

ANTIGUOS LAGOS Y BOSQUES ARAGONESES COMO FUENTES DE PALEODIVERSIDAD

Enrique Peñalver¹

¹ Museo Geominero, Instituto Geológico y Minero de España. C/Cirilo Amorós, 42 entreplanta. 46004 Valencia, España

e.penalver@igme.es

Resumen: Algunos tipos de yacimientos paleontológicos son muy ricos en fósiles, atesoran una gran paleodiversidad y sus fósiles muestran una conservación excepcional. Esta última característica define a los *Konservat-Lagerstätten*, que suelen combinar las otras dos características. Una gran parte de los que tienen un origen continental suelen ser yacimientos paleoentomológicos, aquellos con abundantes artrópodos fósiles, principalmente insectos y arañas. Son escasos en el registro fósil, ya que para su origen tuvieron que concurrir circunstancias poco comunes. Estos yacimientos pueden ser considerados “puntos calientes de paleobiodiversidad”. Aragón presenta dos de estos yacimientos, que tienen una importancia científica internacional, y que además corresponden con dos modalidades muy distintas: los yacimientos de ámbar y los yacimientos de compresión de origen lacustre. Son San Just, del Albiense superior (Cretácico Inferior), y Rubielos de Mora, del Aragoniense inferior (Mioceno Inferior), respectivamente, ambos localizados en la provincia de Teruel. Hasta el presente se han publicado numerosas especies nuevas de insectos y arácnidos (ácaros y una araña) a partir del registro fósil aragonés, principalmente de San Just y Rubielos de Mora. Además de la información taxonómica y filogenética que han aportado, una importante contribución de los mismos se refiere a los estudios paleobiológicos. En general, el patrimonio natural aragonés constituido por los yacimientos de San Just y Rubielos de Mora, y las colecciones de fósiles provenientes de ellos, tiene una protección y una gestión efectivas, pero seguramente los yacimientos deberían ser incluidos dentro de figuras de protección, como es la figura llamada *Bien de Interés Cultural*.

Palabras clave: Ámbar, Resina, Paleolago, Rocas laminadas, Conservación excepcional, Artrópodos.

Abstract: *Some palaeontological outcrops are very rich in fossils, containing a high palaeodiversity and their fossils are exceptionally preserved. This last feature defines the so called Konservat-Lagerstätten, which commonly combine the two other aforementioned features. A large part of them with a continental origin tend to be palaeoentomological outcrops, those that yield abundant fossil arthropods, mainly insects and spiders. They are scarce in the fossil record, because several uncommon circumstances were necessary in their origins, and can be considered “hotspots” of palaeobiodiversity. Aragon presents two of these outcrops, which are of international scientific relevance, of two very different nature: the amber outcrops and the compression outcrops of lacustrine origin. They are San Just, upper Albian (Early Cretaceous) in age, and Rubielos de Mora, Lower Aragonian (Lower*

Miocene) in age, respectively, both located in the Province of Teruel. Up to today, a lot of new species of insects and arachnids (mites and one spider) have been described based on the Aragonese fossil record, mainly from San Just and Rubielos de Mora. Apart of the abundant taxonomic and phylogenetic data they provided, other important contribution is referred to the palaeobiological cases that have been described. In general, the Aragonese natural heritage constituted by San Just and Rubielos de Mora outcrops, and the collections of fossils they provided, has effective protection and management, but most likely the outcrops need protection designations as, for example, the so called Bien de Interés Cultural.

Key words: Amber, Resin, Palaeolake, Laminated rocks, Exceptional preservation, Arthropods.

INTRODUCCIÓN

Se estima que actualmente existen entre 10 y 30 millones de especies de organismos, e incluso se ha llegado a plantear la cifra de 100 millones, por lo que hay mucha incertidumbre a este respecto. La biota actual no deja de ser como un último fotograma de una película larguísima. Cuando intentamos imaginar el número de especies de organismos que habrán existido desde el origen de la vida entendemos que nos enfrentamos a los mismos límites en la comprensión de grandes magnitudes como son las distancias en el espacio del Universo o el número de estrellas que contiene, o, por poner un ejemplo más cercano, el número de granos de arena en una playa. Nadie se ha atrevido a hacer una estimación de las especies que existieron en el pasado, por el calibre y grado tan alto de incertidumbre de un cálculo de ese tipo, y porque hay algo de arbitrario en los límites entre especies que derivan unas de otras por evolución cuando consideramos un lapso de tiempo muy extenso. Lo que sí es cierto es que la taxonomía paleontológica continúa describiendo nuevas especies del pasado sin parar, y cada vez de forma más acelerada. No obstante, mientras exista la Humanidad y su ciencia, el número de especies paleontológicas descritas siempre será minúsculo respecto a las que existieron, aunque ello no es impedimento para tener ya hoy día una idea adecuada de la paleodiversidad, de los principales cambios en los linajes de organismos a través del tiempo profundo, y de los grupos que han existido al más alto nivel de la jerarquía taxonómica. Con la descripción de más y más especies, y géneros, y familias y, muy de vez en cuando, órdenes... se va perfilando el cuadro de la diversidad de la vida del pasado.

Y aunque la taxonomía paleontológica tiene sus peculiaridades, y en general sus limitaciones, con respecto a la taxonomía de organismos actuales o taxonomía neontológica, muchas de las descripciones de especies fósiles de las últimas décadas se hacen con un detalle que no tiene mucho que envidiar a las descripciones neontológicas, gracias a nuevas técnicas y modos de estudio. A este respecto, las especies fósiles descritas a partir del registro de yacimientos de conservación excepcional, o *Konservat-Lagerstätten*, cada vez descubiertos con más frecuencia, pueden ser de un detalle impresionante. Estos yacimientos pueden ser marinos o continentales, pero aquí únicamente se tratarán los de origen continental, los cuales suelen presentar un abundante registro de artrópodos, principalmente insectos y arañas.

Aragón cuenta con dos *Konservat-Lagerstätten* de origen continental muy relevantes desde el punto de vista científico, uno de ámbar cretácico, con origen en bosques resiníferos de gimnospermas, y otro de ritmitas bituminosas miocenas, con origen en un lago meromíctico. A partir del registro fósil de ambos se han descrito muchas especies nuevas, tal y como ha quedado recogido en Moliner y Zamora (2017).

ÁMBAR Y RITMITAS BITUMINOSAS: PALEODIVERSIDAD

El ámbar, o resina fósil, es considerado una de las modalidades de fosilización que mejor conservan la anatomía de pequeños organismos del pasado. Sin duda los yacimientos de ámbar se pueden considerar *Konservat-Lagerstätten* o yacimientos de conservación excepcional. Por ejemplo, los insectos presentes en el ámbar suelen conservar su volumen y tridimensionalidad original, y cada uno de los detalles anatómicos externos, incluidos los más pequeños y frágiles (Grimaldi y Engel, 2005). El proceso que aconteció puede observarse actualmente en bosques de *Agathis* (gimnospermas), por ejemplo en Nueva Zelanda, y de *Hymenaea* (angiosperma), por ejemplo en Madagascar, pero en menor medida también en bosques de pinos resiníferos en nuestro país. La resina exudada desde el tronco o las ramas tiene la capacidad de atrapar y englobar diversos organismos del medio boscoso, generalmente de pequeño tamaño. Al quedar englobados y fijados en la masa de resina, no existe colapso del cadáver y la descomposición se ralentiza por las propiedades microbicidas de la resina y por el efecto deshidratante que ejerce. Posteriormente, la resina se desprende y se acumula en el suelo y en la hojarasca. Si se trata de una resina cuya polimerización es rápida, adquiere pronto una cierta consistencia y puede permanecer en el suelo y la hojarasca durante muchos años sin desintegrarse. El arrastre del suelo por avenidas de agua y procesos de erosión conducen al transporte de la resina con su contenido por los ríos hasta zonas de estuario en donde puede quedar enterrada definitivamente y transformarse en ámbar.

La resina atrapa principalmente pequeños artrópodos terrestres (Martínez-Delclòs *et al.*, 2004). Una misma masa de resina de pequeño tamaño puede atrapar muchas decenas de artrópodos. Los artrópodos son el grupo de organismos más diverso que existe y en cualquier bosque, actual o por ejemplo del Cretácico, se pueden contabilizar muchísimas especies. Estas pueden habitar el árbol resinífero, con microhábitats distintos donde viven diferentes especies, como puede ser la corteza, la madera, la base del árbol, la copa, etc. Todo ello conduce a que el ámbar sea además un medio idóneo para contener una gran cantidad de especies distintas del pasado o paleodiversidad. Los yacimientos de ámbar también presentan una gran paleodisparidad, ya que podemos encontrar conservados dentro del ámbar grupos tan diversos como protoctistas, hongos, restos de plantas, de dinosaurios, de mamíferos, artrópodos...

Por otro lado, muchos paleolagos son también *Konservat-Lagerstätten*. En este caso, la superficie del agua actuó como una gran trampa de insectos voladores que caían al agua. También atrapó de forma efectiva insectos no voladores y arañas arrastrados por el aire o los ríos, así como otros restos de la biota como hojas, semillas, flores, plumas, etc. Sin embargo, era una trampa mucho más efectiva para los cadáveres de los organismos acuáticos y anfibios (Peñalver, 2002). Esto explica que los paleolagos puedan presentar un registro fósil caracterizado por una abundante paleodiversidad y paleodisparidad. Si el fondo del lago era anóxico, todos los restos y cadáveres que se hundían quedaban finalmente enterrados en sedimento muy fino que favorecía la conservación y fosilización de estructuras anatómicas pequeñas. Si, además, actuaban velos o tapices microbianos cubriendo periódicamente el sedimento del fondo, entonces la conservación y fosilización era mucho más detallada y excepcional (Peñalver, 2002).

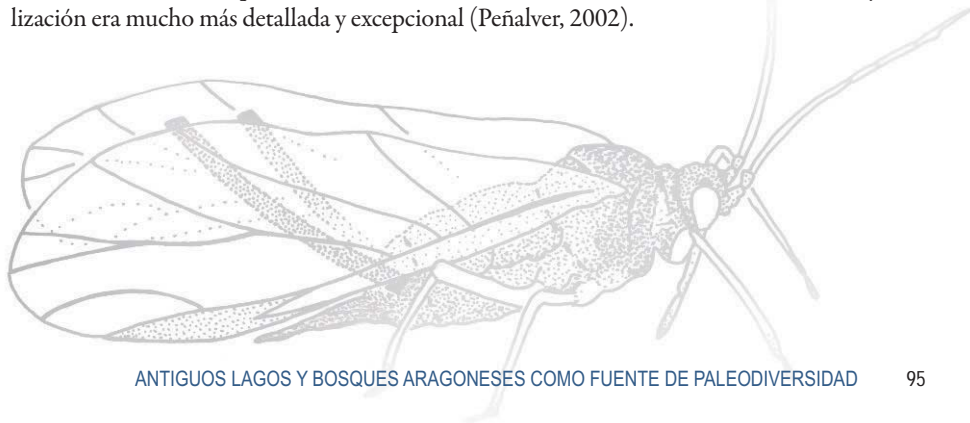




Figura 1. Yacimiento de ámbar cretácico de San Just, Utrillas, localidad tipo de numerosas especies de insectos, ácaros y de una araña.

EL YACIMIENTO DE ÁMBAR DE SAN JUST

La mejora de la carretera N-420 a su paso por el municipio de Utrillas, Teruel, a mediados de los 90, supuso el corte de un estrato de lutitas oscuras que en ese punto presentaba una concentración inusual de ámbar (Figura 1). El señor Marcial Marco, de Teruel, lo descubrió cuando, advertido por lo que allí había aflorado, visitó el lugar y se dio cuenta de que era ámbar cretácico (Peñalver, 2011).

El yacimiento de San Just está localizado en el margen Norte de la subcuenca de Aliaga, en la Cuenca del Maestrazgo. La sedimentación en la Cuenca del Maestrazgo, durante el Cretácico Inferior, se produjo principalmente en ambientes marinos y dulceacuícolas someros e implicó la formación de areniscas, calizas y margas, principalmente. Durante el Albiense, los sistemas de delta y estuario se desarrollaron y evolucionaron verticalmente a sistemas de delta dominados por un ambiente fluvial con sedimentación siliciclástica. Se ha indicado que el yacimiento de San Just se sitúa aparentemente en la transición entre los miembros Regachuelo y La Orden de la Formación Escucha.

Los estudios palinológicos realizados en el área Escucha-Utrillas muestran una predominancia de esporas de pteridófitos y de Schizaeaceae, lo cual indica un clima húmedo, de cálido a subtropical, con episodios más áridos en los que predominaron las Cheirolepidiaceae. La

asociación de polen de angiospermas del yacimiento de San Just indicó, según Villanueva-Amadoz *et al.* (2010), una edad Albiense medio a Albiense superior temprano. Otras evidencias inéditas indicarían una edad Albiense superior para el ámbar, hace alrededor de 105 millones de años, en el Cretácico Inferior. Para más información sobre el yacimiento y la preservación de las bioinclusiones consultar Peñalver *et al.* (2007) y Peñalver y Delclòs (2010).

Aparte de San Just, otra localidad de ámbar excavada y estudiada en Aragón es Arroyo de la Pascueta, en el municipio turolense de Rubielos de Mora, aunque en este caso el ámbar es escaso, está muy microfracturado y no ha proporcionado muchos ejemplares de bioinclusiones; únicamente se ha descrito hasta ahora una especie fósil de insecto. Otras localidades con ámbar cretácico son Linares de Mora, Mora de Rubielos, Portalrubio, Alpeñes, Pancrudo, Villel, Estercuel, Valle de Andorra, Foz-Calanda, mina “Leonor” (Utrillas), Valdeconejos y Palomar de Arroyos (Peñalver, 2011).

EL YACIMIENTO DE COMPRESIÓN DE RUBIELOS DE MORA

La cuenca terciaria de Rubielos de Mora está situada en el sector sureste de la cordillera Ibérica, en el dominio tectónico conocido como “Zona de Enlace”. Durante el Mioceno Inferior-Medio esta cuenca estuvo configurada como una fosa tectónica de tipo semigraben (Anadón *et al.*, 1988a y 1988b), controlada por la formación de una cubeta sinclinal en el substrato del Mesozoico, y condicionada por fallas normales de orientación ENE-WSW (Guimerà, 1990).

Entre los depósitos que constituyen el relleno de esta cuenca se han diferenciado dos conjuntos discordantes. El conjunto inferior, que aflora en los límites de la cubeta tectónica, ha sido datado como Mioceno Inferior-Medio (Moissenet y Gautier, 1971; Godoy y Anadón, 1986).



Figura 2. Vista parcial del yacimiento de Río Rubielos, del paleolago de Rubielos de Mora, que es localidad tipo de numerosas especies de insectos.

El conjunto superior se extiende fuera de los límites tectónicos de la cuenca y se ha atribuido al Mioceno Superior-Plioceno por Moissenet y Gautier (1971).

Anadón *et al.* (1988b) subdividieron los depósitos de edad Mioceno Inferior-Medio de la cuenca en tres unidades (Unidad Inferior, Media y Superior), que suponen un espesor en conjunto de 600-800 m. La Unidad Superior, que aflora solamente en la mitad meridional de la cuenca, está formada por un sistema de varias asociaciones de facies incluyendo carbonatos y margas lacustres. En esta Unidad se encuentran las ritmitas bituminosas lacustres con insectos y arañas fósiles (Figura 2), entre otros restos, junto a afloramientos con micro y macromamíferos que permiten una datación. La facies laminada se encuentra estratigráficamente algo por encima de los yacimientos con micromamíferos, por lo que su edad se puede estimar en Aragoniense inferior (para más detalles ver Peñalver, 2002).

Para un desarrollo extenso sobre la conservación excepcional de los artrópodos en la cuenca, sobre la lista paleofaunística, y sobre los estudios de la macroflora y el polen, consultar Peñalver (2002). Con posterioridad se realizó un estudio más completo del polen fósil por Barrón *et al.* (2006). Para conocer la fosilización de los anfibios en la cuenca consultar McNamara *et al.* (2012).

TAXONES DESCRITOS DEL BOSQUE RESINÍFERO

Se han identificado numerosas formas nuevas en el ámbar de San Just que esperan ser descritas y publicadas, y también algunas especies conocidas en otros ámbares. A continuación se comentarán únicamente los taxones descritos a partir de ejemplares de San Just, es decir, aquellos taxones cuyos holotipos provienen del yacimiento.

Los arácnidos en el ámbar de San Just están representados por arañas y ácaros. Aunque se han encontrado muchos ejemplares de arañas, hasta la fecha sólo se ha descrito un nuevo taxón a partir de su registro fósil. *Spinomegops aragonensis* es el nombre de la especie de araña de la familia Lagonomegopidae que fue descrita en 2013 (Pérez de la Fuente *et al.*, 2013). La familia no tiene representantes actuales, sólo se han encontrado ejemplares en ámbar cretácico que se caracterizan por tener dos grandes ojos en posición anterolateral. El ámbar de San Just ha proporcionado un ácaro oribátido, perfectamente conservado, de la rara familia actual Ametroproctidae, que sólo cuenta con dos géneros conocidos con distribución en Canadá, Estados Unidos, Suiza, Federación de Rusia y Japón. El ejemplar fósil se describió como *Ametroproctus valeriae* en 2008 (Ariño *et al.*, 2008b). Se sabe muy poco de la biología actual de los ácaros ametroproctidos, pero parece que la especie del Cretácico habitaba en la corteza de los árboles. Posteriormente se han descrito otras nuevas especies de ácaros oribátidos: *Cretaceobodes martinezae* de la familia Otocephidae, *Trhypochthonius lopezvallei*, de la familia Trhypochthoniidae, *Hypovortex hispanicus*, de la familia Scutoverticidae, y *Tenuelamellarea estefaniae* de la familia Lamellareidae (Ariño *et al.*, 2010, 2012, 2016, respectivamente). De estos taxones, *Cretaceobodes* es un género que se describió a partir de un ejemplar de San Just.

Las termitas son los principales recicladores de lignina y celulosa por lo que son imprescindibles en los ecosistemas boscosos actuales, ya que si no estuvieran presentes estos ecosistemas colapsarían por acumulación de madera sin metabolizar. Al igual que las mantis religiosas, estos insectos están estrechamente relacionados evolutivamente con las cucarachas. Del ámbar de San Just se ha descrito un ejemplar de ala anterior de una termita primitiva (Engel y Delclòs, 2010) que ha sido considerado nuevo género y especie: *Aragonitermes teruelensis*.

En San Just se han hallado varios ejemplares de diminutos insectos tisanópteros de la rara familia Stenurothripidae, ya extinta. En 2010, estos trips se describieron como un nuevo



Figura 3. Ejemplar holotipo de la diminuta avispa descrita como nuevo género y especie, *Mymaropsis turolensis*, perteneciente a una familia fósil descrita en la misma publicación del año 2013 y denominada Spathiopterygidae. Cortesía de Rafael López del Valle.

género y especie, dedicándose a la población de Utrillas (Peñalver y Nel, 2010): *Hispanothrips utrillensis*. Su característica más notable es poseer unas estructuras sensoriales con forma de cono bisegmentado en algunos segmentos antenales.

Los escarabajos son abundantes en San Just y hasta ahora se han descrito dos especies. De la familia actual Nemonychidae, del grupo comúnmente denominado gorgojos, se ha descrito un género y especie, *Arra legalovi*, que presenta un largo rostro (Peris *et al.*, 2014). Esta familia está considerada la más primitiva de los gorgojos, por el registro fósil conocido, por sus características morfológicas y por su biología. Se desconoce completamente la paleobiología para este taxón turolense, pero es posible que tuviese como hospedador al árbol productor de la resina. De la familia Ptinidae se ha descrito la especie *Actenobius magneoculus* que se corresponde con el registro más antiguo conocido de un adulto de esta familia (Peris *et al.*, 2015). La familia actualmente es cosmopolita y cuenta con unas 2200 especies; son escarabajos perforadores de la madera por lo que es probable que indujesen la producción de resina si atacaban a los árboles resiníferos del Cretácico.

Peñalver y Szwedo (2010) describieron un insecto homóptero de la familia extinta Perforissidae, muy poco común en el registro fósil mundial, la cual se caracteriza por poseer una serie de “hoyuelos” o “perforaciones” en varias partes de su cuerpo. El ejemplar resultó ser un nuevo género y especie, y fue descrito como *Iberofoveopsis miguelesi*. El ejemplar corresponde



Figura 4. Ejemplar hembra (holotipo) de díptero de la familia Dolichopodidae descrito como *Microphorites utrillensis*, hallado en el ámbar cretácico de San Just, Utrillas. Este ejemplar se encontraba capturado como presa en un fragmento de tela de araña junto a otros artrópodos, uno de ellos una avispa evánida que es el holotipo de la especie *Cretevania alcalai*.

a una hembra adulta que conserva un largo y grueso ovopositor con el que pondría sus huevos dentro de los tejidos de las plantas. Posiblemente, las “perforaciones” eran órganos sensitivos para detectar la humedad en un ambiente de mucha humedad o de humedad muy variable.

Los fósiles de la familia de avispas Evaniidae son muy poco comunes, y la mayoría corresponden al género *Cretevania* que únicamente se ha encontrado en el Cretácico, tanto en ámbar como en sedimentos laminados. En San Just se encontraron ejemplares que se describieron como dos especies nuevas (Peñalver *et al.*, 2010): *Cretevania montoyai* y *Cretevania alcalai*. El ámbar de España en su conjunto muestra la mayor paleodiversidad del género (5 especies), ya que se han descrito otras tres especies a añadir a las dos ya indicadas: una en el ámbar de El Soplao (Cantabria), otra en el de Álava, y otra en un yacimiento diferente de ámbar de Teruel.

Existen muchos grupos distintos de diminutas avispas. Un ejemplar de San Just pertenece a la extinta familia Gallorommatidae, y fue descrito como nueva especie, *Galloromma turolensis*, por Ortega-Blanco *et al.* (2011b); probablemente fueron avispas parasitoides de huevos de otros insectos. Otra familia extinta de diminutas avispas es Serphitidae, del grupo de los serfítoideos, de la que se conocen muy pocos fósiles: todos los fósiles provienen de los ámbares cretácicos de Siberia, Estados Unidos, Canadá, Myanmar y España. El ejemplar de San Just es inusualmente grande, con 3 milímetros de longitud corporal. Aunque le faltan las alas fue descrito como nueva especie, *Serphites silban*, por Ortega-Blanco *et al.* (2011a). Por último, se describió también (Engel *et al.*, 2013) un nuevo género y especie de avispas, *Mymaropsis turolensis*, taxón que ha servido, junto a otros, para el establecimiento de una nueva familia, Spathiopterygidae, la cual tiene afinidades con varias familias actuales de avispas parasitoides (Figura 3).

La familia Dolichopodidae está constituida por moscas predatoras y es muy diversa, ya que se conocen unas 6000 especies actuales. De esta familia se describió una nueva especie dedicada a Utrillas, *Microphorites utrillensis*, a partir de un ejemplar perfectamente conservado (Ariño *et al.*, 2008a), pese a que fue presa de una araña. En efecto, el ejemplar se encontró enganchado en un fragmento de telaraña y mostraba evidencias de que su interior había sido digerido (Figura 4). Otra mosca perfectamente fosilizada se describió como *Litoleptis fossilis*, la cual pertenece a un género primitivo y muy poco común en la fauna actual, dentro de la familia Rhagionidae (Ariño *et al.*, 2009). Se trata de una hembra que presenta un aparato bucal muy largo, posiblemente para alimentarse de sangre, como ocurre con otros representantes de la familia en la biota actual. De los mosquitos ceratopogónidos se han descrito dos nuevas especies en un mismo género (Szadziwski *et al.*, 2016): *Protoculicoides hispanicus* y *Protoculicoides sanjusti*. La familia Ceratopogonidae cuenta con unas 6224 especies actuales y numerosas especies fósiles principalmente conservadas en ámbar. Las especies de San Just fueron hematófagas, por lo que seguramente tuvieron como hospedadores a dinosaurios y mamíferos, entre otros vertebrados.

El último taxón descrito hasta el momento (Delclòs *et al.*, 2016) corresponde a una ninfa casi completa de mantis religiosa, la primera encontrada fósil en España; se describió como nuevo género y especie, *Aragonimantis aenigma*, o “la enigmática mantis religiosa aragonesa” (Figura 5). Por su mayor interés científico se comentará con mayor extensión a continuación. Las mantis religiosas son muy escasas como fósiles, ya que corresponden a insectos depredadores, y por ello son pocas las que se encuentran en los ecosistemas terrestres en comparación con insectos que se alimentan de productos vegetales. Además, el ejemplar de Teruel se trata de una de las mantis más antiguas conocidas en el mundo; las más antiguas se han encontrado en Mongolia y son unos 35 millones de años anteriores. Es una mantis muy primitiva, por lo que recuerda mucho a las cucarachas, grupo del que surgieron las mantis probablemente al final del Jurásico; no pudo ser encasillada en una familia de mantis concreta, ni actual ni fósil, por

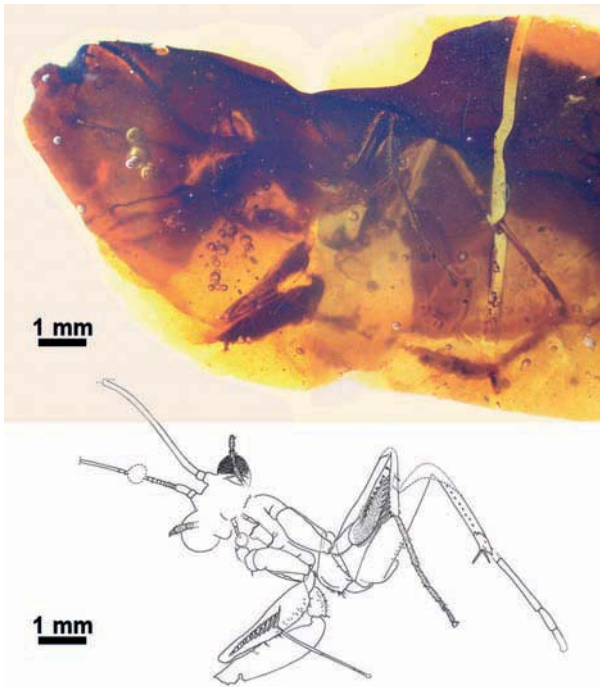


Figura 5. Mantis religiosa (holotipo) encontrada en ámbar cretácico de San Just y descrita en 2016 como nuevo género y especie: *Aragonimantis aenigma*.

mantis, un grupo de mantis hallado en el ámbar del Líbano y Myanmar (antigua Birmania). No es sorprendente si se tiene en cuenta que anteriormente se habían observado similitudes estrechas entre las faunas de insectos de los ámbares de España y los de Myanmar y Líbano.

Aparte de todos estos taxones de San Just, se describió una pequeña avispa evánida en el ámbar cretácico de Arroyo de la Pascueta, en el municipio de Rubielos de Mora, por Peñalver *et al.* (2010): *Cretevania rubusensis*.

Todos los ejemplares descritos del ámbar cretácico de Aragón se encuentran depositados en la colección de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis.

TAXONES DESCRITOS DEL PALEOLAGO

Todos los insectos fósiles descritos a partir del registro del paleolago de Rubielos de Mora corresponden a grupos muy escasos en el registro fósil. Algunos de los holotipos son los únicos ejemplares fósiles conocidos para la familia a la que pertenecen, como es el caso de una avispa de la familia Perilampidae o un hemíptero homóptero de la familia Phylloxeridae. El conjunto de nuevas especies descritas hasta ahora prácticamente se limita a los hemípteros y a los himenópteros.

La primera especie de insecto fósil que se describió en Aragón fue *Zygaena? turolensis* (Figura 6), una polilla de la familia Zygaenidae (Fernández-Rubio *et al.*, 1991). El ejemplar fue descubierto por un vecino de Rubielos de Mora, el Sr. Federico Górriz, y posteriormente se encontró un segundo ejemplar de esta especie. Se pudo distinguir parte del patrón de coloración alar que tan peculiar es en los zigénidos.

ello el nombre “*aenigma*” que se le asignó. La mantis fósil de Utrillas sólo conserva su parte anterior (la cabeza, las patas prensoras para cazar, las patas medias y otras partes del tórax), pero está perfectamente conservada. Precisamente lo que se ha conservado de ella es lo más importante para caracterizar estos insectos. Se ha podido distinguir del resto de mantis conocidas, tanto fósiles como actuales, principalmente por la dotación única de espinas en las patas prensoras para cazar. El cuerpo de esta ninfa es diminuto; la pata prensora completamente extendida sólo medía 7 milímetros y medio de longitud. Se pudo determinar que *Aragonimantis* estaba estrechamente emparentada con el género *Bur-*

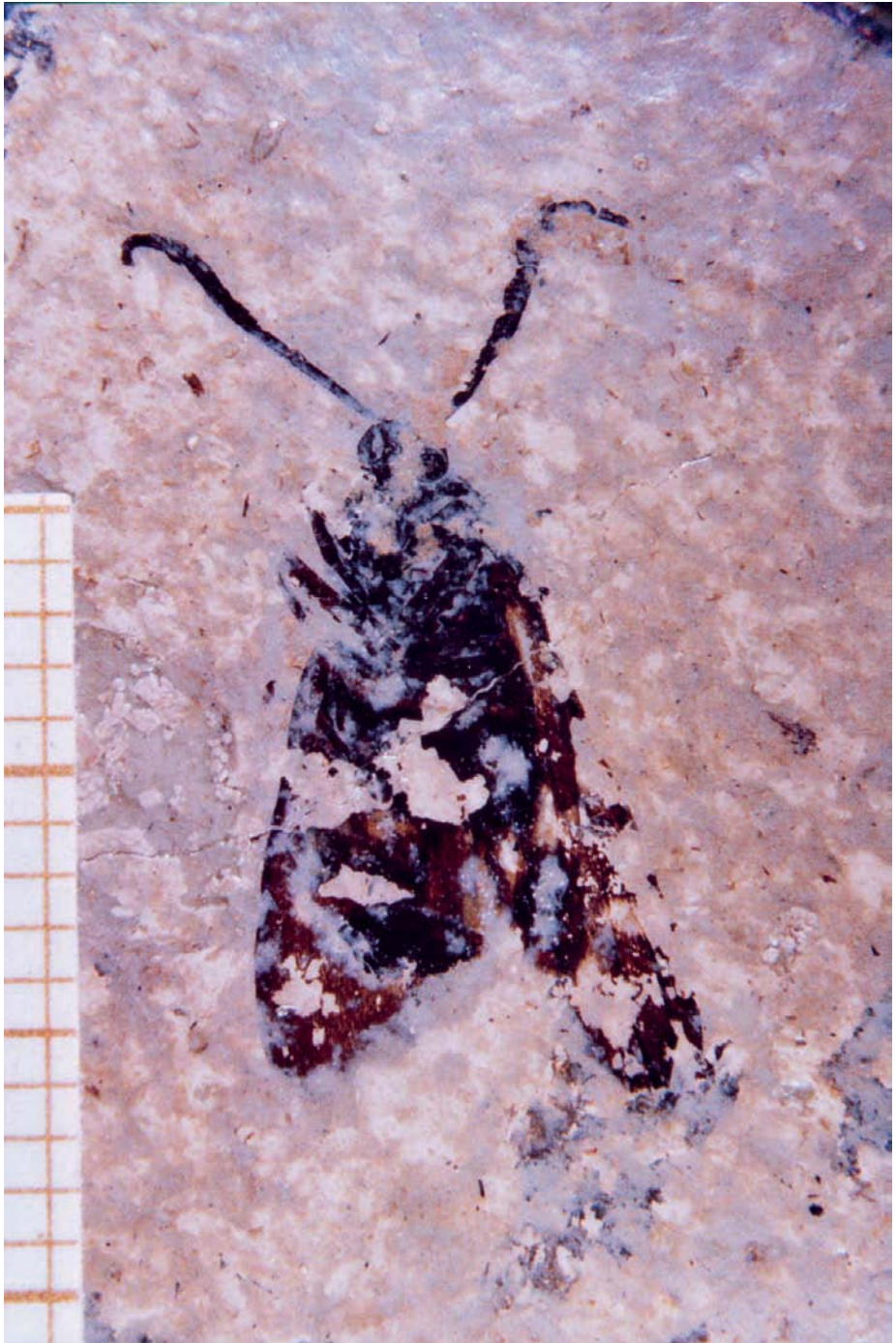


Figura 6. Lepidóptero de la familia Zygaenidae descrito como *Zygaena? turoloensis* (holotipo), primer insecto fósil descrito en Aragón. Proviene de las ritmitas bituminosas lacustres de Rubielos de Mora, Teruel.

Los hemípteros en Rubielos de Mora están representados por numerosas formas nuevas no descritas y por 8 especies ya descritas. La especie de filoxera *Palaeophylloxera seilacheri* es el único representante fósil de la familia Phylloxeridae (Heie y Peñalver, 1999), aunque se habían encontrado en el registro fósil algunas marcas en hojas que se habían atribuido a este grupo. La filoxera de Rubielos de Mora se diferencia de los otros representantes del grupo por la aparente presencia de una vena oblicua en el ala posterior, la presencia de estrías transversas muy patentes en el tercer segmento de la antena y por la peculiar venación de las alas anteriores. Las filoxeras pueden suponer una plaga para los viñedos, como ocurrió durante el siglo XIX en España produciendo grandes pérdidas económicas. De la familia Miridae se describieron en el año 2000 dos especies: *Aragocylapus miocaenicus* y *Dicyphus rubusensis* (Figura 7.A). La primera supuso la descripción de un nuevo género dedicado a Aragón (Herzcek *et al.*, 2000). Pertenece a la subfamilia Cylapinae que actualmente se encuentra en todas las regiones zoogeográficas pero principalmente en ambientes tropicales y subtropicales. La segunda se describió a partir de cuatro ejemplares, por Peñalver y Baena (2000), y se observó una gran similitud con la especie actual *Dicyphus cerastii*, de la que se diferenciaba por ser de menor tamaño y por las proporciones anatómicas. Probablemente, la especie fósil se desarrollaba en plantas con superficies pilosas o glandulares. El mismo año se describió una especie

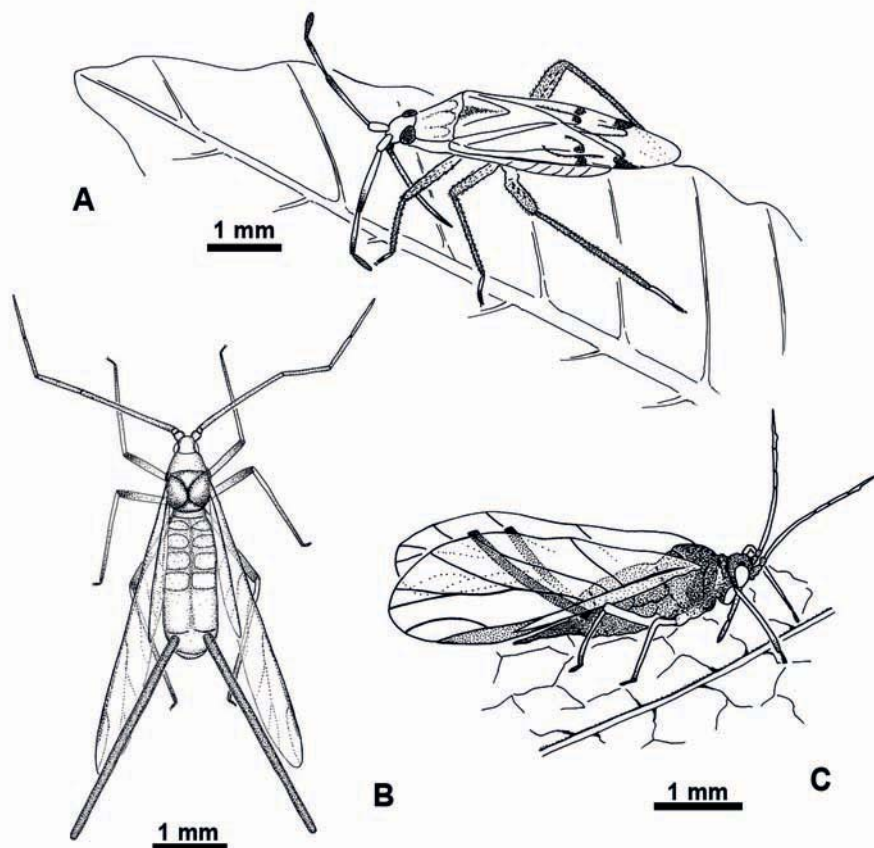


Figura 7. Reconstrucciones de varias especies de hemípteros descritas a partir del registro fósil de Rubielos de Mora. A. *Dicyphus rubusensis*, B. *Mollitrichosiphum rubusensis* y C. *Eutrichosiphum europaeum*.



Figura 8. Un ejemplar hembra de la familia Halictidae. Corresponde al holotipo de la especie *Halictus petrefactus*, proveniente del paleolago de Rubielos de Mora en Teruel.

de chinche de encaje o familia Tingidae (Golub y Popov, 2000). La especie fue denominada *Derephysia penalveri* y mostraba en gran parte la peculiar ornamentación de la cutícula que es única para cada especie y caracteriza a estas chinches. Una rara familia de pulgones, Greenideidae, cuenta con cuatro especies descritas por Wegierek y Peñalver (2002), todas ellas de la subfamilia Greenideinae: *Mollitrichosiphum rubusensis* (Figura 7.B), *Eutrichosiphum europaeum* (Figura 7.C), *Greenidea hispanica* y *Greenideoidea (Pentatrichosiphum) turolensis*. Se caracterizan por poseer unos cornículos en el abdomen de gran longitud, estructura por la que los pulgones excretan el exceso de azúcares de la savia de la que se alimentan. Se conocen otras especies fósiles del Mioceno en Europa, pero actualmente este grupo está restringido al sudeste de Asia, aunque el género *Greenidea* tiene una distribución mayor que engloba el sureste de la Federación de Rusia y Australia. Ello indica que los cambios en clima y flora posteriores al Mioceno restringieron esta subfamilia de pulgones, representada por más de 130 especies en siete géneros, a su distribución actual, que no incluye Europa Occidental.

De forma similar a los himenópteros, los himenópteros de Rubielos de Mora son muy diversos, pero hasta ahora sólo se ha descrito una pequeña fracción de las distintas formas halladas. Todas fueron descritas en 2006, en dos publicaciones, excepto una forma en 2013. Una de las publicaciones de 2006 indicaba en el título que se describían avispas parasitoides, tres especies nuevas, de dos “familias muy poco comunes en el registro fósil” (Peñalver y Engel, 2006). Un único ejemplar de hembra de la familia Perilampidae era el primer registro fósil establecido con seguridad para dicha familia: *Perilampus renzii*. Otros dos ejemplares de la familia Megaspilidae eran los únicos encontrados en rocas de compresión en todo el mundo y

se establecían como holotipos de las especies *Conostigmus lazarus* y *Conostigmus chthonios*. La otra publicación (Engel y Peñalver, 2006) presentaba un ejemplar de abeja de la familia Halictidae que se describía como *Halictus petrefactus* (Figura 8). El último ejemplar fósil descrito de himenóptero del paleolago de Rubielos de Mora, una hembra, corresponde a un nuevo género y especie, *Palaeogronotoma nordlanderi*, de la familia Figitidae, subfamilia Eucoilinae (Peñalver *et al.*, 2013). Se trata del primer ejemplar conocido de la subfamilia en depósitos del Cenozoico, pese a que en la fauna actual se han reconocido unas 1000 especies en 80 géneros. Esta nueva forma presenta una configuración antenal muy peculiar dentro del grupo. Si la especie fósil tenía una biología similar a las actuales, entonces sus inmaduros eran parasitoides de diversos grupos de moscas.

Todos los ejemplares de insectos listados se han hallado en las ritmitas bituminosas lacustres de la Cuenca de Rubielos de Mora. En depósitos no finamente laminados de esta cuenca se han descrito también varios micromamíferos que han permitido datarla mejor (ver las síntesis Montoya *et al.*, 1996 y Peñalver, 2007; y también Van den Hoek, 1997).

Los ejemplares de artrópodos descritos del paleolago de Rubielos de Mora se encuentran depositados en las colecciones del Museo de Ciencias Naturales de Valencia y Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza.

CONCLUSIONES

Los yacimientos de ámbar y de sedimentos lacustres de Aragón son fuentes de paleodiversidad, ya que las condiciones que se dieron en su formación permitieron la fosilización de muchos organismos distintos, sobre todo artrópodos, que por su conservación excepcional pueden ser descritos con mucho detalle. Precisamente, los artrópodos son los organismos más diversos que existen. Por las características de los yacimientos de San Just y Rubielos de Mora, se puede concluir que las futuras excavaciones paleontológicas que se hagan en ellos seguirán proporcionando más y más especies nuevas, por lo que la labor de descripción taxonómica continuará por mucho tiempo. Se trata de localidades tipo muy ricas. Aportan un gran conocimiento sobre las especies, y otros niveles taxonómicos, del pasado, y también muestran importantes datos sobre las relaciones filogenéticas entre los diferentes grupos y sobre su biología pasada. Todo ello implica que este patrimonio natural tiene una gran relevancia científica y su protección debe mantenerse en Aragón como una acción destacada, reforzándola con la calificación de ambos yacimientos paleontológicos con la figura de protección *Bien de Interés Cultural*.

AGRADECIMIENTOS

La investigación de las bioinclusiones del ámbar cretácico de Aragón ha sido financiada principalmente por el proyecto CGL2014-52163, y anteriores, del Ministerio de Economía, Industria y Competitividad, junto a ayudas de la DGA, Caja Rural de Teruel y del Instituto de Estudios Turolenses. Ha contado también con el apoyo de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis y el Ayuntamiento de Utrillas. La investigación de los fósiles de compresión del Mioceno aragonés fue financiada por el Instituto de Estudios Turolenses y se contó con el inestimable apoyo del Ayuntamiento de Rubielos de Mora y de sus vecinos Federico Górriz y Federico Alegre.

REFERENCIAS

- Anadón, P., Cabrera, L., Inglés, M., Julià, R. and Marzo, M. 1988a. The Miocene lacustrine basin of Rubielos de Mora. En: *Excursion Guidebook International workshop-field seminar on lacustrine facies models in rift systems and related natural resources*. Barcelona-Rubielos de Mora. Institut de Geologia "Jaume Almera", C.S.I.C., 32 pp.
- Anadón, P., Cabrera, L. and Julià, R. 1988b. Anoxic-oxic cyclical lacustrine sedimentation in the Miocene Rubielos de Mora Basin, Spain En: Fleet, A.J., Kelts, K. and Talbot, M.R. (eds.), *Lacustrine Petroleum Source Rocks*. Geological Society London Special Publication, 40, 353-367.
- Arillo, A., Peñalver, E. and Delclòs, X. 2008a. *Microphorites* (Diptera: Dolichopodidae) from the Lower Cretaceous amber of San Just (Spain), and the co-occurrence of two ceratopogonid species in Spanish amber deposits. *Zootaxa*, 1920, 29-40.
- Arillo, A., Peñalver, E. and García-Gimeno, V. 2009. First fossil *Litoleptis* (Diptera: Spaniidae) from the Lower Cretaceous amber of San Just (Teruel Province, Spain). *Zootaxa*, 2026, 33-39.
- Arillo, A., Subías, L.S. and Sánchez-García, A. 2016. New species of fossil oribatid mites (Acariformes, Oribatida), from the Lower Cretaceous amber of Spain. *Cretaceous Research*, 63, 68-76.
- Arillo, A., Subías, L.S. and Shtanchaeva, U. 2008b. A new fossil species of oribatid mite, *Ametroproctus valeriae* sp. nov. (Acariformes, Oribatida, Ametroproctidae), from the Lower Cretaceous amber of San Just, Teruel Province, Spain. *Cretaceous Research*, 30 (2), 322-324.
- Arillo, A., Subías, L.S. and Shtanchaeva, U. 2010. A New Genus and Species of Oribatid Mite, *Cretaceobodes martinezae* gen. et sp. nov., from the Lower Cretaceous Amber of San Just (Teruel Province, Spain) (Acariformes, Oribatida, Otocepheidae). *Paleontological Journal*, 44 (3), 287-290.
- Arillo, A., Subías, L.S. and Shtanchaeva, U. 2012. A new species of fossil oribatid mite (Acariformes, Oribatida, Trhypochthoniidae) from the Lower Cretaceous amber of San Just (Teruel Province, Spain). *Systematic & Applied Acarology*, 17 (1), 106-112.
- Barrón, E., Lassaletta, L. and Alcalde-Olivares, C. 2006. Changes in the Early Miocene palynoflora and vegetation in the east of the Rubielos de Mora Basin (SE Iberian Ranges, Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 242 (2/3), 171-204.
- Delclòs, X., Peñalver, E., Arillo, A., Engel, M.S., Nel, A., Azar, D. and Ross, A. 2016. New mantises (Insecta: Mantodea) in Cretaceous ambers from Lebanon, Spain and Myanmar. *Cretaceous Research*, 60, 91-108.
- Engel, M.S. and Peñalver, E. 2006. A Miocene Halictine Bee from Rubielos de Mora Basin, Spain (Hymenoptera: Halictidae). *American Museum Novitates*, 3503, 10 pp.
- Engel, M.S. and Delclòs, X. 2010. Primitive Termites in Cretaceous Amber from Spain and Canada (Isoptera). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 83 (2), 111-128.
- Engel, M.S., Ortega-Blanco, J., Soriano, C., Grimaldi, D.A. and Delclòs, X. 2013. A New Lineage of Enigmatic Diaprioid Wasps in Cretaceous Amber (Hymenoptera: Diaprioidea). *American Museum Novitates*, 3771, 23 pp.

- Fernández-Rubio, F., Peñalver, E. y Martínez-Delclòs, X. 1991. *Zygaena? turolensis*, una nueva especie de Lepidoptera Zygaenidae del Mioceno de Rubielos de Mora (Teruel). Descripción y filogenia. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, 6, 77-93.
- Godoy, A. y Anadón, P. 1986. *Memoria explicativa del Mapa Geológico de España*, E. 1:50.000. Hoja nº 591 (Mora de Rubielos), IGME, 52 pp.
- Golub, V.B. and Popov, Yu.A. 2000. New Cenozoic Lace Bugs (Heteroptera: Tingidae). *Paleontological Journal*, 34 Suppl. 3, 290-297.
- Grimaldi, D.A. and Engel, M.S. 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, New York, 755 pp.
- Guimerà, J. 1990. Formación de una cubeta sinclinal en un contexto extensivo: la cuenca miocena de Rubielos de Mora (Teruel). *Geogaceta*, 8, 33-35.
- Heie, O.E. and Peñalver, E. 1999. *Palaeophylloxera* nov. gen., the first fossil specimen of the family Phylloxeridae (Hemiptera: Phylloxeroidea); Lower Miocene of Spain. *Geobios*, 32 (4), 593-597.
- Herczek, A., Popov, Yu.A. and Peñalver, E. 2000. The first record of clypinous plant bugs from the Lower Miocene of Spain: *Aragocylapus miocaenicus* n. gen., n. sp. (Heteroptera: Miridae: Clypininae). *Acta Geológica Hispánica*, 35 (1-2), 183-188.
- Martínez-Delclòs, X., Briggs, D.E.G. and Peñalver, E. 2004. Taphonomy of insects in carbonates and amber. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203, 19-64.
- McNamara, M., Orr, P.J., Manzocchi, T., Kearns, S.T., Alcalá, L., Anadón, P. and Peñalver, E. 2012. Biological controls upon the physical taphonomy of exceptionally preserved salamanders from the Miocene of Rubielos de Mora, Spain. *Lethaia*, 45 (2), 210-226.
- Moissenet, E. et Gautier, F. 1971. La région de Rubielos de Mora (Province de Teruel, Chaînes Ibériques orientales). Contribution à l'étude géologique et morphologique. *Mélanges de la Casa de Velázquez*, 7, 5-28.
- Moliner, L. y Zamora, S. 2017. Paleotipos aragoneses: Catálogo de los géneros y especies de fósiles definidos en Aragón (1850-2016). Publicaciones del Instituto Geológico y Minero de España. Serie: Cuadernos del Museo Geominero, 24, 103 pp.
- Montoya, P., Peñalver, E., Ruiz-Sánchez, F.J., Santisteban, C., Alcalá, L., Belinchón, M. y Lacomba, J.I. 1996. Los yacimientos paleontológicos de la cuenca terciaria continental de Rubielos de Mora (Aragón). *Revista Española de Paleontología*, nº extra., 215-224.
- Ortega-Blanco, J., Delclòs, X., Peñalver, E. and Engel, M.S. 2011a. Serphitid wasps in Early Cretaceous amber from Spain (Hymenoptera: Serphitidae). *Cretaceous Research*, 32, 143-154.
- Ortega-Blanco, J., Peñalver, E., Delclòs, X. and Engel, M.S. 2011b. False fairy wasps in Early Cretaceous amber from Spain (Hymenoptera: Mymarommatoidea). *Palaeontology*, 54 (3), 511-523.
- Peñalver, E. 2002. *Los insectos dípteros del Mioceno del Este de la Península Ibérica: Rubielos de Mora, Ribesalbes y Bicorp. Tafonomía y sistemática*. Servei de Publicacions, Universitat de València (CD format), Valencia, 550 pp.
- Peñalver, E. 2007. La variedad y relevancia de la riqueza paleontológica de Rubielos de Mora. *¡Fundamental!*, 2007, 93-103.

- Peñalver, E. 2011. Ámbar cretácico de San Just (Teruel): el estudio de los insectos que convivieron con los dinosaurios. *Isurus*, 4, 24-36.
- Peñalver, E. y Baena, M. 2000. Primer registro fósil del género *Dicyphus* (Insecta: Hemiptera: Miridae); Mioceno Inferior de Teruel (España). *Revista Española de Paleontología*, 15 (1), 49-56.
- Peñalver, E. and Delclòs, X. 2010. Spanish Amber. In: Penney, D. (ed.), *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*. Siri Scientific Press, Manchester, 236-270.
- Peñalver, E. and Engel, M. 2006. Two Wasp Families Rare in the Fossil Record (Hymenoptera): Perilampidae and Megaspilidae from the Miocene of Spain. *American Museum Novitates*, 3540, 12 pp.
- Peñalver, E. and Nel, P. 2010. *Hispanothrips* from Early Cretaceous Spanish amber, a new genus of the resurrected family Stenurothripidae (Insecta: Thysanoptera). *Annales de la Société entomologique de France*, 46 (1-2), 138-147.
- Peñalver, E. and Szwedlo, J. 2010. Perforissidae (Hemiptera: Fulgoroidea) from the Lower Cretaceous San Just amber (Eastern Spain). *Alavesia*, 3, 97-103.
- Peñalver, E., Delclòs, X. and Soriano, C. 2007. A new rich amber outcrop with palaeobiological inclusions in the Lower Cretaceous of Spain. *Cretaceous Research*, 28, 791-802.
- Peñalver, E., Fontal-Cazalla, F.M. and Pujade-Villar, J. 2013. *Palaeogronotoma* nov. gen. from the Miocene of Spain, the first Tertiary fossil record of the subfamily Eucoilinae (Hymenoptera: Figitidae). *Geodiversitas*, 35 (3), 643-653.
- Peñalver, E., Ortega, J., Nel, A. and Delclòs, X. 2010. Mesozoic Evaniidae (Insecta: Hymenoptera) in Spanish Amber: Reanalysis of the Phylogeny of the Evanioidea. *Acta Geologica Sinica* (English Edition), 84 (4), 809-827.
- Pérez-de la Fuente, R., Saupe, E.E. and Selden, P.A. 2013. New lagonomegopid spiders (Araneae: †Lagonomegopidae) from Early Cretaceous Spanish amber. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11, 531-553.
- Peris, D., Davis, S.R., Engel, M.S. and Delclòs, X. 2014. An evolutionary history embedded in amber: reflection of the Mesozoic shift in weevil-dominated (Coleoptera: Curculionoidea) faunas. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 171, 534-553.
- Peris, D., Keith Phillips, T. and Delclòs, X. 2015. Ptinid beetles from the Cretaceous gymnosperm-dominated forests. *Cretaceous Research*, 52 (B), 440-452.
- Szadziewski, R., Arillo, A., Urbanek, A. and Sontag, E. 2016. Biting midges of the extinct genus *Protoculicoides* Boesel from Lower Cretaceous amber of San Just, Spain and new synonymy in recently described fossil genera (Diptera: Ceratopogonidae). *Cretaceous Research*, 58, 1-9.
- Van den Hoek L.W. 1997. Insectivore faunas from the Lower Miocene of Anatolia. Part 4: The genus *Desmanodon* (Talpidae) with the description of a new species from the Lower Miocene of Spain. *Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 100 (1-2), 27-65.
- Villanueva-Amadoz, U., Pons, D., Diez, J.B., Ferrer, J. and Sender, L.M. 2010. Angiosperm pollen grains of San Just site (Escucha Formation) from the Albian of the Iberian Range (north-eastern Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162 (3), 362-381.
- Wegierek, P. and Peñalver, E. 2002. Fossil representatives of the family Greenideidae (Hemiptera, Aphidoidea) from the Miocene of Europe. *Geobios*, 35, 745-757.