

BATALLERIA	10	2001	37-48	Barcelona, diciembre 2001	ISSN 0214-7831
------------	----	------	-------	---------------------------	----------------

Excepcional hallazgo de fases juveniles de *Coelopleurus coronalis* (Echinoidea) en el Eoceno de Vic (Barcelona)

Exceptional finding of juvenile stages of *Coelopleurus coronalis* (Echinoidea) from the Eocene of Vic (Barcelona)

José Francisco CARRASCO & Francesc FARRÉS

Museo Geológico del Seminario de Barcelona. Diputación 231. Barcelona 08007.

RESUMEN - Se describe y figura, por primera vez, la forma juvenil de *Coelopleurus coronalis* incluyendo las púas que conservan algunos caparazones. Se intenta reconstruir el paleobiotopo en el que vivieron y las variables ambientales que determinaron esta particular tafocenosis.

ABSTRACT - It is described and it figured, for the first time, the juvenile form of *Coelopleurus coronalis* including the spines that conserve some test. It is tried to reconstruct palaeobiotope in that they lived and the environmental variables that determined this particular thaphocoenoses.

PALABRAS CLAVE - *Coelopleurus*, Echinoida, Echinoida, Eoceno, Paleoecología, Tafocenosis
KEY WORDS - *Coelopleurus*, Echinoida, Eocene, Palaeoecology, Thaphocoenoses

INTRODUCCIÓN

Los hallazgos de caparazones de equinoideos con sus púas adheridas son excepcionales, y suponen una aportación al conocimiento del esqueleto de la especie. Ha sido frecuente crear especies a partir de púas sueltas, y esta práctica ha llevado a numerosas confusiones taxonómicas, ya que se sospecha que se han dado procesos de convergencia evolutiva en la forma de las púas. Hemos de tener presente también que las características de las púas pueden variar considerablemente si se encuentran en la cara aboral o en la cara adoral del mismo ejemplar, tal como apuntaron Lambert & Thiéry (1909). Al aumentar las especies fósiles descritas con sus púas adheridas, podemos aumentar la certeza en las determinaciones de equinoideos sólo a partir de registros de púas.

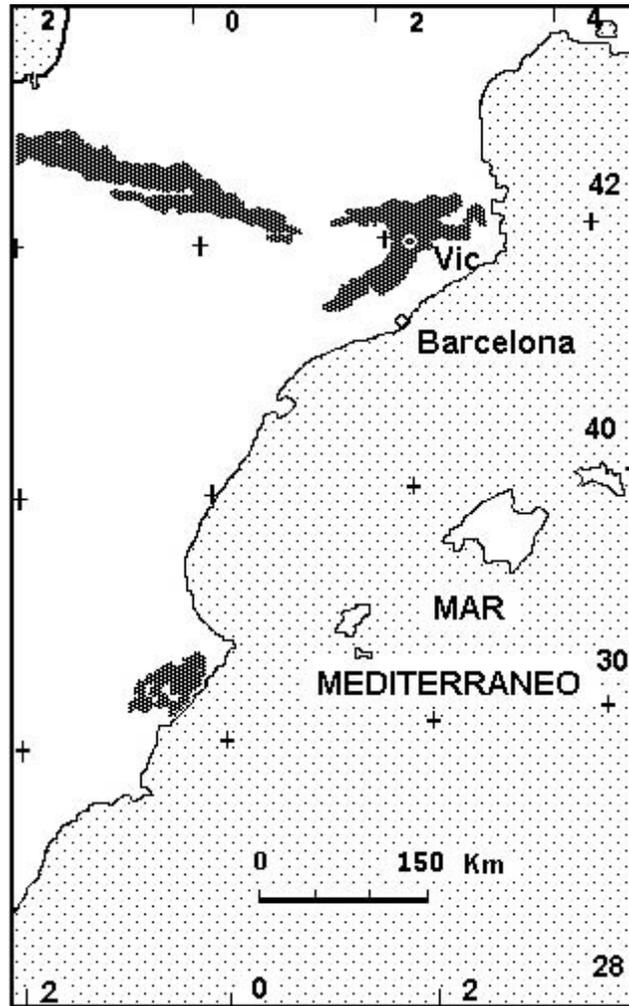


Fig. 1. Principales afloramientos del Eoceno al este de la península ibérica.
 Fig. 1. Main Eocene outcrops in the east of the Iberian Peninsula

Aunque el excelente estado de conservación nos hace pensar que los ejemplares más completos podrían contener la linterna, no nos atrevemos a recuperarlas para no dañarlas. No obstante, hemos hallado piezas sueltas de la linterna que pensamos describir con detalle en otro trabajo.

El modo tan particular en que se conservan estos registros nos sugiere un posible paleobiotopo y unos procesos tafonómicos que exponemos al final del trabajo.



Fig. 2. Localización de los yacimientos indicados. 1=Sector de El Burell; 2=Sector Torrellebreta; 3=Sector Torremagra; 4=Sector Bellpuig; 5=Sector de Terrerons..

Fig. 2. Location of the fields. . 1=Sector of El Burell; 2=Sector Torrellebreta; 3=Sector Torremagra; 4=Sector Bellpuig; 5=Sector of Terrerons..

ENTORNO GEOLÓGICO Y SITUACIÓN DE LOS YACIMIENTOS

El área donde se han recogido los ejemplares de *Coelopleurus* con púas, queda situada entre los municipios de Seva, Tona y Taradell (Osona) provincia de Barcelona (figs. 1 y 2).

Geológicamente, se compone de sedimentos margo-arenosos del Eoceno marino (Bartoniense) del borde oriental de la Cuenca del Ebro.

Los diversos aspectos geo-paleontológicos de la comarca de Vic pueden encontrarse fundamentalmente en los trabajos de Almera (1906); Almela, (1946); Via (1959); Farrés (1961); Farrés y Staid-Stadt (1964); Reguant (1967); Barnolas et al. (1981); Reguant et al. (1983); Busquets et al. (1991) y Álvarez et al. (1993).

La posición sedimentaria de los diversos sectores con *Coelopleurus* es casi idéntica, margas más o menos arenosas en el paquete de conjunto y un lentejón intercalado delgado más carbonático, repleto o con presencia del equinoideo. Dicho estrato es discontinuo, pero vuelve a aparecer a grandes distancias y en un nivel estratigráfico idéntico. Casi siempre la capa de *Coelopleurus* va asociada a fenómenos de oxidación férrica que le da un tinte algo ocráceo. En tres casos concretos

(Torrellebreta, Torre Magra) el lentejón de *Coelopleurus* está arqueado cóncavamente con respecto al resto del plano de sedimentación, lo cual supondría un hundimiento intradeposicional selectivo y único en los fangos de prodelta que serían colonizados biológicamente en momentos puntuales.

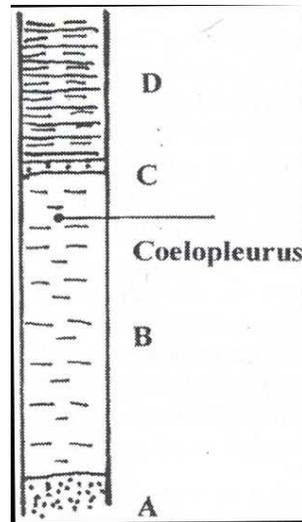


Fig. 3. Parte de las unidades deposicionales del Bartoniano, según Reguant (1967), Barnolas y Serra (1983), Santisteban y Taberner (1988), con inserción del nivel de *Coelopleurus*. A: Areniscas de Seva-Folgaroles.; B: Margas de Manlleu-Vic; C: Areniscas de Tona-Oris; D: Margas de la Guixa y Gurb.

Fig. 3. Part of depositional Bartonian units according Reguant (1967), and Serra Barnolas (1983), Santisteban and Taberner (1988), with inserción *Coelopleurus* level. A: Sandstone Seva-Folgaroles., B: Vic Marls Manlleu; C: Sandstone Tona-Oris, D: Marls of Guixa and Gurb.

La localización de los yacimientos es realmente difícil ya que representan a una pequeñísima capa apelmazada de 1 a 5 cm de grosor almacenada entre potentes estratos de margas arenosas de 10 a 25 m. Su tinte es gris azulado muy abarrancadas por los fenómenos erosivos que le dan aspecto acarcavado. Las localidades que han proporcionado material de *Coelopleurus* con púas han sido (fig. 2):

1.-Sector de El Burell (Término de Seva)

Una capa discontinua calcáreo-margosa psefítica fina de 1 a 2 cm de grosor con caparazones pequeños (Lámina 3-fig. 3). Techo y muro: margas grises arenosas.

2.-Sector Torrellebreta (Término de Tona)

Un nivel en lentejón arqueado de 2 m de largo dividido en capas delgadas y alternantes de margas arenosas con dos estratos de caliza margosa de 2 a 5 cm de grosor con equinoideos (Lámina 1-figs. 3 y 4; Lámina 3-figs. 1 y 2). Techo y muro: margas grises arenosas.

3.-Sector Torre Magra (Término de Tona)

Dos niveles de *Coelopleurus*, con púas de equinoideos, separados verticalmente 8 m. El inferior es muy pequeño 50 cm de largo por 0,5 a 1 cm de grosor. El superior es también apelmazado, de 8 m

de largo y de 2,5 cm en el lugar más grueso. En él predomina las acumulaciones sobre todo de púas en la cara inferior del estrato (Lámina 2-fig 1 y 2; Lámina 3-fig. 4). Techo y muro: margas grises arenosas.

4.-Sector de Bellpuig (Término de Taradell)

Un nivel de 1 cm de grosor, discontinuo, de unos 2 m de longitud. Caparzones pequeños con púas. Techo y muro: margas grises arenosas.

5.-Sector de Terrerons (Término de Taradell)

Estrato de 70 cm de largo y de 1 a 1,5 cm de grueso con ejemplares muy bien conservados (Lámina 1-figs. 1 y 2). Su composición lítica calcáreo margosa y fina posee poca presencia psefítica. Techo y muro. Margas arenosas.

La posición estratigráfica de los niveles de *Coelopleurus* quedan pues intercalados en el último tercio de la potente serie de Margas de Manlleu-Vic que descansan sobre las Areniscas de Seva-Folgueroles y tienen como techo la Arenisca de Tona-Oris (fig. 3). En el corte general estratigráfico del Bartonense de la zona Torrellebreta-Torre Magra (fig. 4) se puede observar la siguiente serie:

1.-Margas grises monótonas. Base.

2.-Alternancia de margas arenosas finas grises con niveles delgados más carbonatados. Hemos encontrado en bastante mal estado, una fauna escasa, idéntica al nivel fosilífero de Gurb: *Harpactocarcinus punctulatus* Desm., *Pseudoguettardia thiolati gurbensis* Moret, *Schizaster studeri* (Agass.), *Dentalium* af. *tenuistriatum* Roualt, *Pleurotomaria* sp. (gran tamaño), *Chama* sp., *Pecten* sp., *Spondylus* sp., Briozoos, *Nautilus* sp. *Carcharocles auriculatus* (Blain). Estos niveles poseen notable bioturbación y horizontes con icnos que se están estudiando: *Teichichnus*, *Thalassinoides*, *Pseudobilobites*, *Incodomias* (con glauconita).

3.-Margas arenosas grises algo más monótonas, fauna escasísima.

4.-Arenisca más o menos calcárea que correspondería al nivel Tona-Oris. Techo.

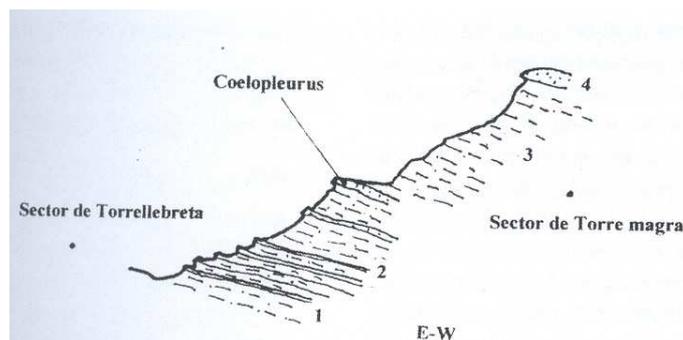


Fig. 4.- Corte general estratigráfico del Bartonense de la zona Torrellebreta-Torre Magra.
Fig. 4.- General section of Bartonian stratigraphic zone-Torre Torrellebreta Magra.

SISTEMÀTICA

Se sigue la sistemática del Treatise (Durham J.W., Fell, H.B., Fischer, a.G., Kier, P.M., Melville, R.V., Pawson, D.L., & Wagner, C.D.

Clase ECHINOIDEA Leske, 1778
Subclase EUCHINOIDEA Bronn, 1860
Superorden ECNINACEA Claus, 1876
Orden ARBACIOIDA Gregory, 1900
Familia ARBACIIDAE Gray, 1855
Género *Coelopleurus* L. AGASSIZ, 1840

Coelopleurus coronalis (Klein, 1734)

- 1754 *Cidaris coronalis* n. sp.; Klein, p.54, tab. IV, figs. D, E
1778 *Cidaris coronalis* Klein; Leske, p.15 et 136, tab. VIII, fig. A, B.
1853 *Coelopleurus coronalis* (Klein); d'Archiac et Haime, p. 198
1858 *Coelopleurus equis* Agassiz; Desor, E., p.97, Tab. XVI, fig 4-6
1889-1894 *Coelopleurus coronalis* Klein; Cotteau, p. 560, Pl. 365
1902 *Coelopleurus coronalis* Klein; Lambert, p. 31
1920 *Coelopleurus coronalis* Klein; Lambert, p. 34
1927 *Coelopleurus coronalis* Klein; Lambert, p. 71
1966 *Coelopleurus coronalis* (Leske); Fell & Barraclough, p. U412, fig. 305,1
1970 *Coelopleurus coronalis* (Klein); Reguant, S., Roman, J. et Villatte, J., p. 899

Sobre la sinonimia

Klein (1734) publicó el nombre de esta especie en una obra gráfica sin describirla. Algunos autores, como Fell & Barraclough adscriben el nombre específico a Leske, pero creemos que es una adscripción errónea ya que en realidad Leske (1778) fue el autor que realizó las primeras descripciones de las especies de Klein. Siguiendo las recomendaciones del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (edición de 2000, artículo 12 . 2 . 7) la autoría de esta especie le correspondería a Klein, aunque sólo la figurara, ya que fue el primer autor que publicó su nombre. La primera referencia bibliográfica en la sinonimia es una traducción francesa de 1754 de la obra de Klein.

Materiales

Todos los materiales estudiados y figurados, losas de diferentes tamaños, se encuentran depositados en Vic, en la colección particular de uno de los autores (F. Farrés), y en el Museo Geológico del Seminario de Barcelona, registrados con los números: 67065-67066-67067.

Descripción del caparazón

Caparazón de contorno redondeado o subpentagonal, de perfil poco alto y bastante aplanado. Placas ambulacrales trigeminadas. Los tubérculos principales de los ambulacros dispuestos en dos líneas que van del peristoma al sistema apical. En cambio, los tubérculos principales de las áreas interambulacrales están dispuestos en cuatro líneas. Las dos líneas de tubérculos interambulacrales interiores no continúan más arriba del ámbito, dejando una superficie lisa en la zona aboral de cada interambulacro (Lámina 3, fig. 2). Las otras dos líneas, las exteriores de cada interambulacro, continúan hasta el sistema apical pero con los tubérculos progresivamente disminuyendo de tamaño; estas dos líneas exteriores tienen los tubérculos más pequeños que los de las dos líneas interiores, y la diferencia es más pronunciada a la altura del ámbito, pero cerca del peristoma se igualan en tamaño. Los tubérculos principales alcanzan su máximo tamaño en el ámbito y ninguno es perforado ni crenulado. Las áreas ambulacrales sobresalen un poco por encima de las áreas interambulacrales. El sistema apical es dicíclico ya que las placas ocelares no tocan el periprocto. Cotteau (1885-1889) figuró erróneamente el sistema apical de esta especie en la figura 8 de la lámina 335, de la que se deduciría que es monocíclico a pesar de que en el texto afirma que es dicíclico. En las placas genitales destaca un gránulo cerca del borde del periprocto, y en el centro de la misma placa se sitúa el poro genital. Rodea el periprocto una corona de gránulos situada justo en el borde de éste, formada por los 4 o 5 gránulos de cada placa genital.

Once ejemplares enteros, con púas adheridas nos han aportado datos biométricos de los caparazones y de las púas (todos los caparazones con 10 mm de diámetro). En la tabla I presentamos los valores medios de la anchura o diámetro (A), la altura (H) de los caparazones y el diámetro del periprocto (P). Se presenta también en la tabla I los valores medios de los mismos parámetros tomados a doce caparazones de la misma especie pero más desarrollados, (todos con 20 mm de diámetro) que hemos podido estudiar gracias a los numerosos registros depositados en el Museo Geológico del Seminario, y pertenecientes a yacimientos de las margas de Gurb, de la misma cuenca de Vic (véase fig. 2 para su localización geográfica).

	forma juvenil	forma adulta
A	9,5	20
H	4,4	11,6
H/A	0,46	0,58
P	1,5	2,56
P/A	0,15	0,12

Tabla I.-Biometría del caparazón
Table I.- Biometry of the test.

A modo de orientación sobre el tamaño que pueden alcanzar los caparazones de esta especie en el Eoceno de la Cuenca de Vic se apunta que los más grandes, que se han registrado en el Museo Geológico del Seminario de Barcelona, tienen un diámetro de 33 mm.

De la tabla I se deduce que, en el desarrollo, la altura crece más rápidamente que la anchura, es decir, los caparazones adultos alcanzan un perfil más alto en comparación con los jóvenes. El diámetro del periprocto crece más lentamente cuando el individuo es adulto. Esta observación está de acuerdo con la observación de Smith (1984) cuando afirma que en los equinoideos regulares el diámetro del periprocto crece más lentamente que el diámetro del caparazón.

Descripción de las púas

La longitud de las púas principales supera el diámetro del caparazón en casi dos veces y media. En cada púa se distingue una base y un tallo (fig. 5). La base contiene el acetábulo, una pequeña concavidad que encaja en el mamelón del tubérculo. La base tiene un aspecto globoso, con la superficie lisa excepto en la plataforma superior que tiene un collar crenulado con aproximadamente diez muescas. La longitud de la base es apenas el tres por ciento de la longitud total de la púa. El tallo aumenta en grosor lentamente hacia el extremo distal. En el tallo se observan dos zonas de longitud parecida: una primera mitad proximal y una segunda mitad distal (figs. 5, A, b y a).

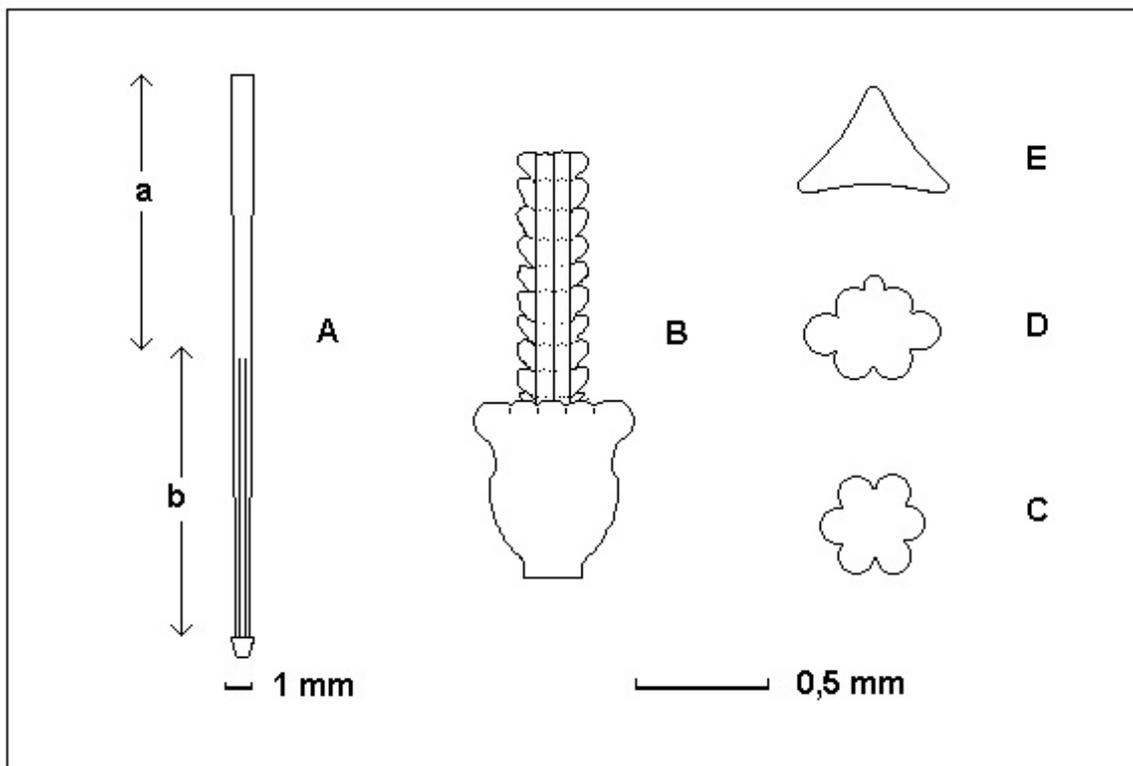


Fig. 5.-Morfología de las púas. A: púa principal; a y b: Extremo proximal y distal del tallo respectivamente; B: detalle de la base y el cuello del tallo; C y D: secciones transversales de la primera y segunda mitad del extremo proximal del tallo respectivamente; E: sección transversal del extremo distal del tallo.

Fig.- 5.-Morphology of the spines. A: primary spine; b: Far proximal and distal stem respectively, B: detail of the base and neck of the stem, C and D: cross sections of the first and second half of the proximal end of the stem respectively, E: cross section the distal end of the stem.

La corteza de la mitad proximal está formada por seis columelas con pequeñas granulaciones (fig. 5, B y C). Entre las columelas hay surcos profundos. En el último tercio de la mitad proximal pueden aparecer pequeñas columelas entre otras dos (fig. 5, D)

La sección transversal de la mitad distal es triangular, característica del género *Coelopleurus* (Hyman, 1955), con los lados formando concavidades más acentuadas a medida que nos aproximamos al extremo distal (Fig. 5, E). Sólo el género *Heterocentrotus* (Plioceno-Actual de mares indopacíficos), del orden Echinoida, también tiene la sección transversal triangular pero a lo largo de todo el tallo de la púa y con las caras de los lados convexas. En el extremo distal las superficies de las tres caras aparentemente son lisas pero con muchos aumentos se observan unas microgranulaciones esparcidas por las caras y más concentradas en las aristas, lo que le da un aspecto serrado a las aristas. No se observa un cuello diferenciado (zona del tallo próxima a la base). Las púas secundarias presentan las mismas características excepto en que las columelas de la zona proximal del tallo montan sobre la base, desapareciendo la plataforma superior con el collar crenulado y en que estas columelas son más numerosas.

La tabla II muestra los valores medios de los siguientes parámetros tomados en las púas principales de caparazones de 10 mm de diámetro: LT=longitud total, LB=longitud de la base, AD=anchura extremo distal del tallo, AP=anchura extremo proximal del tallo y AB=anchura base, todos en mm.

LT	22
LB	0,65
AD	0,6
AP	0,4
AB	0,6

Tabla II.-Biometría de las púas
Table II. .- Biometry of the spines.

Se ha encontrado piezas sueltas de la linterna en aquellas muestras, pertenecientes a los lentejones del sector de Torre Magra (Lámina 3, fig. 4) donde abundan los bioclastos de púas, fragmentos de caparazones y placas. Estas piezas están en estudio y las observaciones se publicaran próximamente.

Distinción de otras especies

El número de líneas de tubérculos interambulacrales separan nuestra especie de *Coelopleurus isabellae*, también muy citada en la cuenca de Vic en niveles inferiores (Luteciense), con un mayor número de líneas. De la especie *Coelopleurus munieri* le separa la heterogeneidad en el tamaño de los tubérculos. En *C. coronalis* son más homogéneos. En *Coelopleurus munieri* los tubérculos

interambulacrales de la cara inferior son más pequeños que los tubérculos ambulacrales de la misma cara. De *Coelopleurus radiatus* y *Coelopleurus delbosi* se diferencia en que la superficie sin tubérculos del área aboral interambulacral, en estas especies, están cubiertas de gránulos, y en *Coelopleurus coronalis* es lisa. Se diferencia de *Coelopleurus tournoueri* porque en esta especie las dos líneas exteriores de tubérculos interambulacrales se dividen ambas en dos líneas de pequeños tubérculos a partir del ámbito y en dirección al sistema apical. En *Coelopleurus coronalis* no tiene lugar esta división.

Distribución

El género *Coelopleurus* se cita, dudosamente, por primera vez en el Cretácico, pero es en el Eoceno donde aparece con seguridad y alcanza su máximo desarrollo en los mares europeos. Nuestra especie se ha encontrado en sedimentos marinos que pertenecen al Eoceno medio y superior de varias cuencas del sur de Europa. En Francia es una especie rara y se ha citado en el Eoceno medio de Handia y Biarritz. En el norte de Italia, en Istria y Vincentin, pertenece al Eoceno superior. También se ha citado en el Nummulítico del Pakistán Occidental (Luteciense superior-Bartoniense inferior). En el noreste de España (Cataluña) es muy abundante y se ha citado en numerosas localidades que van del Luteciense (Eoceno medio) al Bartoniense (Eoceno superior) de Gerona, Olot, entre Bagà y Vallcebre (norte de la provincia de Barcelona), Vic, La Calsina (Montserrat) y Bellprat.

CONCLUSIONES TAFONOMICAS Y PALEOECOLOGICAS

Se propone un modelo paleoecológico en el que vivieron los equinoideos a partir de las observaciones que se relacionan:

1) Se han encontrado ejemplares de *Coelopleurus* con varios grados de adhesión de las púas a los caparazones. Los ejemplares excepcionalmente bien conservados, es decir, con caparazones enteros y con púas adheridas, son más abundantes en estratos de matriz margosa (Lámina 1, fig. 1, 2 y 3). En cambio, los caparazones enteros pero con las púas desprendidas y esparcidas, son más abundantes en matriz arenosa (Lámina 3, fig. 1, 2 y 3). También se encuentran en ambas litofacies grados intermedios de conservación.

2) Encontramos estratos con bioclastos seleccionados a favor de la gravedad, caparazones en su parte superior y púas en la inferior, en matriz arenosa (Lámina 3, fig. 4).

3) Cada yacimiento fosilífero, se limita a un estrato de uno a dos centímetros de grosor, conteniendo sólo ejemplares de igual diámetro, es decir, de la misma edad (Lámina 1, figs. 2 y 4; Lámina 2, figs. 1 y 2; Lámina 3, fig. 3). Los ejemplares más pequeños tienen unos 4 mm de diámetro (Lámina 3, fig. 3) y los mayores 10 mm (Lámina 3, fig. 1 y 2).

4) No hay orientación preferente en la posición de las púas sueltas ni de los caparazones en ningún yacimiento.

5) Como fauna asociada sólo hemos encontrado el foraminífero *Elphidium*.

El modo de reproducirse y dispersarse de los equinoideos nos puede ayudar a reconstruir un modelo paleoecológico donde situaremos los *Coelopleurus*.

Los equinoideos producen una gran cantidad de larvas planctónicas como forma de dispersión pasiva. Las

corrientes marinas son las encargadas de transportar a grandes distancias estas larvas que de esta manera podrán colonizar nuevos fondos marinos. Durante 4 a 6 semanas, después de la puesta de los huevos, tiene lugar el desarrollo larvario, y al final las larvas se transforman en erizos con cerca de 1 mm de diámetro. Es en este momento cuando adoptan una vida bentónica (Riedl, 1986). Estos nuevos colonizadores del bentos formarán poblaciones estables si las corrientes han transportado las larvas justo hasta el biotopo que satisface las necesidades ecológicas de la especie.

La ventaja más evidente de una vida planctónica prolongada, según Peres (1976), como en el caso de las larvas de los equinoideos, está en el incremento de probabilidad de colonización de áreas alejadas de sus poblaciones progenitoras como consecuencia de la dispersión de las larvas por las corrientes marinas. Para el mismo autor, uno de los inconvenientes, de esta larga vida planctónica, está en el riesgo que comporta el arrastre hacia fondos que no satisfacen las exigencias ecológicas de la especie.

Posiblemente, las poblaciones con ejemplares adultos, con más de 10 mm de diámetro, y progenitores de las formas juveniles de *Coelopleurus coronalis* de nuestro trabajo, vivían a una cierta profundidad, como las especies actuales del género *Coelopleurus* (Hyman, 1955) que habitan en comunidades bénticas de sustrato detrítico de grano fino del piso circalitoral o batial, siguiendo la nomenclatura bionómica de Pérès et Picard (1964), es decir, entre 50 y 2500 m. No obstante, los equinoideos son bastante malos indicadores batimétricos por lo que resulta difícil confinar una especie a un rango estrecho de profundidades.

Situaremos las poblaciones adultas de *Coelopleurus coronalis*, progenitoras de nuestros registros juveniles, en un fondo detrítico de grano fino en la cuenca marina del Eoceno de la Plana de Vic. El MGSB dispone de muchos registros de caparzones adultos de yacimientos pertenecientes a las margas de Gurb y que hemos podido estudiar (véase su posición geográfica en la fig. 2). No es arriesgado imaginar que durante el Bartonense, y en el mar de nuestra zona de estudio, algunas corrientes aproximaron masas de agua hacia la línea de costa, situada hacia el sur, arrastrando plancton con millones de larvas de *Coelopleurus* que alcanzaron los fondos someros de algún frente deltáico (fig. 6).

Los sustratos detríticos de los frentes deltáicos se caracterizan por sus superficies inestables debido a deslizamientos gravitacionales. Es en este ambiente donde imaginamos que fueron a parar gran cantidad de larvas para comenzar su desarrollo postlarvario y en donde fueron sepultadas. A las poblaciones, cuyos individuos nacen todos al mismo tiempo y en el mismo lugar, se les denomina, en Ecología demográfica, cohortes (Margalef, 1977).

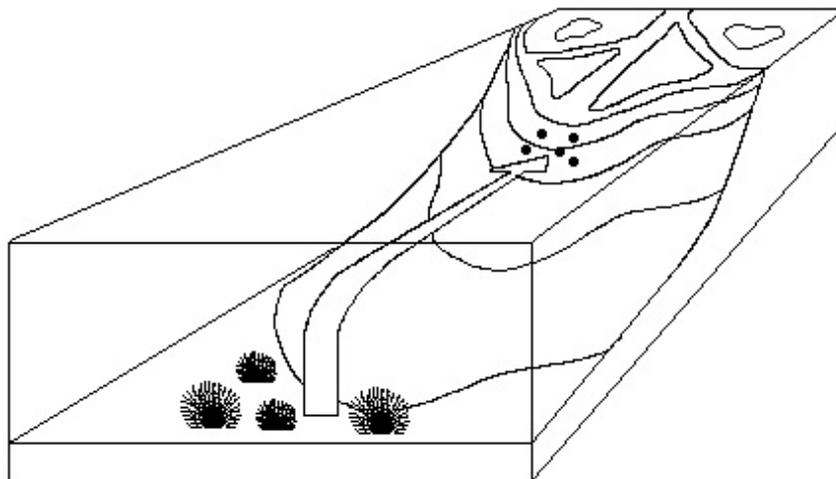


Fig.6.- Dispersión de las larvas de *Coelopleurus* desde poblaciones situadas en fondos relativamente profundos hacia fondos someros de un sistema deltáico.

Fig. 6.- Possible path of larval dispersal from populations located relatively deep in seabeds to a shallow depth of a delta front.

Los ambientes deltáicos ya han sido propuestos en la cuenca eocénica de Vic por Taberner y Santisteban (1984). Estos autores afirman que al comienzo del Bartonense las aportaciones detríticas que llegaron a la cuenca de Vic, por el sur, en forma de conos de deyección, se convirtieron en sistemas deltáicos, que depositaron areniscas y conglomerados cerca de la línea de costa y dieron lugar a una importante acumulación de margas, en el interior de la cuenca, de más de 500 m de grosor en las zonas más distales de la costa.

Los sistemas acuáticos deltáicos se caracterizan por sus cambios bruscos de salinidad, a causa de las aportaciones de agua continental que se mezcla con la marina. Los equinoideos son animales estenohalinos, es decir, no resisten grandes cambios en la concentración de sales del medio acuático. Suponemos que masas de agua salobre bañaron las cohortes juveniles, que intentaban colonizar el fondo del frente deltáico, y esto fue la causa de la muerte masiva. Otra causa de la mortalidad masiva podría consistir en una prolongada exposición a temperaturas elevadas, tal como apunta Smith (1984) cuando cita el caso de muertes masivas de equinoideos ocurridas en los arrecifes de coral al coincidir una marea baja con las horas del mediodía en primavera o verano. En condiciones de laboratorio se ha comprobado que si la temperatura del agua alcanza los 35° C y se mantiene durante tres horas, el 86% de la población de equinoideos muere. Picard (1965) afirma, intentado iluminar el problema de las fijaciones bénticas a fondos detríticos de los estadios larvarios, que las larvas de origen pelágico (que son arrastradas a un sedimento con una granulometría algo diferente del sedimento propio del biotopo de la especie), se desarrollan sobre el fondo durante un intervalo de tiempo relativamente corto y después de alcanzar un tamaño determinado desaparecen bruscamente. Este autor no aclara la causa de la muerte masiva de poblaciones juveniles pero descarta como causa la inanición, pues observa que unos pocos individuos pueden alcanzar la madurez.

La gran cantidad de registros fósiles de *Coelopleurus*, y el excelente grado de conservación en cada yacimiento, nos induce a pensar en una muerte masiva y un posterior enterramiento por deslizamiento de sedimentos de grano fino en unos casos (matriz margosa), y de grano algo más grueso en otros (matriz arenosa). Creemos que el grado de adhesión de las púas al caparazón, en el que se encuentran los diferentes registros, depende del tiempo que transcurre desde la muerte del animal hasta su enterramiento y no de la granulometría del sustrato, pues en todas las litofacies hemos encontrado los diferentes grados de conservación, desde púas sueltas hasta caparazones con sus propias púas adheridas. Para apoyar esta hipótesis resumimos la secuencia en la desintegración de un equinoideo regular después de su muerte, estudiada por Schäfer (1971), y que nos será muy útil para comprender estos diferentes grados de conservación.

Afirma Schäfer (1971) que poco después de morir el equinoideo, las púas dorsales se marchitan y caen sobre el caparazón. Después las púas se desprenden y se desparraman alrededor del caparazón. En una semana la mayoría de las púas han caído, y en dos semanas las membranas peristomial y periproctal se han descompuesto. Las piezas de la linterna comienzan a desmembrarse y se pierden a través del peristoma. En algunas especies las placas del sistema apical pueden también desprenderse. En esta fase el tejido conectivo, que mantiene juntas las placas de la corona, se ha descompuesto y cualquier perturbación fragmentará la corona por las suturas.

En aquellos registros que contienen caparazones y púas sueltas habría pasado un intervalo de tiempo relativamente grande entre la muerte y el enterramiento, que sería de al menos una semana según las observaciones de Schäfer (1971). En los registros que contienen caparazones con sus púas

más o menos adheridas, este período de tiempo habría sido inferior a una semana. El hecho de que se haya encontrado más caparazones enteros con sus púas adheridas en estratos margosos se debe a que el enterramiento por fangos siempre supone una menor agresión corrosiva al esqueleto que los detritos de grano grueso.

Un problema de interpretación tafonómica diferente se plantea en los estratos con bioclastos seleccionados en sentido gravitacional. Estos estratos, de entre 0,5 y 2,5 cm de grosor (Lámina 3, fig. 4), contienen en la parte superior caparazones sin púas y en la inferior sólo púas. En este caso, y dentro del modelo de ambiente deltáico propuesto, después de la muerte masiva de la población juvenil, le seguiría un intervalo de tiempo suficientemente grande (más de una semana) para que las púas se desprendan. Posteriormente habrían aparecido turbulencias en el agua que mantendrían en suspensión caparazones y púas. Al cesar estas turbulencias las púas se depositarían antes que los caparazones, pues presentan menos resistencia en su caída hacia el fondo.

En ningún caso hemos observado orientaciones preferentes de púas sueltas ni de caparazones, lo que nos hace pensar que los fósiles tienen un origen autóctono en parte debido a la falta de transporte por corrientes, y en parte debido también a los enterramientos relativamente cercanos al fallecimiento.

La única fauna asociada que hemos encontrado, foraminíferos del género *Elphidium*, nos confirma la hipótesis de un hábitat litoral somero (Loeblich, 1964). La falta de otras especies se comprende si tenemos en cuenta que en los taludes detríticos de los frentes deltáicos es muy difícil la implantación de comunidades bentónicas estables.

Para tener una idea aproximada de la edad de los ejemplares de *Coelopleurus* véase el trabajo de Bull (1938) que se resume en la Tabla III. En este trabajo, realizado en condiciones de laboratorio, se relaciona el diámetro del caparazón con la edad en *Psammechinus miliaris*, especie regular actual.

Diámetro (mm)	Edad
1	Final metamorfosis larvaria
10	8 meses
20	1 año
26,2	2 años
29,2	de 2 a 3 años
30,3	4 años
37	5 años
38,7	6 años

Tabla III. Relación entre el diámetro del caparazón y la edad en *Psammechinus miliaris* (de Bull, 1938)
Table III.- Relationship between the diameter of the test and the age at *Psammechinus miliaris* (from Bull, 1938)

A partir de la Tabla III se infiere que las poblaciones juveniles de *Coelopleurus* de nuestros registros no pueden proceder de poblaciones de la misma edad y situadas en el mismo biotopo en el que fueron enterradas, ya que la madurez sexual en equinoideos se alcanza al año de edad y nuestros ejemplares no superan en ningún caso los 10 mm de diámetro, que se corresponde con una edad de 8 meses.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Calzada por su interés en publicar nuestras investigaciones, al Sr. Abad por sus sugerencias, y a los compañeros Angel Cañigueral y Jacint Altimiras por su ayuda en los trabajos de campo.

BIBLIOGRAFIA

Almera, S. (1906): Descripción geológica y génesis de la plana de Vich. *Mem. Real Acad. Cienc. Art. Barcelona*, 3^a época. Vol. V. Barcelona.

Almela, A. (1946): Manlleu, Hoja no 294, Mapa geológico de España. Escala 1/50.000 *Inst. Geol. Min. Esp.* No 96 H. Madrid.

Álvarez, G., Busquets, P., Solé, N. & Urquiola, M. (1993): *Dendrophyllia reguanti* n. sp. Una especie de Escleractinio del Bartonense de Vic (Barcelona, España). Su significado en los ambientes de plataforma externa afótica. *Rev. Esp. Paleont.* No extraordinario. Oviedo.

d'Archiac et Haime (1853): Description des Animaux Fossiles du Groupe Nummulitique de l'Inde. *Gide et Baudry*. Libraires-Éditeurs. Paris.

Barnolas, A., Busquets, P. & Serra-Kiel, J. (1981): Características sedimentológicas de la terminación del ciclo marino del Eoceno superior en el sector oriental de la Depresión del Ebro (Cataluña, NE. De España). *Acta Geol. Hisp.*, 16. Barcelona.

Bull (1938): in Hyman. The Invertebrates. Echinodermata. The Coelomate Bilateria. Vol IV. *McGraw-Hill Book Company, Inc.* New York.

Busquets, P., Reguant, S., Serra-Kiel, J., & Taberner, C. (1991): El registro bentónico en el análisis sedimentológico (Bartoniense-Priaboniense de área de Vic. NE de la cuenca del Ebro). *I Congreso del Grupo Español del Terciario*. Vic (Barcelona).

Cotteau, M. (1889-1894): Paléontologie Française ou description des Fossiles de la France. 1^{re} série. Animaux invertébrés. Terrain Tertiaire. Tome II. Paris.

Castex, L. et Lambert, J. (1920): Révision des Échinides de Falaise de Biarritz. *Actes de la Soc. Linnéenne*, T. XXI, 84 pp., Bordeaux.

Desor, E., (1858): Synopsis des Échinides fossiles. *CH. Reinwald, Éditeur*. Paris.

Durham, J.W., Fell, H.B., Fischer, A. G., Kier, P.M., Melville, R.V., Pawson, D.L., & Wagner, C.D., (1966): Echinoidea, in: Treatise on Invertebrate Paleontology (R.C. Moore, Ed.). Part U. *Geolog. Society American & Univ. Kansas Press*. New York.

Farrés, F. (1961): Enumeración de las especies halladas en el Eoceno de la comarca de

Vich. *Rev. AUSA. Patronato Estudios Ausonenses*, no 36. Vic.

Farrés, F. y Staid-Staad, J. (1964): Las correlaciones faciales del Lediense y su fauna de moluscos en la comarca de Vich. *AUSA*. Vol. V. Vic.

Fell, H.B. & Pawson, D.L. (1966): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part U, Echinodermata 3. Asterozoa-Echinozoa-Echinacea. The Geological Society of America, Inc. and The University of Kansas Press.

Hyman, L.H., (1955): The Invertebrates. Echinodermata. The Coelomate Bilateria. Vol. IV. *McGraw-Hill Book Company, Inc.* New York.

Klein, J. T. (1754): Naturalis dispositio Echinodermatum. Accessit Lucubraticula de aculeis Echinorum marinorum, cum spicilegio de Belemnites.-T.J. Schreiber, Gedani: 1-79, 37 pls.

Lambert, J. (1902): Description des Échinides fossiles de la province de Barcelone. *Mém. Société Géol. de la France*, no 24.

Lambert, J. (1927): Description des Échinides fossiles de la Catalogne. *Memoria del Museo de Ciencias Naturales de Barcelona*. Serie Geológica. Vol. I, no1. Barcelona.

Lambert, J. & Thiéry, P. (1909): Essai de Nomenclature raisonnée des Échinides. *Librairie L. Ferrière*. Chaumont.

Leske, N.G. (1778): Jacobi Theodori Klein Naturalis dispositio Echinodermatum, edita et descriptionibus novisque inventis et synonymis auctorum aucta. G.E. Beer, Lipsiae: I-XXI, 1-278, 54 pls.

Loeblich, A. R.Jr. & Tappan, H.: Sarcodina and Foraminiferida, in Moore. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part C. Protista 2. *The Geological Society of America and The University of Kansas Press*. New York.

Margalef, R. (1977): Ecología. Segunda Edición, p. 575. Ediciones Omega, S.A. Barcelona.

Mortensen, Th. (1935): A Monograph of the Echinoidea. Vol. II. Text. *C.A. Reitzel-Publisher*. Copenhagen.

Picard, J. (1965): Recherches qualitatives sur les Biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Thèses présentées à la Faculté des Sciences de l'Université d'Aix-Marseille*.

Pérès et Picard (1964): Nouveau Manuel de Bionomie Benthique de la Mer Méditerranée. *Extrait du Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*. Bulletin no 31, fasc. no 47.

Reguant, S. (1967): El Eoceno marino de Vic. *Mem. Inst. Geol. Min. Esp.* T. LXVIII. Madrid.

Reguant, S., Roman, J., & Villatte, J. (1970): Échinides de l'Éocène moyen de la région de Vic (Barcelona). *Bull. Soc. Géol. de France* (7) XII, 1970, no5, p. 894-912.

Reguant, S., Busquets, F., Colombo, F., Serra, J., Vilaplana, M. Barnolas, A. (1983): Hoja no 332, Mapa Geológico de España. Serie Magna. *Publ. I.G.M.E.* Madrid.

Riedl, R. (1986): Fauna y Flora del mar Mediterráneo. *Ediciones Omega*. Barcelona.

Schäfer, W., (1971): Ecology and palaeoecology of marine environments. *Oliver and Boyd Ed.* Edinburgh.

Smith, A., (1984): Echinoid Palaeobiology. Special topics in Palaeontology, #1, 190 pp. *George Allen & Unwin (Publishers)*. Londres.

Taberner, C & Santisteban, C. (1984): La sedimentación del tránsito Eoceno-Oligoceno en la Cuenca Eocena Catalana (Sector Vic), su significación geodinámica. *Publicaciones de Geología núm. 20 Homenaje a Luis Sánchez de la Torre*, pp. 283-318. Bellaterra.

Via, LL. (1959): Decápodos Fósiles del Eoceno Español. *Bol. Inst. Geol. Min. Esp.* T. LXX. Madrid.

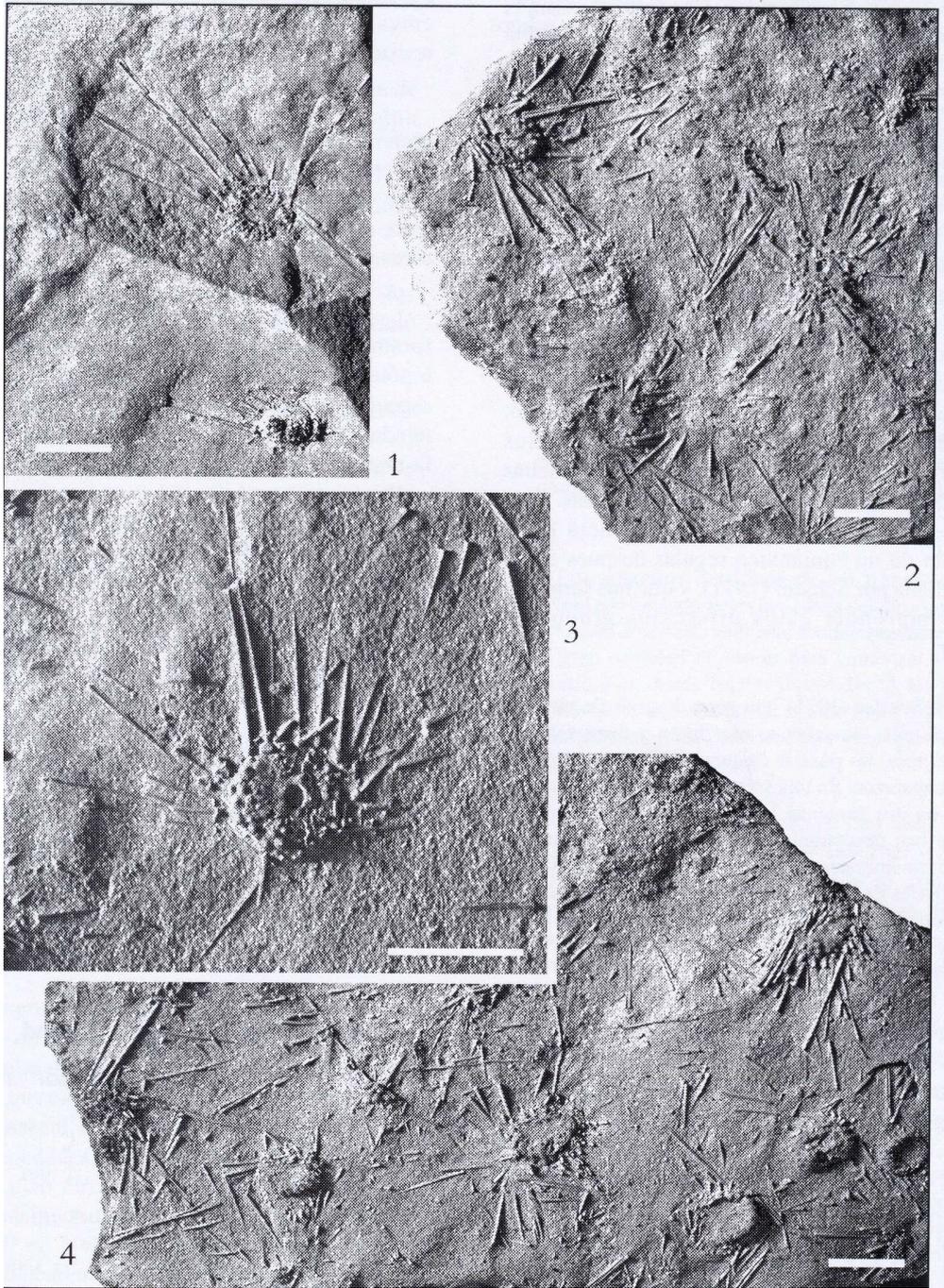


Lámina 1 (el segmento representa 1 cm)

Fig. 1.-Caparazones con púas adheridas, y rotas en su parte distal. Cemento margoso fino (Sector Terrerons)

Fig. 2.-Caparazones con púas algo separadas. Matriz fina margosa (Sector Terrerons)

Fig. 3.- Caparazón con algunas púas adheridas y otras sueltas (Torrellebreta-Torre Magra)

Fig. 4.- Caparazones con púas adheridas y sueltas. Marga calcáreo arenosa fina (Sector Torrellebreta)

Plate 1 (the bar represents 1 cm)

Fig.1 .- Tests with attached spines, and broken in its distal part. Cement with marlaceous fine grained (Terrerons Sector).

Fig. 2.- Tests with spiked shells a bit disjointed. Marlaceous matrix with fine grained.

Fig. 3.- Test with some spines attached and other loose (Torrellebreta-Torre Magra).

Fig. 4.- Test with some spines attached and other loose. Marl calcareous fine Sandy (Torrellebreta Sector)

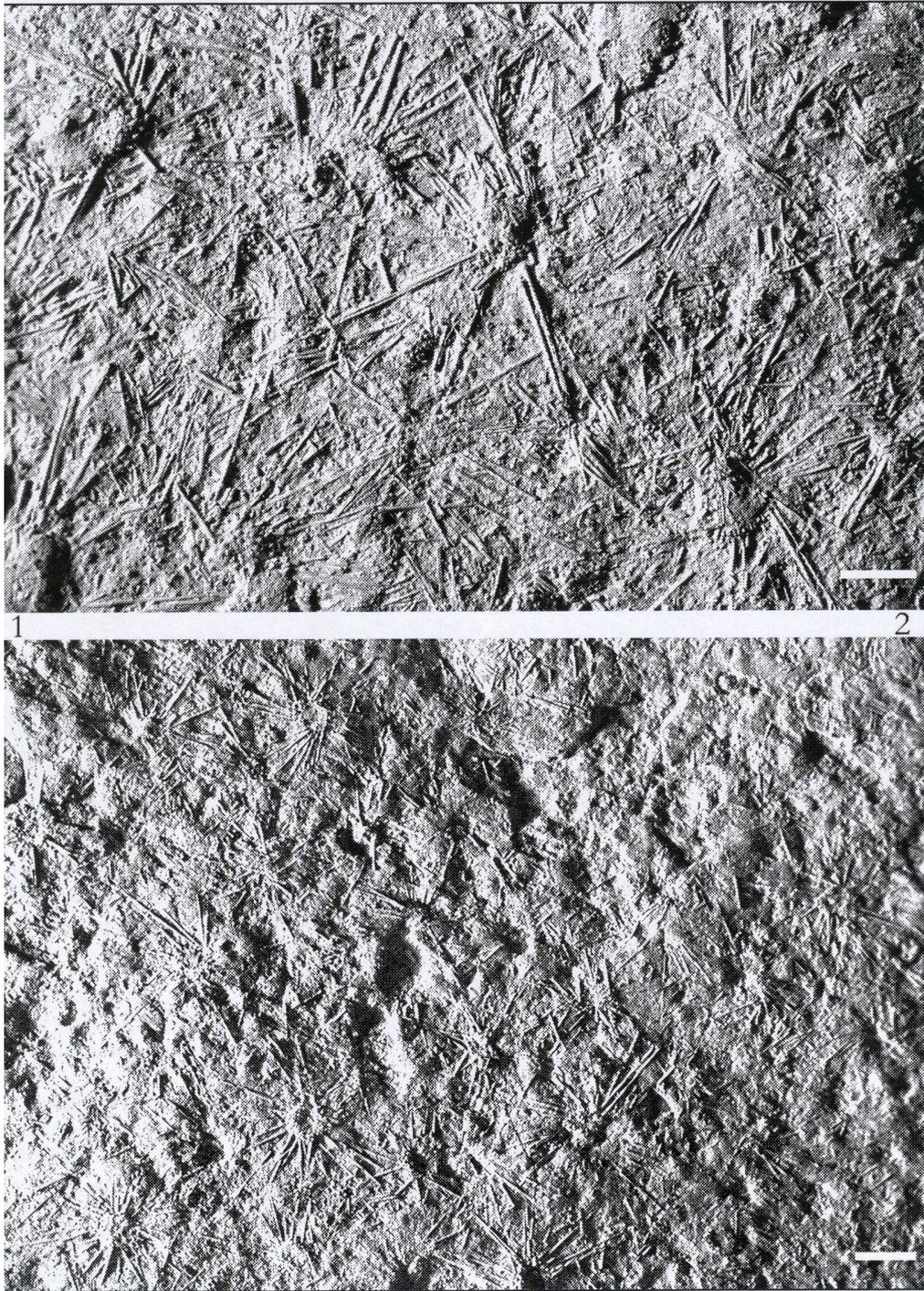


Lámina 2 (el segmento representa 1 cm)

Fig. 1. y 2.- Caparazones con púas adheridas. Marga calcáreo-arenosa fina (Sector Torre Magra)

Plate 2 (the bar represents 1 cm).

Fig. 1 and 2.- Tests with spines attached. Marl calcareous fine sandy (Torre Magra Sector)

lámina 3

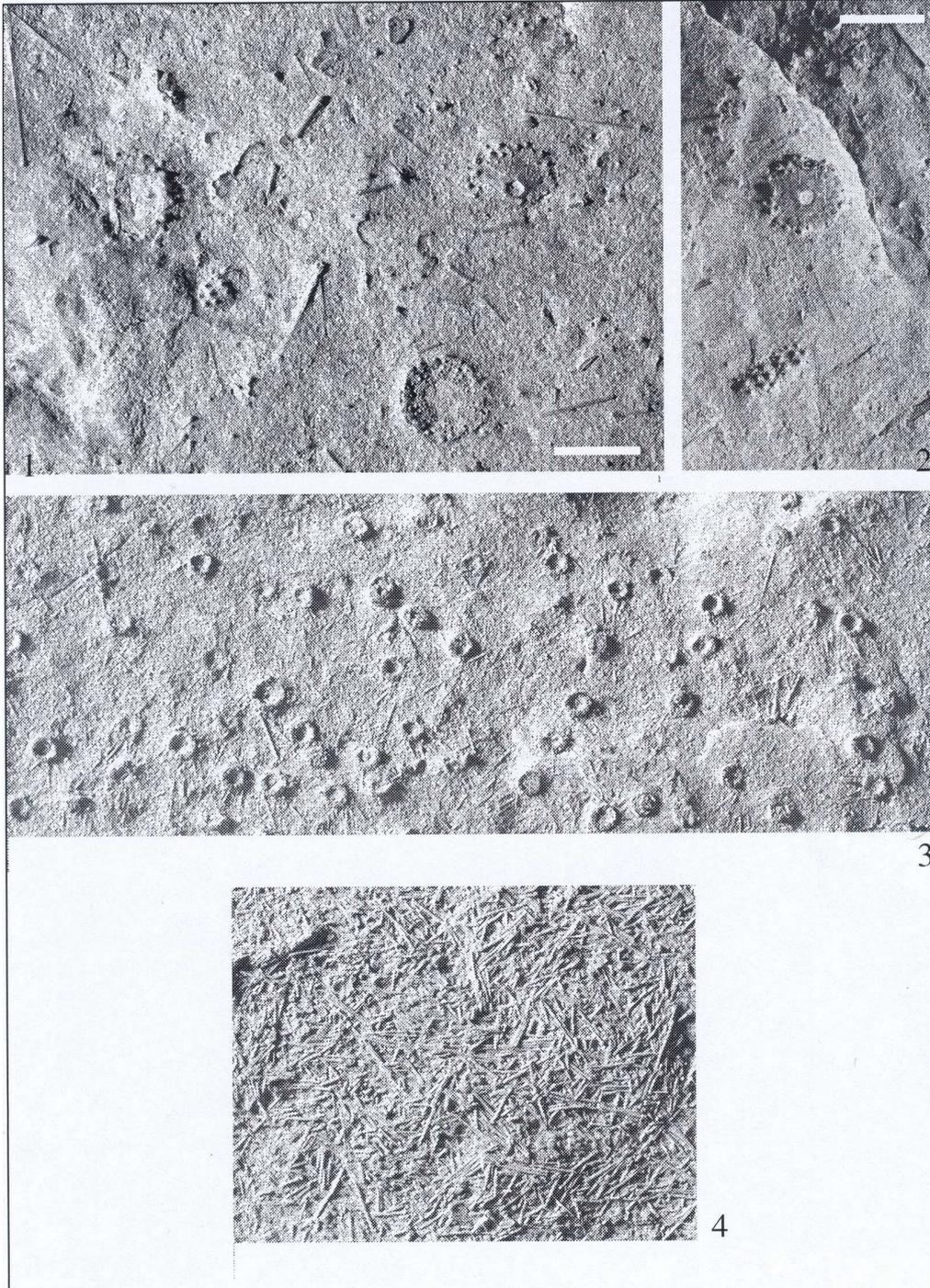


Lámina 3 (el segmento representa 1 cm)

Fig. 1.-Caparazones y púas sueltas. En la parte inferior derecha caparazón en vista adoral. Parte superior derecha caparazón en vista aboral. Matriz margo calcárea-arenosa fina (Sector Torrellebreta)

Fig. 2.-Caparazón superior en vista adoral, e inferior en visión lateral. Matriz margo calcárea-arenosa fina (Sector Torrellebreta)

Fig. 3.- Ejemplares pequeños (unos 5 mm de diámetro) con los caparazones hundidos por aplastamiento. Matriz calcáreo-arenosa (Sector El Burell).

Fig. 4.- Cara inferior del estrato. Tejido formado casi exclusivamente por púas (Torre Magra)

Plate 3 (the bar represents 1 cm)

Fig. 1.- Separate tests and spines. Below right adoral view test. Right top aboral view test. Marlaceous calcareous fine sandy matrix (Torrellebreta Sector).

Fig. 2.- Test higher in adoral view, and test lower in lateral view. .Marlaceous calcareous fine sandy matrix (Torrellebreta Sector).

Fig. 3.- Small specimens (about 5 mm in diameter) sunk by crushing shells. Calcareous-sandy matrix (Sector The Burrell).

Fig. 4.- Underside of the stratum. Like a tissue consists almost exclusively of spines (Torre Magra).