of sea cows. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32 (5), 1218-1222.
- Maureta, J. y Thos y Codina, S. (1881). *Descripción física, geológica y minera de la provincia de Barcelona*. Memorias y Comunicaciones Mapa Geológico de España, 487 pp.
- Mochales, T., Pueyo, E. L., Casas, A. M., Barnolas, A., Oliva-Urcia, B. (2010). Anisotropic magnetic susceptibility record of the kinematics of the Boltaña Anticline (Southern Pyrenees). *Geological Journal*, 45 (5-6), 562-581.
- Pilleri, G., Biosca, J. y Via, L. (1989). *The Tertiary Sirenia of Catalonia*. Ostermundigen: Brain Anatomy Institute, University of Berne, 98 pp.
- Pilleri, G. (1990). Endocranial cast of *Metaxytherium* (Mammalia: Sirenia) from the Miocene of Cerro Gordo, Almería, Spain. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 1, 35-42.
- Plaziat, J.C. (1981). Late Cretaceous to Late Eocene palaeogeographic evolution of southwest Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 36 (3-4), 263-320.
- 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 planetes*, 333, 471-476.
- Sagne, C. (2001b). La diversifications des siréniens a l'Éocène (Sirenia, Mammalia): Etude morphologique et analyse phylogénétique du sirénien de Taulanne, *Halitherium taulannense*. Tesis doctoral, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 2 vols.
- Savage, R.J.G., Domning, D.P. y Thewissen, J.G.M. (1994). Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean region. V. The most primitive known sirenian, *Prorastomus sirenioides* Owen, 1855. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14 (3), 427-449.
- Sendra Saez, J.R. (1998). Excavación de un sirenio (Mammalia, Sirenia) parcialmente articulado en el Mioceno de Crevillente (Alicante). *XIV Jornadas de Paleontología*, Universidad de La Laguna, Libro de resúmenes, 161-164.
- Sendra J.R. y Fortea Soler F.A. (2013). Un *Metaxytherium* del Plioceno inferior de Cuevas del Almanzora (Almería). *XXIX Jornadas de Paleontología*, Libro de Resúmenes, 185-186.
- Sendra, J.R., Stokes, M. y Soler, F.A. (1998). Recuperación de un sirenio parcialmente articulado en el Plioceno inferior del sector Norte de la Cuenca de Vera (Almería). *XIV Jornadas de Paleontología*, Universidad de La Laguna, Libro de Resúmenes, 173-176.
- Sendra, J., Montoya, P. y Belinchón, M. (1999). Un cráneo de sirenio en el Mioceno de Pilar de la Horadada. *Temas Geológico-Mineros IGTE*, (26), 350-355.
- Springer, M.S., Signore, A.V., Pajjmans, J.L., Vélez-Juarbe, J., Domning, D.P., Bauer, C.E., He, K., Crerar, L., Campos, P.F., Murphy, W.J. y Meredith, R.W. (2015). Interordinal gene capture, the phylogenetic position of Steller's sea cow based on molecular and morphological data, and the macroevolutionary history of Sirenia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 91, 178-193.
- Voss, M. y Hampe, O. (2017). Extraordinary sea cow fossils in paving slabs of the city Girona (Spain) and their relevance for the evolutionary history of Eocene sirenians (Mammalia, Tethytheria). *8th International meeting on Secondary adaptation to tetrapods to life in water*, 3-8 April 2017, Berlín, Conference Abstract volume, p. 37.
- Zalmout, I.S. y Gingerich, P.D. (2012). Late Eocene sea cows (Mammalia, Sirenia) from Wadi al Hitán in the western desert of Fayum, Egypt. *University of Michigan Papers on Paleontology*, 37, 1-156.

## RECONSTRUYENDO UN YACIMIENTO DE FÓSILES DE VERTEBRADOS DEL EOCENO: LOS SIRENIOS DE SOBRARBE\*

POR ESTER DÍAZ-BERENGUER,  
AINARA BADIOLA KORTABITARTE,  
MIGUEL MORENO-AZANZA,  
ROI SILVA-CASAL,  
EDUARDO PUÉRTOLAS-PASCUAL Y  
JOSÉ IGNACIO CANUDO

---

\* Trabajo realizado gracias a la XII Ayuda a la Investigación "Sobrarbe".

- 1 Grupo Aragosaurus-IUCA, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, calle Pedro Cerbuna, 12, 50009 Zaragoza, España.
- 2 Grupo Aragosaurus-IUCA, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, calle Pedro Cerbuna, 12, 50009 Zaragoza, España. Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad del País Vasco (UPV/EHU), Apartado 644, 48080, Bilbao, España.
- 3 Grupo Aragosaurus-IUCA, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, calle Pedro Cerbuna, 12, 50009 Zaragoza, España. Geobiotec. Departamento de Ciências da Terra. Faculdade de Ciências e Tecnologia, FCT, Universidade Nova de Lisboa, 2829-526. Caparica, Portugal. Museu da Lourinhã.
- 4 Área de Estratigrafía, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, calle Pedro Cerbuna, 12, 50009 Zaragoza, España.
- 5 Grupo Aragosaurus-IUCA, Departamento de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, calle Pedro Cerbuna, 12, 50009 Zaragoza, España.
- 6 Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza, plaza Basilio Paraíso, 4, 50005 Zaragoza, España.

*Hace 42 millones de años lo que hoy conocemos como Castejón de Sobrarbe era una playa surcada por numerosos canales que terminaban su camino en el mar. El ambiente era cálido y la vida abundante y variada. Una familia de sirenios, mamíferos emparentados con los manatíes, vadeaba uno de estos canales con la intención de acercarse a las aguas poco profundas de la costa en busca de praderas marinas en las que alimentarse. Tortugas acuáticas de más de sesenta centímetros de longitud avanzaban lentamente hasta la zona de desove a la que volvían todos los años, mientras un pequeño lagarto se cruzaba en su camino. Los cocodrilos esperaban acechantes a que algún animal se despistara. Y dentro del agua, los tiburones y las rayas nadaban ajenos a todo lo que sucedía en el exterior. Todo este mundo tropical quedó enterrado durante millones de años, a la espera de que los paleontólogos encontraran sus restos y relataran su historia.*

## **EL YACIMIENTO DE SIRENIOS DE CASTEJÓN DE SOBRARBE**

### **El descubrimiento**

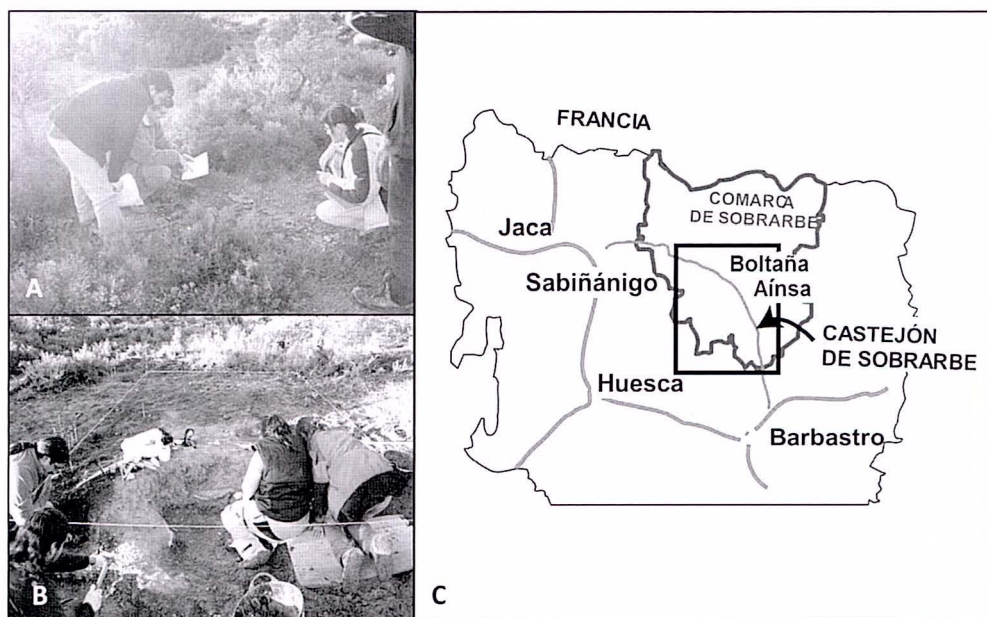
En el año 2009 Jesús Cardiel Lalueza, responsable del Museo Paleontológico de Sobrarbe (Lamata, Comarca de Sobrarbe, Huesca) y miembro de la Junta Directiva del Centro de Estudios de Sobrarbe (<http://www.cesobrarbe.com/>), se puso en contacto con la Dra. Ainara Badiola, paleontóloga especialista en fósiles de mamíferos del periodo Eoceno (56-34 millones de años), para comunicarle que en la Comarca de Sobrarbe había encontrado algunos fósiles de vertebrados de esta edad. Esta investigadora, junto con otros miembros del grupo *Aragosaurus*, visitó el Museo Paleontológico de Lamata. En una de las vitrinas, dedicada al cocodrilo de Susía, los paleontólogos se dieron cuenta de que junto a las vértebras de este cocodrilo había otras que no eran de reptil, sino de mamífero. De vuelta al laboratorio los paleontólogos pudieron confirmar que varias de las costillas y vértebras que vieron ese día en el museo eran de mamíferos sirenios. En vista de la buena conservación que presentaban los huesos y de la edad de los afloramientos de los que procedía el material, principios del Eoceno Medio (Luteciense), no dudaron en comunicarle a Jesús Cardiel la importancia del hallazgo para un segundo encuentro. El Eoceno es una época muy importante para estos mamíferos marinos, y existe muy poco registro fósil de esa edad a nivel mundial. Jesús se mostró muy ilusionado con el tema y desde entonces, nos ha ayudado en nuestras investigaciones en vertebrados del Eoceno de Sobrarbe. Durante esa segunda visita al Sobrarbe Jesús nos mostró varios afloramientos (Figura 1, A) en los que se observaron abundantes restos de sirenios (principalmente fragmentos de costillas), cocodrilos y tortugas en superficie. Tras comunicar el hallazgo oficialmente, y con el permiso y proyecto concedido por



la Dirección General de Patrimonio del Gobierno de Aragón (DGA) para la realización de actuaciones paleontológicas en Sobrarbe, en mayo del 2009 comenzaron los primeros muestreos y excavaciones paleontológicas para la búsqueda de fósiles de sirenios. La mayor parte de las actuaciones se han centrado en el afloramiento inventariado por Jesús como Castejón de Sobarbe-41 (CS-41) (Figura 1, C).

En la primera campaña de excavación en el año 2009 se recuperaron varios huesos completos de sirenios y fragmentos de caparazones de tortuga, afianzándose así la importancia del yacimiento de CS-41 (Figura 1, B). Desde entonces se han realizado tres campañas de excavación más en este yacimiento, en las que se han recuperado más de 600 restos fósiles de vertebrados que incluyen mamíferos marinos, reptiles y peces, y también animales invertebrados. Durante estos años el equipo de investigación de CS-41 ha contado con la constante colaboración de Jesús Cardiel Lalueza y de Andrés Escapa Cardiel, propietario de los terrenos donde se encuentra el yacimiento, así como con el apoyo y financiación del Geoparque de Sobrarbe y del Centro de Estudios del Sobrarbe.

La comarca oscense de Sobrarbe es un punto de referencia para la paleontología de vertebrados desde un punto de vista científico, patrimonial y cultural con yacimientos ya clásicos, como la cueva de los Osos de Tella, que ha sido objeto de



**Figura 1.** Fotografías de las labores de campo en el yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41). A) Jesús Cardiel enseñando a los miembros del Grupo Aragosaurus la localización de los fósiles del CS-41. B) Campaña de excavación en octubre de 2009. C) Situación de la localidad de Castejón de Sobrarbe dentro de la provincia de Huesca

estudio de la tesis doctoral de una de las investigadoras del Grupo Aragosaurus-IUCA (la Dra. Raquel Rabal Garcés) y de numerosos artículos científicos. Es también uno de los activos del Geoparque de Sobrarbe más valorados por los visitantes.

El interés del yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 no es para menos. Los fósiles de sirenios recuperados están a la altura de los mejores descubrimientos de fósiles de vertebrados de nuestro país. CS-41 es el yacimiento de sirenios fósiles más completo y antiguo del oeste de Europa, de donde se está extrayendo una de las mejores colecciones fósiles de este grupo de mamíferos marinos de todo el mundo (Badiola *et al.*, 2011; Díaz Berenguer *et al.*, 2015). Además, la nueva especie de sirenio de Sobrarbe de edad luteciense (Eoceno medio), todavía en estudio, es la primera en Europa que presenta miembros posteriores aún funcionales, es decir, eran sirenios que no estaban totalmente adaptados a la vida acuática (Díaz Berenguer *et al.*, 2014).

### **EXCAVANDO EL YACIMIENTO DE CASTEJÓN DE SOBRARBE-41**

Al excavar un yacimiento de fósiles de vertebrados los paleontólogos no solo se limitan a recuperar los huesos. Además, estudian muchos otros aspectos que permiten reconstruir y entender cómo era el ecosistema donde vivían esos organismos, y cómo se formó el yacimiento. Es importante que la excavación se realice de forma sistemática, recopilando toda la información posible. Para ello, es necesario conocer las características tafonómicas y geológicas del yacimiento. Al fin y al cabo, cuando los paleontólogos excavan un yacimiento lo están alterando y destruyendo. Toda la información que no sea recuperada, se perderá para siempre.

La tafonomía es la rama de la paleontología que estudia los diferentes procesos que sufren los restos de los organismos desde que el animal muere hasta que los paleontólogos los encuentran ya fosilizados. Estos procesos abarcan un sinfín de posibilidades, desde que los restos sean pisados o carroñeados y desmembrados por otros animales, que sean transportados por la corriente de un río o enterrados y exhumados varias veces, hasta todas las vicisitudes que sufren debidas a los plegamientos y fracturaciones a las que se ven sometidas las rocas. Cada uno de estos procesos deja su huella en el fósil, y por eso cuando estudiamos un yacimiento es muy importante identificar todos estos procesos tafonómicos, ya que nos permiten reconstruir la historia de cómo se formó.

Además de los propios fósiles, las rocas que los contienen también nos permiten reconstruir el pasado. El estudio, por medio de la interpretación de las columnas estratigráficas, de las rocas y los estratos en los que se encuentran los yacimientos paleontológicos, nos informa sobre cómo era el medio sedimentario (por ejemplo un delta, un lago o el fondo de un mar) en el que se formó la asociación fósil. Finalmente, además de los fósiles de gran tamaño, o macrorrestos, se recuperan los fósiles de animales y plantas de pequeño tamaño (microfósiles). Estos elementos diminutos son muy útiles para reconstruir el ambiente en el que vivían y morían los grandes



vertebrados. Por ejemplo, la presencia de dientes de tiburones y rayas puede indicar que el yacimiento se encontraba junto al mar, mientras que la presencia de ostrácos (unos pequeños crustáceos de agua generalmente dulce) y algas dulceacuícolas nos permite identificar la existencia de un antiguo lago.

### **La recuperación de los macrofósiles**

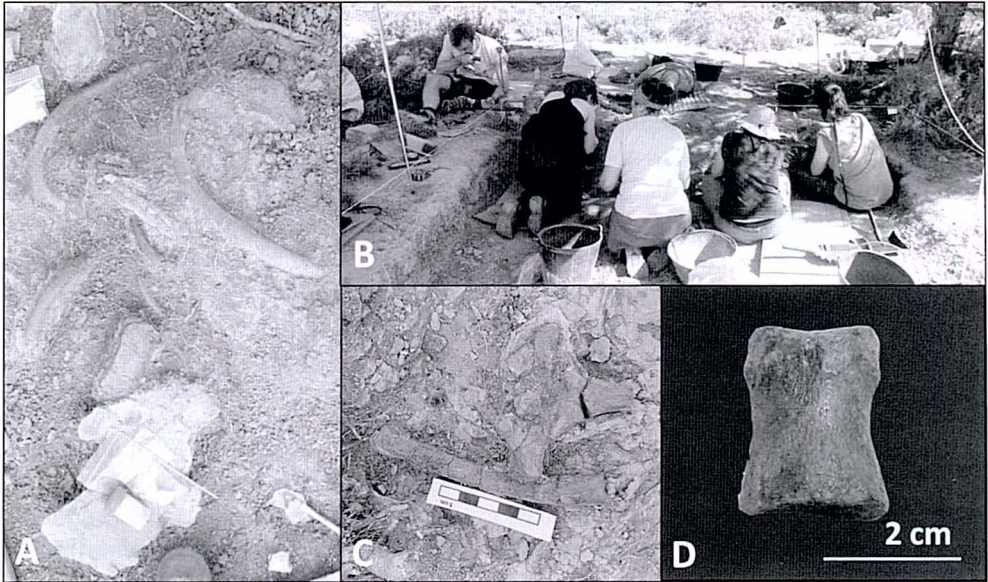
El primer dato que los paleontólogos deben recuperar durante una excavación es la ubicación espacial de los restos fósiles. Para ello se procede a extraer los macrofósiles preparando un sistema de cuadrículas por medio del cual el terreno a excavar se divide en cuadrados de un metro por un metro. Este sistema permite situar los fósiles según las coordenadas “x”, “y” y “z”, siendo esta última coordenada la profundidad a la que están enterrados según un nivel de referencia. Además, se mide el tamaño de los huesos, su dirección y su orientación. Estas medidas nos permiten construir mapas del yacimiento para conocer la distribución de los huesos (¿están articulados según su posición en el organismo o se encuentran dispersos?), si siguen una orientación preferente (¿han sido reorientados por una corriente de agua o se encuentran en el mismo lugar donde murieron?), si hay agrupaciones de los huesos por tamaños (¿los huesos pequeños han sido transportados más lejos que los grandes?, etc. Además, se realizan fotografías de todos los momentos de la excavación, que acompañarán a la documentación obtenida.

Al excavar los fósiles, poco a poco se extrae el sedimento que los cubre, mientras se les aplica un consolidante líquido para endurecerlos y evitar que se deterioren. Si es necesario porque la pieza es muy frágil o muy grande, se “engasa”. Este proceso consiste en colocar varias capas de gasa sobre el fósil a las que se les añade de nuevo un consolidante muy concentrado. Una vez secas, las gasas forman una fuerte carcasa (Figura 2, A; Figura 8, A) que nos permite extraer y trasladar el fósil al laboratorio con seguridad, donde será restaurado.

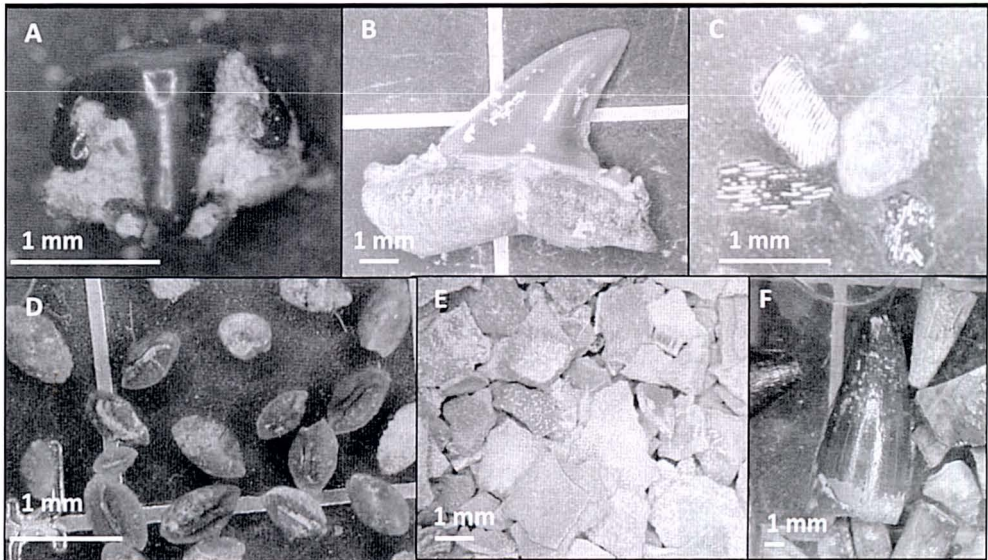
En el yacimiento CS-41 se han recuperado, hasta la fecha, más de 600 macrofósiles de vertebrados en una superficie total de 15 m<sup>2</sup>, entre los que se encuentran tortugas, cocodrilos y mamíferos. El material más abundante y espectacular es de sirenios, de los que se han encontrado más de 300 restos pertenecientes a todas las partes del esqueleto de varios individuos.

### **La recuperación de los microfósiles**

Además de los huesos de vertebrados de gran tamaño, en los yacimientos también se recoge la tierra que se va extrayendo. Este sedimento se guarda en sacos y posteriormente se procesa en el laboratorio. Allí se lava a través de tamices para eliminar la tierra, y se obtiene un concentrado compuesto por huesos, dientes e invertebrados de pequeño tamaño. El siguiente paso es el “triado” del concentrado, que consiste en separar los restos de microfósiles bajo una lupa binocular. Gracias a este proceso es posible recuperar los restos de animales y plantas que no son visi-



**Figura 2.** Fotografías de la campaña de excavación de Castejón de Sobrarbe-41 de mayo de 2015. **A)** Acumulación de huesos de sirenio. En la imagen se pueden observar varias costillas, un peto de tortuga engasado y varias placas. **B)** Equipo de excavación de la campaña de 2015. **C)** Vértebra y costilla de sirenio perteneciente a individuos infantiles. **D)** Hueso de la mano de sirenio ya restaurado



**Figura 3.** Microfósiles recuperados en el triado del sedimento del yacimiento Castejón de Sobrarbe-41. **A)** Diente de pez guitarra (*Rhynchobatos* sp.). **B)** Diente de tiburón. **C)** Escamas de peces. **D)** Semillas. **E)** Cáscaras de huevo. **F)** Dientes de cocodrilo



bles a primera vista, como son los dientes y huesos de pequeños vertebrados o las semillas de las plantas.

Hasta el momento, en el yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41, se han lavado y triado 250 kg de sedimento y los microfósiles recuperados en el triado corresponden a dientes y huesos postcraneales de peces (Figura 3, A, B y C), lagartos, cocodrilos (Figura 3, F), micromamíferos, gran cantidad de cáscaras de huevo (Figura 3, E) y numerosos restos de invertebrados y semillas (Figura 3, D).

### **¿POR QUÉ ES TAN IMPORTANTE ESTE YACIMIENTO? CS-41 en el marco de la historia del planeta**

El yacimiento de Castejón de Sobrarbe recoge parte de la historia de un momento crucial para la vida en el Planeta Tierra. Este yacimiento se formó durante el Eoceno hace 42 millones de años. La tierra se estaba recuperando poco a poco de la gran extinción del final del Cretácico, con la desaparición de multitud de especies, entre ellas los grandes reptiles marinos y casi todos los dinosaurios, a excepción de un solo grupo de aves. Este vacío en los ecosistemas facilitó la gran diversificación de los mamíferos, que tomaron el relevo como dominadores de los ecosistemas marinos y terrestres.

El Eoceno se caracteriza por un mundo sin casquetes polares y verde, ya que abundaban los ecosistemas tropicales y subtropicales. En el tránsito Paleoceno-Eoceno se registra un incremento de temperatura importante, que se conoce como Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno (Katz, 1999), que alteró repentinamente la circulación oceánica y atmosférica. A este evento le siguió un periodo de calentamiento global, que se conoce como Óptimo Climático del Eoceno inferior (Zachos *et al.*, 2001). Las altas temperaturas y un aumento de la humedad atmosférica, así como la ausencia de una estacionalidad marcada, favorecieron el desarrollo de bosques tropicales. Estos bosques llegaron a extenderse en el Eoceno inferior y medio hasta latitudes de 50° N (Collinson y Hooker, 2003), dando lugar a una rápida diversificación de nuevas especies. A principios del Eoceno aparecen la mayoría de los órdenes de mamíferos placentarios actuales, como por ejemplo, los euprimates (o primates modernos), los ungulados terrestres (artiodáctilos y perisodáctilos) o mamíferos marinos como los sirenios. El nivel del agua de los océanos era más alto que en el presente y grandes extensiones de la actual Eurasia estaban cubiertas por el mar. Europa consistía en un conjunto de islas emergidas formando un archipiélago.

En la península ibérica, la cordillera pirenaica estaba elevándose y durante el Eoceno gran parte de estas montañas empezaron a emerger del mar (Plaziat, 1981). En este contexto climático y temporal es en el que comienza la formación de la pequeña cuenca de Aínsa, en la que se sitúa el yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41.

Esta cuenca, limitada por el anticlinal de Boltaña al oeste y el anticlinal de Mediano al este, constituye la parte más occidental de la cuenca de Jaca-Pamplona. En esta cuenca de gran actividad geológica se desarrolló el delta del Sobrarbe

(Puigdefábregas, 1975). Dentro de esta serie deltaica, los estratos evidencian el paso de un ambiente marino profundo a un ambiente continental-fluvial. Los niveles en los que se encuentra el yacimiento CS-41 se incluyen en la Formación Sobrarbe.

Los perfiles y columnas estratigráficas nos han permitido conocer que las lutitas (rocas arcillosas) en las que se encuentran los fósiles del yacimiento CS-41 se depositaron en un ambiente de llanura deltaica, en la zona influenciada por las mareas. Estas rocas tienen una antigüedad de aproximadamente 42 millones de años (Eoceno medio, Luteciense), de acuerdo con las observaciones paleontológicas (nummulites) y magnetoestratigráficas realizadas (Mochales *et al.*, 2012). Esto convierte a CS-41 en el yacimiento de sirenios más antiguo del oeste de Europa (Badiola *et al.*, 2011).

### ¿Cómo se formó CS-41?

Desde un punto de vista tafonómico, se puede destacar que los fósiles del yacimiento CS-41 aparecen aislados (Figura 2, A); es decir, no están conectados unos con otros siguiendo la anatomía del animal, a excepción de un caparazón completo de tortuga (Figura 8). Además, no están seleccionados por tamaños, pero sí están ligeramente orientados en una dirección preferente, probablemente debido a que existía una corriente de agua que los ordenaba. Ahora bien, los huesos aparecen completos y sin evidencias de que hayan sido transportados una larga distancia. Tampoco presentan marcas de mordiscos que indiquen que los animales murieron y quedaron a merced de los carroñeros, o perforaciones hechas por moluscos que aparecen cuando los huesos quedan sumergidos una larga temporada. Todos los datos apuntan a que los esqueletos se desarticularon en un área próxima al yacimiento, y que los restos óseos sufrieron poco transporte antes de ser enterrados.

### Los mamíferos sirenios

Los sirenios o vacas marinas son un grupo de mamíferos marinos que aparecieron a principios del periodo Eoceno, al evolucionar a partir de mamíferos terrestres. Reciben este curioso nombre porque se les relaciona con la mitología de las sirenas.

Los sirenios son los únicos mamíferos marinos herbívoros que existen, y se alimentan de las plantas que componen las praderas de los fondos marinos poco profundos de las zonas tropicales (Domning, 2001b). En la actualidad, existen dos grupos de sirenios: los manatíes (Figura 4) y los dugongos. Los manatíes habitan tanto en medios con agua salada como en agua dulce y poseen una cola redondeada y plana, mientras que los dugongos, animales completamente marinos, poseen una cola bilobulada similar a la de las ballenas.





Figura 4. Manatíes actuales de la especie *Trichechus manatus* o manatí del Caribe

Los antepasados de los sirenios actuales, al adaptarse a la vida acuática, sufrieron una serie de modificaciones tanto en el esqueleto como en los órganos. Entre estas modificaciones cabe destacar el desarrollo de un cuerpo en forma de huso, con el cuello acortado, unas extremidades anteriores modificadas en aletas, una cola aplanada, unos pulmones alargados, que abarcan casi la longitud total del cuerpo del animal, y un diafragma horizontal. Además, carecen de extremidades posteriores que fueron desapareciendo gradualmente según evidencia el registro fósil, hasta quedar reducidas a una pelvis vestigial. Una de las principales características que definen al grupo de los sirenios es el desarrollo de huesos muy densos y engrosados en los que desaparece la cavidad medular (Buffrenil *et al.*, 2010). Este engrosamiento afecta principalmente al cráneo, las costillas (Figura 5) y las espinas de las vértebras del tórax, es decir, a la parte anterior del cuerpo, y es más acusado en los sirenios primitivos que aún conservaban los miembros posteriores (Domning, 2000). Este hecho se debe a que el engrosamiento de los huesos hace que la parte anterior del cuerpo pese más, de manera que pueda compensar el peso de las patas y mantener un eje corporal horizontal, más hidrodinámico.

### Los sirenios del Eoceno

Los sirenios aparecieron en el Eoceno inferior (hace aproximadamente 48 millones de años) y durante este periodo se hicieron muy diversos y abundantes, co-



**Figura 5.** Costilla de sirenio recuperada en el yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41. Nótese el engrosamiento que presenta la diáfisis

lonizando los mares tropicales (Domning, 2010). Sin embargo, poco se sabe acerca de la biodiversidad, distribución y evolución de los primeros representantes de este grupo.

Los fósiles de sirenios más antiguos y primitivos que se conocen proceden de Jamaica (familia *Prorastomidae*) (Savage *et al.*, 1994 y Domning, 2001a). Sin embargo, los primeros sirenios debieron aparecer en África, ya que los grupos de mamíferos más cercanos a ellos (elefantes y damanes) aparecieron en este continente. En los últimos años se ha descrito la existencia de algunos huesos aislados de sirenios primitivos procedentes de Túnez (Benoit *et al.*, 2012) y Senegal (Hautier *et al.*, 2012) que refuerzan esta teoría. Durante el Eoceno los sirenios habitaban en la costa oeste del océano Atlántico, y en las costas norte y sur del antiguo mar de Tetis que separaba Europa y Asia del continente africano.

A lo largo de todo el Eoceno, el registro fósil evidencia una transición desde sirenios cuadrúpedos y anfibios hasta animales completamente acuáticos incapaces de salir a tierra. Estos sirenios anfibios, los prorastómidos (Figura 6), además de las patas conservaban cuatro vértebras en el sacro. A lo largo de su evolución, los sirenios disminuyeron el número de estas vértebras hasta quedar reducidas a una única sacra en los sirenios actuales. Los protosirénidos (Figura 6) eran sirenios que aún conservaban los miembros posteriores, aunque ya estaban reducidos, y eran hábiles buceadores que poseían una caja torácica capaz de comprimirse para sumergirse a gran profundidad. Los dugóngidos (Figura 6), grupo al que pertenece el actual *Dugong dugon*, ya eran animales que carecían de extremidades posteriores externas y tenían un cuerpo totalmente adaptado a la natación (Gingerich y Zalmout, 2012). Los manatíes (familia *Trichechidae*) aparecerán en Europa a finales del periodo Oligoceno, hace aproximadamente 25 millones de años.



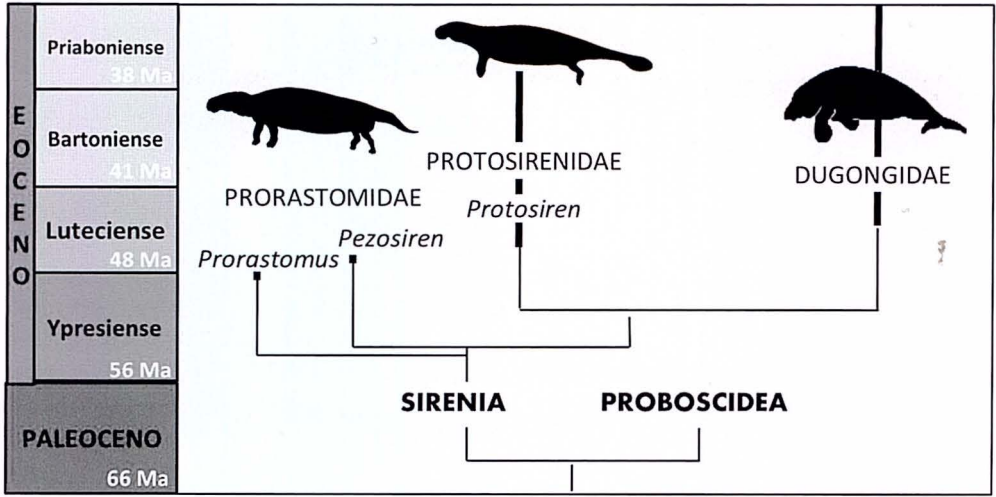


Figura 6. Árbol evolutivo del grupo de los sirenios en el periodo Eoceno. Modificado de Gingerich y Zalmout, 2012.

## LA ASOCIACIÓN FAUNÍSTICA DE CASTEJÓN DE SOBRARBE-41

### El sirenio de Sobrarbe

En el yacimiento de CS-41 se han recuperado más de 300 fósiles de sirenio que han permitido recomponer un esqueleto de sirenio prácticamente completo. Aunque muchos de los fósiles que se han recuperado esperan su turno para ser restaurados, por el momento se han identificado tres cráneos de adultos (Figura 7), incontables costillas (Figura 2, A y 5) y numerosas vértebras de todas las partes de la columna

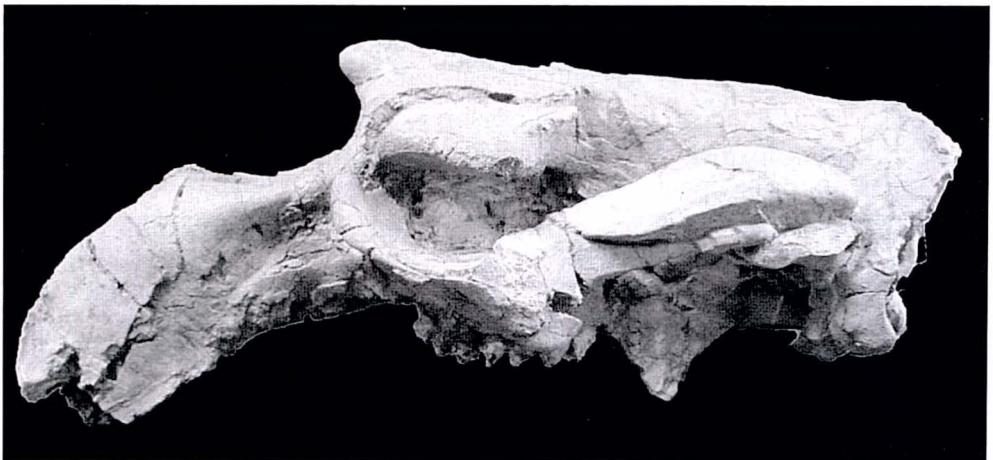


Figura 7. Cráneo de sirenio en vista lateral recuperado en el yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41) (Comarca de Sobrarbe, Huesca).

vertebral, huesos de la cintura escapular y pélvica, y huesos de las patas anteriores (Figura 2, D) y posteriores. Todos estos huesos pertenecen al menos a seis individuos de los cuales cuatro eran adultos y dos infantiles (Díaz-Berenguer *et al.*, 2014).

El trabajo continúa, pero toda la evidencia recuperada hasta el momento apunta hacia que el sirenio de Sobrarbe es una especie nueva, nunca antes descrita.

Entre los huesos de sirenio recuperados destacan una pelvis y un fémur. Estos huesos están bien desarrollados, y todavía eran funcionales, es decir, el animal aún podía utilizarlos, sugiriendo un modo de vida anfibio (Díaz-Berenguer *et al.*, 2014).

Además de fósiles de mamíferos sirenios, en el yacimiento de CS-41 se han encontrado tortugas, reptiles, distintos tipos de peces, invertebrados y restos de plantas, que juntos, nos permiten hacernos una idea de cómo era el ecosistema de Castejón de Sobrarbe hace 42 millones de años.

### Los micromamíferos

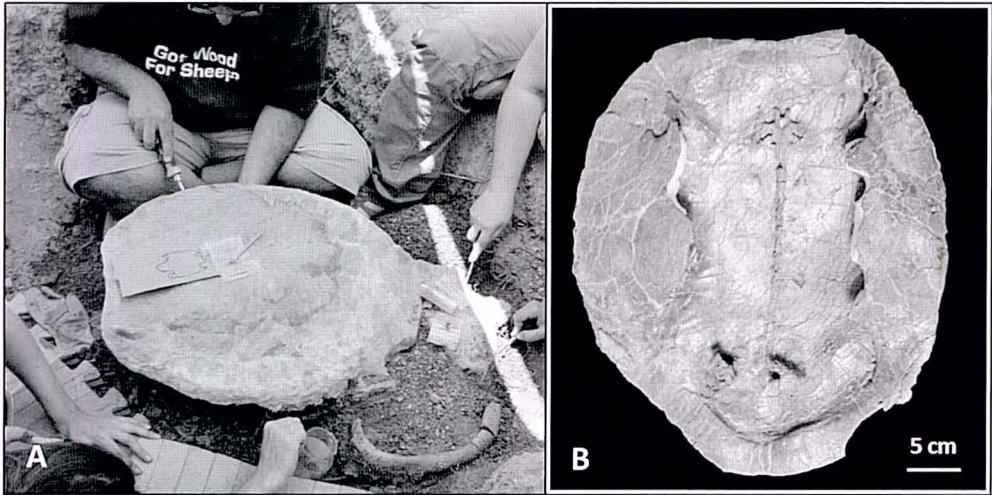
Se ha recuperado un diente de un pequeño roedor típico del Eoceno. Este diente de contorno cuadrangular y moderadamente hipsodonto (con la corona dental muy desarrollada) parece pertenecer al grupo de los mamíferos therydomyidos. Estos mamíferos eran roedores de pequeño tamaño que fueron muy abundantes durante el Eoceno. Estaban adaptados a una dieta compuesta por vegetales duros y fibrosos, por lo que poseían dientes con unas coronas dentales altas y un esmalte grueso (Agustí y Antón, 2002).

### Las tortugas

Otro de los fósiles más abundantes que aparecen en el yacimiento son las placas de tortuga. Estas placas, como si se tratara de mosaicos, componen los caparazones de las tortugas. Dependiendo de su forma y tamaño, podemos saber a qué parte del caparazón pertenecen. Además de estas placas aisladas y algunos fragmentos de petos y espaldares, se ha recuperado un caparazón de tortuga completo de más de 60 cm de longitud (Figura 8). Los huesos de la columna vertebral se han preservado y aparecen fusionados a la parte superior del caparazón (espaldar) (Figura 8, B). Por el momento, estas tortugas parecen pertenecer a una única especie de tortugas acuáticas.

Además de huesos, se han recuperado miles de fragmentos de cáscaras de huevos de tortugas de tamaño milimétrico en el triado de sedimento (Figura 3, E). Los fragmentos de cáscaras son difíciles de reconocer para el ojo inexperto, ya que son pequeños trozos que no alcanzan el milímetro de grosor. Su inusual abundancia parece indicar que el yacimiento se encontraba próximo a un área donde las tortugas iban a desovar. Los primeros datos apuntan a que se trata de huevos de tortugas acuáticas de una única especie, pero sin encontrar nidos con embriones o tortugas embarazadas no se puede precisar si pertenecen a la misma especie que los restos óseos.





**Figura 8.** Caparazón de tortuga completo recuperado en el yacimiento de Castejón de Sobrarbe-41. **A)** Proceso de extracción del fósil mediante la técnica del engasado. **B)** Caparazón ya restaurado en vista ventral donde se pueden observar la serie vertebral fusionada a la parte dorsal del caparazón

## Los reptiles

Los cocodrilos son una parte importante de la fauna de CS-41. Tanto en la excavación como en el triado de sedimento se han recuperado decenas de dientes aislados (Figura 3, F), de al menos tres especies diferentes de cocodrilianos. Los dientes de mayor tamaño, que llegan a superar 1 cm de longitud, son dientes cónicos, robustos y con crestas longitudinales. Estos dientes pertenecieron a la especie de cocodrilo *Asiatosuchus*, que podría superar los cuatro metros de longitud. Los dientes delgados y comprimidos pertenecen al género *Diplocynodon* y estarían dentro del grupo de los aligátores. Estos aligátores primitivos, que no llegaban a superar 1 metro de longitud, vivían en zonas pantanosas de agua dulce. Los dientes menos abundantes corresponden a un grupo de cocodrilos que habitaban principalmente ambientes estuarinos y costeros, los tomistominos. Estos cocodrilos poseían hocicos estrechos y alargados cuyos dientes eran cónicos, finos y muy alargados, lo que apuntaría a una alimentación piscívora.

Además de los cocodrilos, otros reptiles que formaban parte de este ecosistema eran los lagartos, representados en el yacimiento por un pequeño diente.

## Los peces

Los tiburones y las rayas eran los peces más abundantes en el ecosistema de Castejón de Sobrarbe. Los dientes de tiburón son muy característicos y fáciles de identificar, ya que tienen una cúspide triangular plana y alta (Figura 3, B). En cam-



bio, los dientes de rayas tienen formas muy complejas con varios lóbulos que forman la raíz (Figura 3, A). Los dientes recuperados en CS-41 son muy similares a los de los *Rhinobatos* o peces guitarra. Además de los dientes, también se han encontrado denticulos dérmicos, que son los que forman la áspera piel de los tiburones.

También se han recuperado dientes en forma de botón y pequeñas vértebras que pertenecen a peces óseos, grupo al que pertenecen la mayoría de los peces. Estos peces tienen un esqueleto óseo diferente del esqueleto cartilaginoso de los tiburones y rayas.

### Otros restos fósiles

En la llanura deltaica de Sobrarbe, además de los vertebrados, también había moluscos bivalvos similares a las navajas. Estos organismos vivían enterrados en el sustrato arcilloso. Algunas de las conchas recuperadas llegan a alcanzar longitudes de hasta treinta centímetros. Además, en este ambiente habitaban distintas especies de gasterópodos (caracoles) de muy pequeño tamaño.

También se han recuperado semillas microscópicas (Figura 3, D) y fragmentos de troncos fósiles sin identificar de hasta 40 cm de longitud que representan el paisaje vegetal de Castejón de Sobrarbe. Los restos de carbón también son muy comunes.

## RECONSTRUYENDO EL ECOSISTEMA DEL EOCENO DE SOBRARBE

Una vez que hemos recopilado todos los datos es hora de comenzar a reconstruir cómo sería el ecosistema que existía en Castejón de Sobrarbe hace 42 millones de años. El yacimiento de CS-41 se formó en una zona de la llanura deltaica del Complejo deltaico de Sobrarbe. El clima era cálido y en los canales del delta habitaba una manada de mamíferos sirenios. Estos sirenios eran aún muy primitivos y diferentes a los manatíes y dugongos actuales. Aún conservaban sus cuatro extremidades, aunque las traseras ya habían empezado a reducirse. Tres especies distintas de cocodrilos habitaban también en la zona. Las tortugas fluviales abundaban en los canales y desovaban en sus alrededores dejando una evidencia en forma de miles de diminutas cáscaras. Lagartos y pequeños roedores se cruzaban de vez en cuando en su camino. Los peces guitarra y los tiburones convivían con especies aún desconocidas de peces óseos. Grandes bivalvos tipo navaja dominaban el sustrato de la llanura, y diversas semillas y fragmentos de tronco de plantas de las inmediaciones flotaban en los canales en su inexorable camino hacia el mar.

\*\*\*

A lo largo de este artículo, hemos podido ver que se está recuperando información científica muy valiosa en Castejón de Sobrarbe. Sin embargo, el trabajo de los paleontólogos acaba de empezar. Aún quedan años de arduo trabajo de campo

y de muchas horas de investigación para poder conocer detalladamente cómo eran estos mamíferos sirenios y cómo era el mundo que les rodeaba. ¿Estos sirenios serían capaces de mantenerse levantados sobre sus cuatro patas y pasear por la llanura del taica?, ¿se alimentarían únicamente de plantas marinas o también de las plantas de agua dulce que poblaban las riveras de los canales?, ¿qué otros animales convivían con ellos y aún no hemos descubierto? El tiempo y el tesón de los investigadores desvelarán todas estas respuestas, aún escondidas en las rocas de Sobrarbe.

## BIBLIOGRAFÍA

- AGUSTÍ, J., y ANTÓN, M., *Mammoths, sabertooths, and hominids: 65 million years of mammalian evolution in Europe*, Columbia University Press, Nueva York, 2002, 313 páginas.
- BADIOLA, A.; PEREDA-SUBERBIOLA, X.; BARDET, N.; ASTIBIA, H.; BERRETEAGA, A.; CANUDO, J. I., y CUENCA-BESCÓS, G. T., "Eocene mammalian fossil record and biodiversity in Iberia: new primate and sirenian discoveries and palaeobiogeographic implications" en *The World at the Time of Messel, Puzzles in Palaeobiology, Palaeoenvironment and the History of Early Primate, 22nd International Senckenberg Conferences*, ed. T. Lehmann & S.F.K. Schaal, 2011, Frankfurt, Alemania, pp. 27-28.
- BENOIT, J.; ADNET, S.; EL MABROUK, E.; KHAYATI, H.; ALI, M. B. H.; MARIVAUX, L., *et al.*, "Cranial remain from Tunisia provides new clues for the origin and evolution of Sirenia (Mammalia, Afrotheria) in Africa", *PLoS one*, vol. 8-1 (2012), pp. e54307.
- DE BUFFRÉNIL, V.; CANOVILLE, A.; D'ANASTASIO, R., y DOMNING, D. P., "Evolution of sirenian pachyosteosclerosis, a model-case for the study of bone structure in aquatic tetrapods", *Journal of Mammalian Evolution*, vol. 17(2), (2010), pp. 101-120.
- COLLINSON, M. E.; HOOKER, J. J., y GROCKE, D. R., "Cobham lignite bed and penecontemporaneous macrofloras of southern England: A record of vegetation and fire across the Paleocene-Eocene Thermal Maximum", *Special papers - Geological society of America*, (2003), pp. 333-350.
- DÍAZ-BERENGUER, E.; BADIOLA, A., y CANUDO, J. I., "First mention of sirenians (Mammalia) with functional hind limbs in Europe (Lutetian, southern pyrenees, Spain)", *Journal of Vertebrate Paleontology*, Program and Abstracts (2014), p. 120.
- DOMNING, D. P.; ZALMOUT, I. S., y GINGERICH, P. D., "Sirenia" en *Cenozoic Mammals of Africa*, ed. Wenderlin, L., Sanders, W. J., University of California Press, 2010, Berkeley, pp. 147-160
- DOMNING, D. P., "The earliest known fully quadrupedal sirenian", *Nature*, vol. 413, (2001a), pp. 625-627.
- "Sirenians, seagrasses, and Cenozoic ecological change in the Caribbean", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, (2001b), vol. 166-1, pp. 27-50.
- "The readaptation of Eocene sirenians to life in water", *Historical Biology*, vol. 14, 1-2, (2000), pp. 115-119.
- GINGERICH, P. D., y ZALMOUT, I. S., "Late Eocene sea cows (Mammalia, Sirenia) from Wadi Al Hitan in The Western Desert of Fayum, Egypt", *Papers on Paleontology*, vol. 37, (2012), pp. 1-157.
- HAUTIER, L.; SARR, R.; TABUCE, R.; LIHOREAU, F.; ADNET, S., y DOMNING, D. P., *et al.*, "First proramid sirenian from Senegal (Western Africa) and the Old World origin of sea cows", *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 32-5, (2012), pp. 1218-1222.
- KATZ, M. E.; PAK, D. K.; DICKENS, G. R., y MILLER, K. G., "The Source and Fate of Massive Carbnp Input During the Latest Paleocene Thermal Maximum", *Science*, vol. 286 (5444), (1999), pp. 1531-1533.

- MOCHALES, T.; BARNOLAS, A.; PUEYO, E.; SERRA-KIEL, J.; CASAS, A. M.; SAMSÓ, J. M.; RAMAJO, J., y SANJUÁN, J., "Chronostratigraphy of the Boltaña anticline and the Ainsa Basin (southern Pyrenees)", *Geological Society of America Bulletin*, vol. 124, 7-8 (2012), pp. 1229-1250.
- PLAZIAT, J. C., "Late Cretaceous to Late Eocene palaeogeographic evolution of southwest Europe", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, vol. 36, 3-4, (1981), pp. 263-320.
- PUIGDEFÁBREGAS, C. "La sedimentación molásica en la cuenca de Jaca", *Monografías del Instituto de Estudios Pirenaicos*, 104, (1975), 188 pp.
- SAVAGE, R. J. G.; DOMNING, D. P., y THEWISSEN, J. G. M., "Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean region V. The most primitive known sirenian, *Prorastomus sirenoides* Owen 1855", *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 14, (1994), pp. 427-449.
- ZACHOS, J.; PAGANI, M.; SLOAN, L.; THOMAS, E., y BILLUPS, K., "Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present". *Science*, vol. 292, (2001), pp. 686-693.





Los sirenios (Mammalia, Afrotheria) son los únicos mamíferos marinos herbívoros que existen en la actualidad. Aparecieron en el Paleoceno y a finales del Eoceno estaban ampliamente distribuidos por los mares tropicales. El registro fósil de sirenios del Eoceno de Europa lo forman principalmente dugóngidos. En la península ibérica, se concentra en el noreste peninsular (Cuenca Surpirenaica), y se compone de hallazgos aislados y en la mayoría de las ocasiones de material fragmentario. En el transcurso de esta Tesis Doctoral se han catalogado 40 puntos fosilíferos con vertebrados del Eoceno, de los cuales 22 contienen fósiles de sirenios, en la provincia de Huesca (Aragón), y más concretamente en la Comarca de Sobrarbe. El más importante es el yacimiento Castejón de Sobrarbe-41 (CS-41), localizado en la parte superior de la Fm. Sobrarbe (Complejo Deltaico de Sobrarbe, Cuenca de Aínsa) y de edad Luteciense medio (Eoceno medio). En CS-41 se han recuperado más de 700 restos de macrovertebrados, principalmente sirenios, y abundantes microfósiles. La asociación fósil de vertebrados comprende, al menos, 14 taxones: el sirenio *Sobrarbesiren cardieli*, un roedor teridomido y un primate omomíido, un lacértido indeterminado, los crocodilios *Asiatosuchus* sp., cf. *Diplocynodon* y un tomistomino indeterminado, la pleurodira *Eocnochelus eremberti*, una criptodira indeterminada, un selacimorfo, dos batoideos y al menos dos especies de osteíctios, además del ootaxón Testudoolithidae. Este yacimiento, monodominante de *Sobrarbesiren*, se formó durante un único evento de acumulación en un canal abandonado de la llanura deltaica de la Fm. Sobrarbe, relacionado con una mortalidad en masa de sirenios y testudinos.

CS-41 es el yacimiento tipo del sirenio basal *Sobrarbesiren cardieli* que se ha definido a partir de elementos craneales y postcraneales de al menos ocho individuos en diferentes estados ontogenéticos, permitiendo reconstruir su esqueleto casi completo. Además, se trata del primer sirenio con extremidades posteriores funcionales de Eurasia y el más antiguo del oeste de Europa. *Sobrarbesiren* combina caracteres primitivos y derivados en todo su esqueleto, siendo una forma transicional que está revelando nuevos datos sobre el proceso de adaptación a la vida acuática de los sirenios: un esqueleto paquiosteosclerótico, un rostro curvado, un cuello acortado, una fuerte conexión entre el sacro y la pelvis, una cola aplanada incipiente y unas extremidades posteriores con la capacidad de realizar gran variedad de movimientos. *Sobrarbesiren* era un nadador lento que se alimentaba de las praderas marinas de poca profundidad, y se desplazaba de una forma similar a las nutrias actuales, combinando una ondulación dorsoventral pélvica con movimientos simultáneos de las extremidades posteriores. *Sobrarbesiren* ha permitido realizar el primer estudio microanatómico de la pelvis y el fémur de un sirenio. Además, constituye la primera descripción de osteosclerosis en la pelvis de un amniota, combinada con el grado más alto de osteosclerosis observado en un fémur de amniota. Los resultados indican un modo de vida exclusivamente acuático para este sirenio basal y apoyan la hipótesis de que los cambios microanatómicos preceden a los cambios en la morfología externa de los huesos en el proceso de adaptación a la vida acuática.

