



# Spinolestes

***Spinolestes*, un mamífero primitivo excepcional del yacimiento de Las Hoyas**

English version included

# ***SPINOLESTES*, UN MAMÍFERO PRIMITIVO EXCEPCIONAL DEL YACIMIENTO DE LAS HOYAS**

---

**HUGO MARTÍN-ABAD, JESÚS MARUGÁN-LOBÓN, ROMAIN VULLO,  
THOMAS MARTIN, ZHE-XI LUO Y ÁNGELA D. BUSCALIONI**

**Martín-Abad, H., Marugán-Lobón, J., Vullo, R., Martin, T., Luo, Z.-X. y Buscalioni, A.D. (2016).**  
*Spinolestes*, un mamífero primitivo excepcional del yacimiento de Las Hoyas. *¡Fundamental!* 30, 1–46.

Este número se ha editado en el marco del 14º Premio Internacional de Investigación en Paleontología **paleonturoLogía 16**, convocado por la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel–Dinópolis, la Fundación Teruel Siglo XXI y Dinópolis.

Esta publicación forma parte de los proyectos de investigación en Paleontología subvencionados por: Departamento de Educación, Cultura y Deporte del Gobierno de Aragón; Departamento de Innovación, Investigación y Universidad (Grupo Consolidado de Investigación E–62 FOCONTUR) del Gobierno de Aragón y Fondo Social Europeo; Instituto Aragonés de Fomento; Dinópolis.

**EDICIÓN:** © Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel – Dinópolis

**AUTORES:** Hugo Martín-Abad, Jesús Marugán-Lobón, Romain Vullo,  
Thomas Martin, Zhe-Xi Luo y Ángela D. Buscalioni

**COORDINACIÓN:** Luis Alcalá

**DISEÑO Y MAQUETA:** © JoaquínJPG

**DEPÓSITO LEGAL:** TE-164-2017

**ISBN–13:** 978–84–944167–3–6

*Queda rigurosamente prohibida, sin la autorización escrita de los autores y del editor, bajo las sanciones establecidas en la ley, la reproducción total o parcial de esta obra por cualquier medio o procedimiento, comprendidos la reprografía y el tratamiento informático. Todos los derechos reservados.*

# 14° PREMIO INTERNACIONAL DE INVESTIGACIÓN EN PALEONTOLOGÍA

## paLeonturoLogía 16

En la ciudad de Teruel, a las 20:30 horas del día 15 de diciembre de 2016, se reúnen en calidad de miembros del jurado los doctores **Paul Palmqvist** (Catedrático de Paleontología de la Universidad de Málaga), **Fabien Knoll** (Investigador Fundación ARAID en Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis) e **Ignacio Fierro** (Gerente de GeaLand Patrimonio S.L.) y, en calidad de secretario, el doctor Luis Alcalá (Director Gerente de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis).

Después de examinar los 13 artículos científicos participantes en la fase final del Decimocuarto Premio Internacional de Investigación en Paleontología **Paleonturología 16** (convocado por la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis, la Caja Rural de Teruel y la Sociedad Gestora del Conjunto Paleontológico de Teruel) y tras las oportunas deliberaciones,

acuerdan conceder el Premio **Paleonturología 16**, dotado con 4.500 euros y una edición divulgativa del trabajo premiado, al artículo:

### ***A Cretaceous eutriconodont and integument evolution in early mammals***

cuyos autores son

**Thomas Martin, Jesús Marugán-Lobón, Romain Vullo,  
Hugo Martín-Abad, Zhe-Xi Luo & Angela D. Buscalioni**

(Universität Bonn, Universidad Autónoma de Madrid, Natural History Museum of Los Angeles, Université de Rennes y The University of Chicago)

publicado en **Nature, 526: 380-385**, Supplementary Information. **2015**.

El trabajo premiado consiste en el estudio de un fósil de mamífero procedente del excepcional yacimiento del Cretácico Inferior de Las Hoyas (Cuenca). Se trata de un espécimen de 125 millones de años de antigüedad correspondiente a un mamífero placentado primitivo. Su extraordinario estado de conservación ha permitido analizar no sólo su anatomía esquelética sino también aspectos poco conocidos como el pabellón auricular o diversas estructuras de la piel y de los órganos internos.

El animal, que mediría unos 15 cm y pesaría unos 60 gramos en vida, se ha clasificado como perteneciente a un nuevo género y a una nueva especie, *Spinolestes xenarthrosus*, nombre que hace referencia a su pelaje espinoso y al especial modo de articulación de sus vértebras dorsales, similar al de los desdentados modernos.

El jurado ha valorado la originalidad del enfoque multidisciplinar utilizado para analizar tanto el ejemplar en sí como las circunstancias que promovieron su conservación. Este hallazgo representa una excepcional ventana para la observación de los ecosistemas mesozoicos europeos y se suma al ingente valor paleontológico del yacimiento de Las Hoyas, que tantas novedades ha proporcionado en los últimos años.

De todo lo cual doy constancia a las 0:44 horas del día 16 de diciembre de 2016.

*El Secretario*  
**Luis Alcalá**

Este grupo de investigación se configuró en 2012 con la finalidad de realizar un estudio integrado del mamífero del Barremiense (Cretácico Inferior) descubierto en el yacimiento de Las Hoyas (Cuenca). El grupo reúne a especialistas en paleontología y evolución de vertebrados del Departamento de Biología de la Universidad Autónoma de Madrid; Departamento de Geología, Mineralogía y Paleontología de la Universidad de Bonn, Alemania; Geociencias de la Universidad de Rennes, Francia; y Departamento de Biología y Anatomía de la Universidad de Chicago, Estados Unidos. El estudio del mamífero al que denominamos *Spinolestes xenarthrosus* se publicó en la revista *Nature* en octubre de 2015.



**HUGO**  
**MARTÍN-ABAD**

Se licenció en Biología en la Universidad Autónoma de Madrid, donde obtuvo el título de doctor en Paleontología (2015). Parte de su formación como investigador doctoral la desarrolló en el Royal Tyrrell Museum of Paleontology en Alberta, Canadá. Ha desarrollado su etapa postdoctoral entre la Universidad Autónoma de Madrid, Jurassica Museum (Porrentruy, Suiza) y Columbus State University (Georgia, Estados Unidos). Su investigación se centra en los vertebrados mesozoicos y especialmente en la paleobiología y paleoecología de peces y su evolución a lo largo del tiempo en relación a cambios climáticos.

*Unidad de Paleontología, Departamento de Biología,  
Facultad Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid,  
C/ Darwin 2, 28049 Madrid, España.*



**JESÚS**  
**MARUGÁN-LOBÓN**

Estudió Biología en Granada y en la Universidad Autónoma de Madrid, donde más tarde obtuvo el grado de doctor (2007) con una tesis enfocada en el estudio de procesos macroevolutivos y la disparidad de arcosaurios, utilizando la biología teórica y la morfometría geométrica. Desarrolló su etapa postdoctoral en la Universidad de Manchester y en el Museo de Historia Natural de Los Ángeles, California, institución a la que sigue vinculado como investigador asociado. Actualmente es profesor en la Unidad de Paleontología de la Universidad Autónoma de Madrid y desarrolla su actividad investigadora en proyectos de investigación en España, Francia, Reino Unido, Australia y Estados Unidos.

*Unidad de Paleontología, Departamento de Biología,  
Facultad Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid,  
C/ Darwin 2, 28049 Madrid, España.  
Dinosaur Institute, Natural History Museum of Los Angeles County,  
900 Exposition Boulevard, Los Angeles, California 90007, EE. UU.*

# Autores



**ROMAIN  
VULLO**

Se licenció en Biología en la Universidad de La Rochelle, Francia. Obtuvo su máster y más tarde defendió su tesis doctoral (2005) en Biología, con especialidad en Paleontología, en la Universidad de Rennes. Durante un año y medio desarrolló su actividad postdoctoral en la Universidad Autónoma de Madrid, en la Unidad de Paleontología, y actualmente trabaja en la Universidad de Rennes como investigador permanente del CNRS (Géosciences Rennes). Su investigación se centra principalmente en la anatomía, sistemática, paleobiogeografía y evolución de diversos grupos de vertebrados mesozoicos, estudiando yacimientos tanto de micro como de macrofósiles. Está especialmente interesado en casos particulares de adaptaciones tróficas y de evolución en paralelo, así como en la evolución de estructuras tegumentarias en vertebrados.

*Geosciences Rennes, UMR CNRS 6118,  
Université de Rennes 1, Campus de Beaulieu,  
bâtiment 15, 263 avenue du Général Leclerc,  
CS 74205, 35042 Rennes, Francia.*



**THOMAS  
MARTIN**

Estudió Geología y Paleontología en las universidades de Mainz y Tübingen, Alemania. Se diplomó en 1987 con un trabajo sobre artiodáctilos pleistocenos y su tesis doctoral trató sobre la microestructura de los dientes incisivos. Desde 1991 ha sido profesor en diversas universidades alemanas y actualmente imparte Paleontología en el Instituto Steinmann en la Universidad de Bonn. Su interés científico se ha centrado en la evolución de los mamíferos jurásicos y en especial en la microestructura, función y morfología de la dentición de los mamíferos mesozoicos.

*Steinmann-Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie,  
Universität Bonn, Nussallee 8, 53115 Bonn, Alemania.*



**ZHE-XI  
LUO**

Se doctoró en 1989 en el Museo de Paleontología de la Universidad de California en Berkeley. Actualmente es profesor en el Departamento de Organismal Biology and Anatomy en la Universidad de Chicago. Es un conocido especialista en el estudio del origen y evolución de los mamíferos; junto con su equipo trabaja en los patrones de desarrollo de mamíferos aplicados al estudio de las adaptaciones y modos de vida de los mamíferos mesozoicos. Actualmente es uno de los especialistas más activos en el estudio del registro fósil del este grupo.

*Department of Organismal Biology and Anatomy,  
The University of Chicago,  
1027 East 57th Street, Chicago, Illinois 60637, EE. UU.*



**ÁNGELA  
D. BUSCALIONI**

Estudió Biología en la Universidad de Sevilla (1975-80). Se doctoró en Ciencias en la Universidad Autónoma de Madrid en 1986, donde ha ejercido en el Departamento de Biología como investigadora y profesora desde entonces. Su actividad científica se ha centrado en la evolución de arcosaurios, en especial en cocodrilos fósiles y actuales, y ha sido directora de múltiples tesis doctorales pioneras aplicadas al estudio de la sistemática, la morfometría, morfología teórica, tafonomía, y paleoecología. Es autora de varios libros de divulgación en paleontología y desde 2001 es Investigadora Principal del proyecto de Las Hoyas.

*Unidad de Paleontología, Departamento de Biología,  
Facultad Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid,  
C/ Darwin 2, 28049 Madrid, España.*

Fotografía con luz ultravioleta de la Placa B de *Spinolestes*, cortesía de T. Kaye & M. Pittman.



## *Spinolestes*, un mamífero primitivo excepcional del yacimiento de Las Hoyas

Hugo Martín-Abad, Jesús Marugán-Lobón, Romain Vullo,  
Thomas Martin, Zhe-Xi Luo y Ángela D. Buscalioni





Fotografía realizada en el campo minutos después del descubrimiento de *Spinolestes*. Con la cámara fotográfica, José Luis Sañudo; a su derecha y en primer término, la Dra. Ángela D. Buscalioni; detrás, con camiseta roja, el Dr. Hugo Martín-Abad. A la derecha de la imagen, Dr. Jesús Marugán Lobón.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el reconocimiento por parte de los organizadores del Premio Internacional de Investigación en Paleontología *Paleonturología*. Al Dr. Luis Alcalá, por su ayuda en la coordinación y revisión del manuscrito. El proyecto de Las Hoyas está subvencionado por el Ministerio de Economía y Competitividad, en su programa de excelencia I+D (CGL 2013-42643 P), y por la Junta de Castilla-La Mancha. Agradecemos la colaboración artística del Dr. Óscar Sanisidro y Sandra Wahlbeck, y a J.L. Sañudo por su tesón en el campo y ojo para encontrar grandes fósiles.

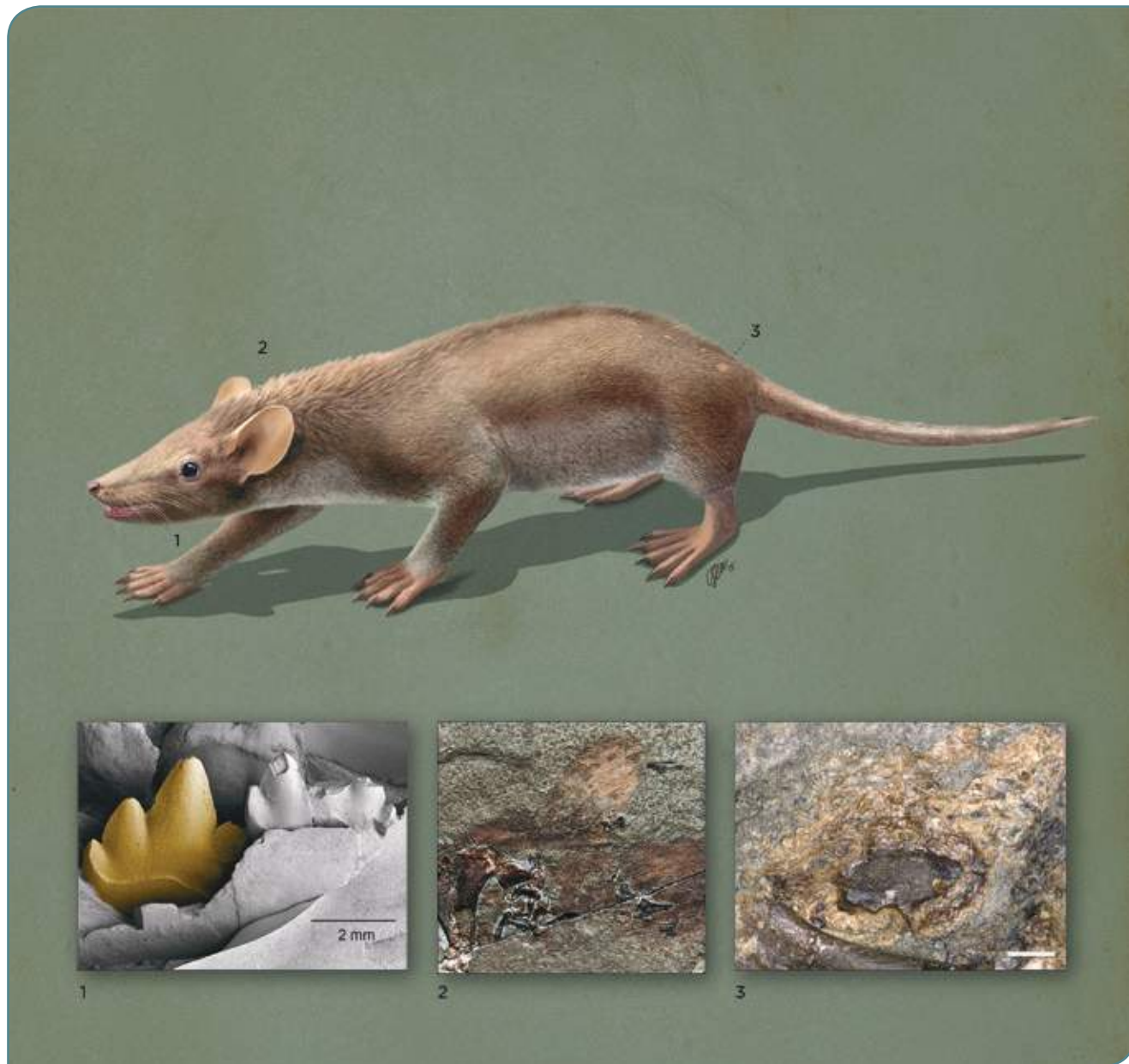
## INTRODUCCIÓN

En octubre de 2015 la prensa de todo el mundo se hacía eco del descubrimiento de un nuevo mamífero fósil del conocido yacimiento de Las Hoyas. Las misivas relataban que lo asombroso del fósil no sólo era que aportaba nueva información sobre la historia evolutiva de los mamíferos, nuestro linaje, sino que probablemente se tratara del fósil de mamífero mejor preservado en la historia de la paleontología (Fig. 1). Bautizado *Spinolestes* –el ladrón con espinas–, el fósil de este pequeño mamífero de la era de los dinosaurios preservaba una variedad impresionante de características anatómicas que nunca se habían visto en un fósil tan antiguo

(Fig. 2). Por ejemplo, presentaba el pelo y los detalles más íntimos de su estructura microscópica, así como unas estructuras desconocidas llamadas *protoespinas*. Pero en el fósil también estaban las orejas, intactas, y los pulmones y restos del hígado, e incluso células dérmicas o los folículos por donde emanaban los pelos hacia el exterior de la piel. Todo esto es tan sorprendente que parece irreal y, de hecho, desafía mucho de lo que se conoce sobre el fenómeno de fosilización. En este ¡Fundamental! presentamos a *Spinolestes xenarthrosus*, el mamífero de Las Hoyas perteneciente a una estirpe ya extinta que representa una fase fundamental de la evolución temprana de los mamíferos hace más de 120 millones de años.



Figura 1. El fósil de *Spinolestes xenarthrosus*, placas A y B.

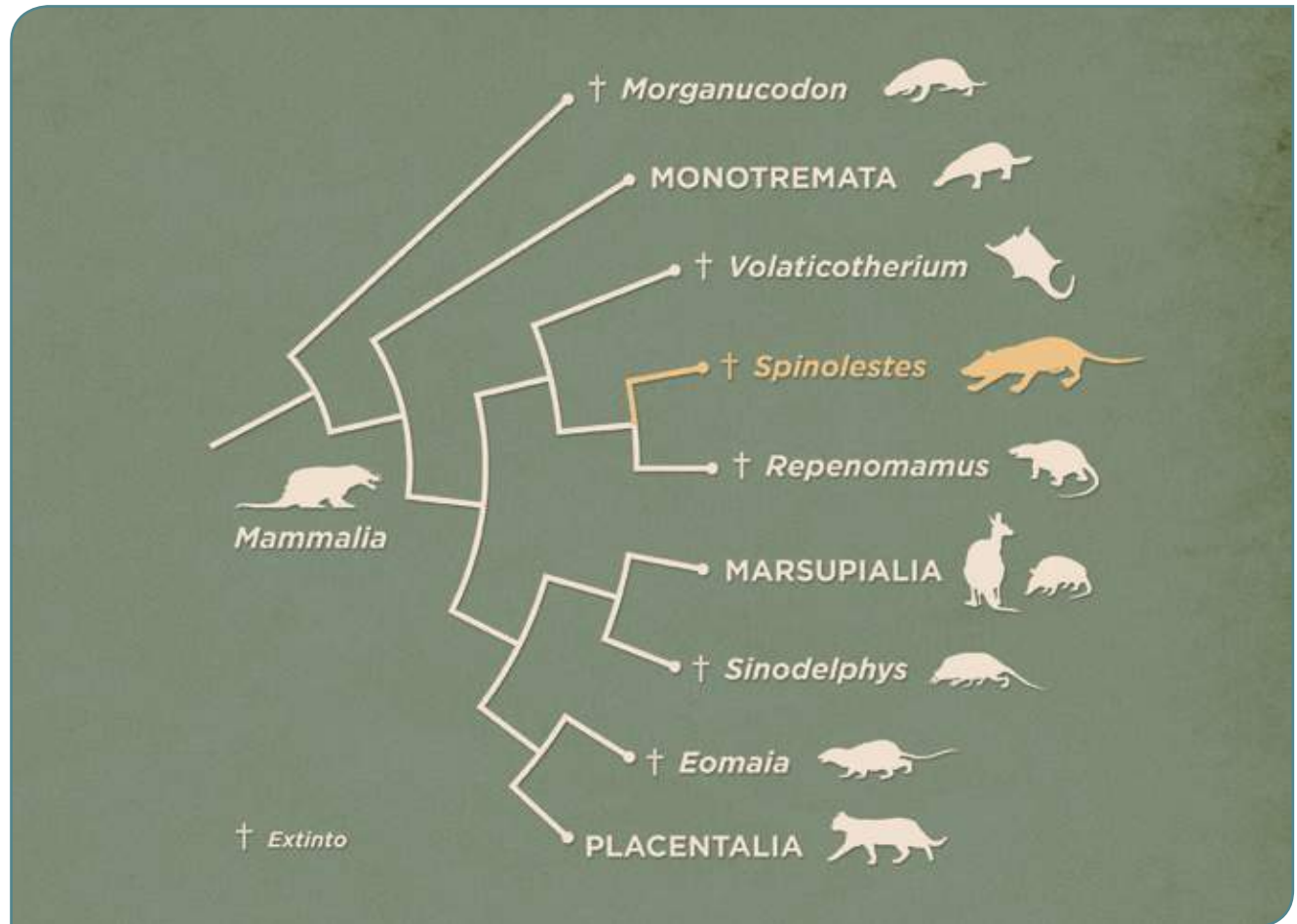


**Figura 2.** Reconstrucción en vida del eutriconodonto *Spinolestes xenarthrosus* (por Óscar Sanisidro). *Spinolestes* es inequívocamente un eutriconodonto ya que tiene dientes (molariformes) con tres cúspides (1). Nótense aspectos de su fisionomía también relevantes como la melena entre la cabeza y el cuello (2) y las estructuras queratinosas de la región lumbar (3).

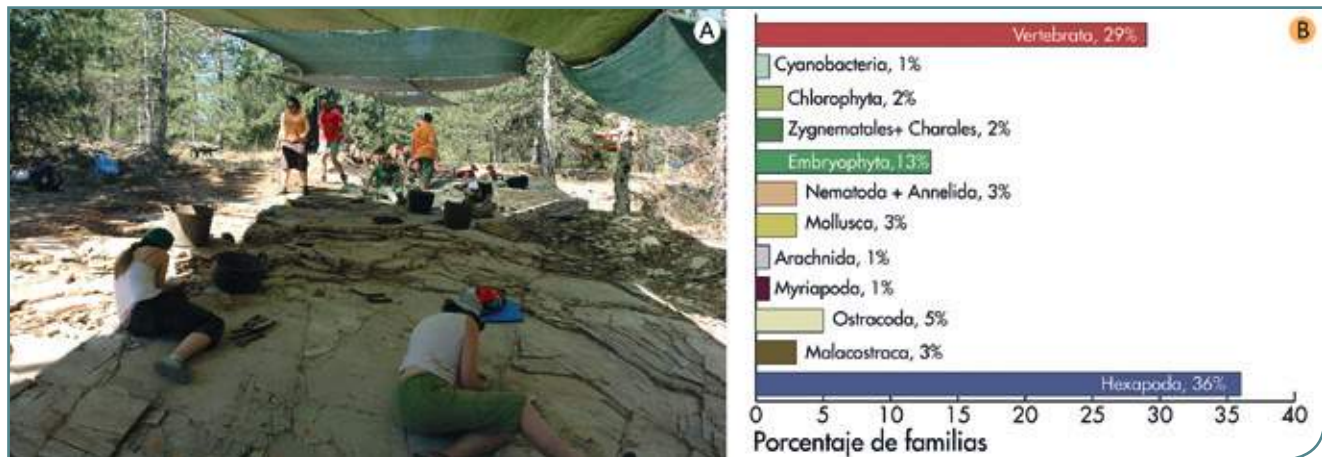
## Breve historia de la evolución de los mamíferos

La historia evolutiva de los mamíferos (Mammalia) puede parecer una de las mejor conocidas de todos los vertebrados terrestres (Fig. 3) pero también mantiene importantes enigmas sin resolver. Por ejemplo, se sabe que los orígenes de los

mamíferos datan de hace más de 290 millones de años, en el periodo denominado Pérmico, a partir de un linaje de reptiles extravagantes llamados *sinápsidos mamíferoides*. Estos reptiles presentaban algunas características esqueléticas que, aunque filtradas por la evolución, se reconocen en los primeros mamíferos que surgieron posteriormente, hace unos



**Figura 3.** Esquema simplificado del origen y evolución de los mamíferos. El esquema original se llama cladograma; los nodos de las ramificaciones representarían el origen de cada uno de los linajes (p. ej. Mammalia, Eutriconodonta y Theria).



**Figura 4.** (A) Vista de la cuadrícula llamada “Pistacho” donde apareció el dinosaurio jorobado *Concavenator*. Es una de las zonas del yacimiento donde se trabaja actualmente y se documenta toda la información capa a capa. (B) Diagrama que resume la biodiversidad conocida de Las Hoyas (modificado de Buscalioni & Poyato-Ariza, 2016a).

145 millones de años, en la Era Mesozoica. Sin embargo, en el registro fósil los verdaderos mamíferos aparecen súbitamente y, por tanto, sigue siendo un enigma cuándo aparecen por primera vez aspectos tan característicos como el pelo o las glándulas mamarias. También es curioso pensar que para el imaginario colectivo estos primeros mamíferos del Mesozoico sigan siendo unos organismos raros, poco diversos, pequeños, probablemente nocturnos y huidizos, cuando, desde principios de siglo, decenas de nuevos hallazgos de fósiles por todo el mundo están transformando radicalmente la visión de este escenario. Los mamíferos en el Mesozoico, durante más de 90 millones de años, estuvieron mucho más diversificados de lo que se pensaba y, de hecho, formaban una parte activa de casi todos los ecosistemas del planeta junto a los dinosaurios. Solo tres linajes sobrevivieron hasta la actualidad: los monotremas, los marsupiales y los placentarios (llamados *Theria*, o terios), al que pertenecemos nosotros, los humanos (Fig. 3).

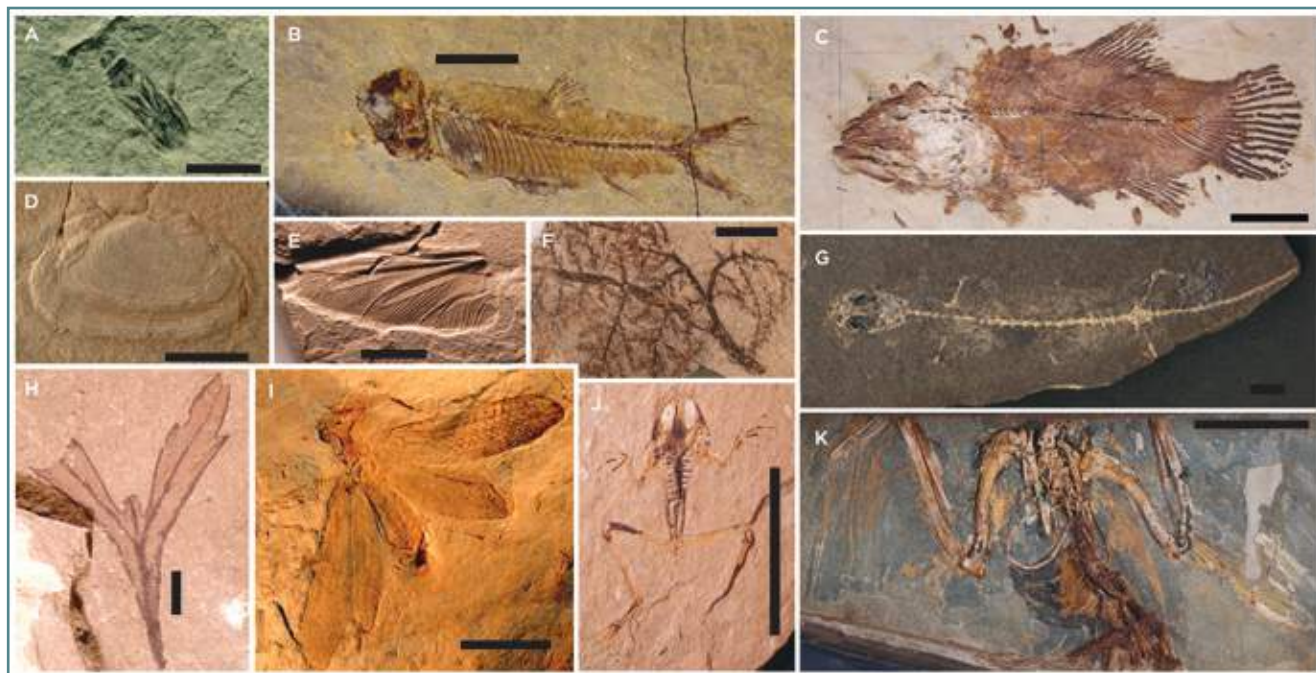
Históricamente, la suposición de que los mamíferos eran escasos durante el Mesozoico está muy arraigada

al hecho de que su registro fósil es pobre y fragmentario. Afortunadamente, los dientes de los mamíferos siempre han tenido esmalte, un material mineral de origen biológico muy resistente que recubre los dientes y que, por tanto, facilita la fosilización. Por ello, la mayor parte de nuestro conocimiento sobre los mamíferos de épocas tan remotas se ha realizado a partir de dientes fosilizados. A pesar de ello, también hay yacimientos paleontológicos únicos que forman parte de la excepción, rompiendo la norma, en los que la preservación de los fósiles, en vez de ser fragmentaria, es excepcionalmente completa, y es de donde más recientemente se han extraído decenas de fósiles completos que han abierto un nuevo horizonte de estudio para la paleontología de vertebrados. Estos yacimientos de preservación excepcional –llamados científicamente *Konservat-lagerstätte*– han revolucionado el conocimiento que tenemos sobre los orígenes de los mamíferos del Mesozoico. Aunque muchos de ellos están en Asia (en Mongolia y en el nordeste de China, en la provincia de Liaoning), uno de los más importantes está en Europa; es el yacimiento de Las Hoyas, en la provincia de Cuenca.

## LAS HOYAS, UN YACIMIENTO PALEONTOLÓGICO EXCEPCIONAL

Las Hoyas es una conocida localidad fósil situada en la provincia de Cuenca, a unos 200 km al sureste de Madrid, en la Comunidad Autónoma de Castilla-La Mancha. El descubrimiento del yacimiento de Las Hoyas se debe precisamente a los materiales que componen el depósito, las lajas de caliza. Estas lajas se comenzaron a extraer, en la Serranía de Cuenca, para su utilización como recubrimiento

de edificios. En algunas aparecieron unos primeros fósiles que, gracias a la profesionalidad de Santiago Prieto, geólogo y profesor de Cuenca, llegaron a los paleontólogos Nieves López y José Luis Sanz. En 1985 dio comienzo la primera campaña de excavación, patrocinada por la Junta de Castilla-La Mancha y dirigida por José Luis Sanz. Desde entonces, esta localidad ha sido estudiada por un equipo de la Universidad Autónoma de Madrid y la Universidad Complutense de Madrid, en colaboración con investigadores de otras instituciones públicas nacionales e internacionales (Fig. 4A).



**Figura 5.** Ejemplos de fósiles del yacimiento de Las Hoyas. (A) Chinche acuática de la familia de los belostómidos (*Iberonepa romerali*, escala 10 mm). (B) Pez teleosteo mostrando el contorno del cuerpo y con contenido en su abdomen; escala 5 mm. (C) Pez del Orden de los Amiiformes llamado *Hispanamia newbreyi* (MCCMLH 9645a, escala 50 mm). (D) Molusco bivalvo de la familia Unionoidea: *Unio* cf. *turgidulus* (MCCMLH 28321, escala 10 mm). (E) Ala de una libélula primitiva (familia Aeschniidae: *Angloaeschnidium montreuili* (MCCMLH 036R, escala 5 mm). (F) Angiosperma acuática primitiva, *Montsechia vidalii* (MCCMLH 26463a, escala 10 mm). (G) Anfibio extinto de la familia de los albanerpetontidos (MCCMLH 6020, escala 5 mm). (H) Angiosperma *Iterophyllum lobatum* (MCCMLH 26740b, escala 5 mm). (I) Insecto volador del orden de los neurópteros (MCCMLH 18585, escala 10 mm). (J) Rana de la familia de los xenoanurospimorfos, *Gracilibatrachus avallei* (MCCMLH 21171b, escala 20 mm). (K) Alas del ave primitiva enantiornita *Eoalulavis hoyasi* (MCCMLH 13500, escala 20 mm). Modificado de Buscalioni & Poyato-Ariza, 2016a, 2016b.

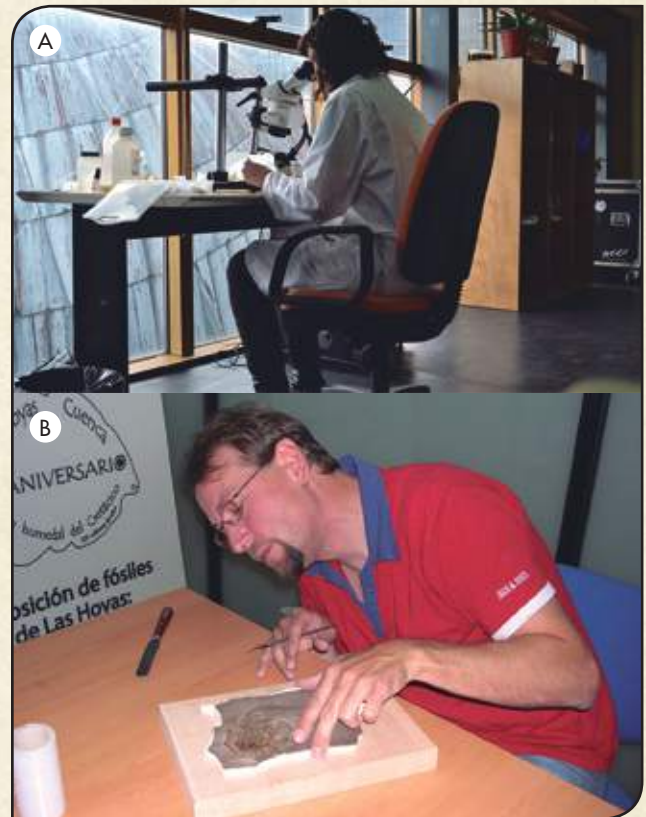
Esta localidad fosilífera debe su fama, en parte, a la sorprendente asociación de plantas y animales (Poyato-Ariza & Buscalioni, 2016). Los fósiles de Las Hoyas aparecen en calizas finamente laminadas, en ocasiones de pocos milímetros de espesor, conservados entre dos placas. En la actualidad el Museo de Paleontología de Cuenca alberga una colección de unas 20.000 piezas fósiles. Las Hoyas es sorprendente no solo en abundancia sino en biodiversidad; estudios recientes la estiman en unas 200 especies que pertenecieron a muy diversos grupos de organismos,

incluyendo desde cianobacterias y varios tipos de algas, hasta plantas con semillas que incluyen helechos, coníferas y angiospermas, invertebrados nematodos y platelmintos, moluscos, arañas, opiliones, miriápodos, crustáceos diversos como ostrácodos, decápodos y peracáridos, así como un número excepcional de insectos y de vertebrados (Fig. 4B). Es decir, casi un ecosistema completo. Precisamente las carófitas (un grupo de algas verdes) y los ostrácodos (un grupo de pequeños crustáceos con dos valvas) son los que han permitido determinar la edad de

## Preparación del fósil

Aunque la placa donde se preservó el fósil de *Spinolestes* está casi completa, es decir, todos sus fragmentos pudieron encajarse salvo el de los huesos del brazo (que se desarticularon del cuerpo), una primera preparación mecánica fue imprescindible para poder descubrir los planos por donde el fósil se partió en dos placas al abrir la laja que lo contenía. Esta preparación la realizó la preparadora y bióloga Mercedes Llandres en el Museo de las Ciencias de Cuenca (Fig. a). El fósil se preserva en dos placas: la placa inferior que corresponde a la base se nombró como Placa B, mientras que la placa superior que corresponde al techo de la capa se denominó Placa A.

Cuando los fósiles de vertebrados de Las Hoyas preservan tejidos blandos, y al mismo tiempo sus esqueletos contienen información de gran relevancia evolutiva, es importante decidir qué placa se prepara y cuál permanece sin tratamiento alguno para poder ser observada con técnicas diversas que arrojen más información. Cualquier tipo de preparación, incluso el pegado de sus partes o pequeños baños en ácido, puede alterar aspectos importantes para los estudios relacionados con la preservación (Briggs *et al.*, 1997). Ésta fue una elección difícil en *Spinolestes*, pues la placa elegida para los análisis (Placa B) es también la que contiene la información de la vista dorsal del cráneo, en caso de haberla preparado. Sin embargo, los huesos de la Placa A al prepararse estarían más completos y se apreciarían mejor sus detalles.



**Figura a.** Dos fases de preparación inicial del ejemplar de *Spinolestes* en el Museo de las Ciencias de Castilla-La Mancha (Cuenca). (A) Mercedes Llandres; (B) Olaf Dülfer.

este depósito en 126-129 millones de años, correspondiente al Barremiense superior (Schudack & Schudack, 2009; De Vicente & Martín-Closas, 2013), uno de los primeros pisos del Cretácico Inferior.

Uno de los valores del registro paleontológico de Las Hoyas es que está permitiendo reconstruir la revolución biótica del pasado. En Las Hoyas aparecen los grupos de animales y plantas protagonistas de un evento evolutivo clave en la historia de la vida que se ha denominado

informalmente la Revolución Terrestre del Cretácico (plantas angiospermas, insectos, teleósteos, lagartos, tortugas, cocodrilos y las aves; Fig. 5). Muchos grupos de plantas y animales que constituyeron las biotas típicas del Mesozoico fueron progresivamente reemplazados por otros grupos que dieron lugar a las biotas modernas. Muchas de las especies de Las Hoyas son relevantes para comprender, además, la historia evolutiva de sus propios grupos de plantas o animales. Entre estas especies están las aves primitivas *Iberomesornis romerali*, *Concornis lacustris* y



**Figura b.** Placa A después de ser transferida a una resina epoxy semitransparente.

A la Placa A se le hizo un molde de látex, que permite copiar el fósil tantas veces como se quiera, y unas réplicas de los dientes para conservar todos los detalles previos a la preparación, mediante una transferencia en resina plástica que realizó el técnico en restauración Olaf Dülfer, del Departamento de Geología, Mineralogía y Paleontología de la Universidad de Bonn (Alemania). Para su inclusión en resina se buscó que ésta fuese ligera, tuviese el menor grado de dilatación posible, y fuese limpia, es decir, que no adquiriese coloración con el paso del tiempo. Se seleccionó la resina epoxy utilizada para los fósiles del yacimiento del Eoceno de Messel (Alemania), algunos de los cuales preservan tegumento como en el caso de Las Hoyas. La técnica de transferencia ya fue ensayada con éxito en algunos fósiles de Las Hoyas, por ejemplo en el dinosaurio *Pelecanimimus polyodon* que está expuesto en el Museo de Paleontología de Castilla-La Mancha en Cuenca. Con este procedimiento (Toombs & Rixon, 1950) se elimina la roca que incluye al fósil sin alterar los tejidos (Fig. b). El resultado permite la vista del esqueleto por ambas caras debido a la transparencia de la resina.

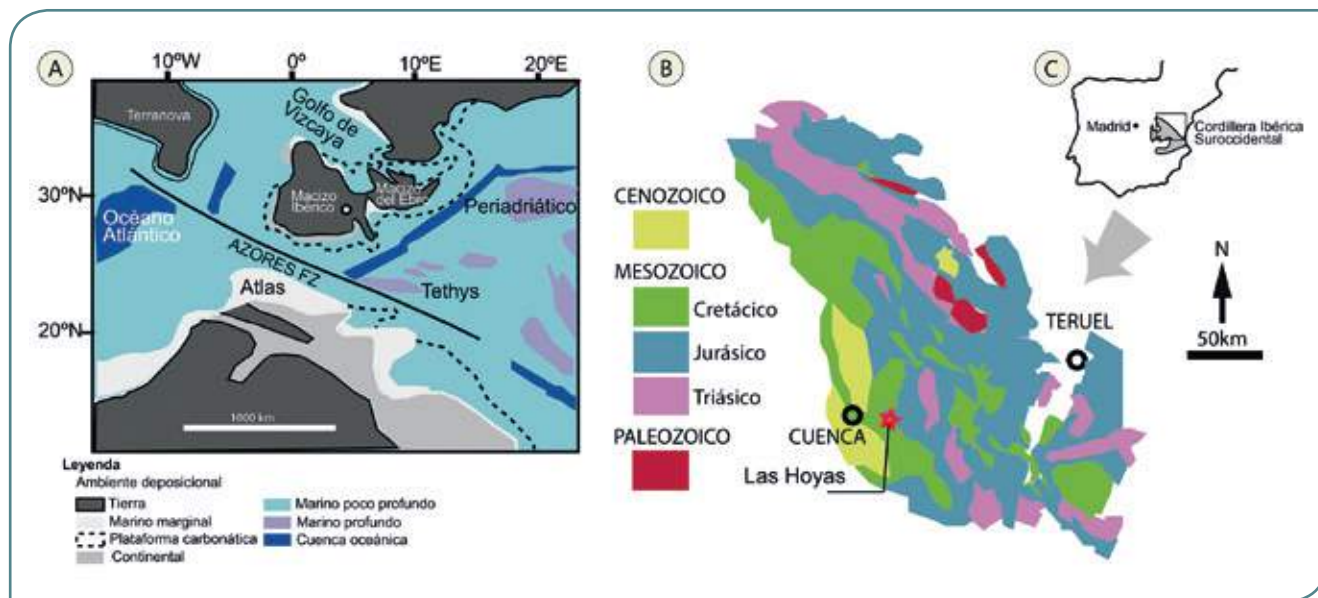


*Eoalulavis hoyasi* (Sanz *et al.*, 2016), que han sido valiosas en la comprensión del desarrollo del vuelo en dinosaurios. Pero quizá el descubrimiento más importante realizado hasta el momento es el fósil del pequeño mamífero eutriconodonto *Spinolestes xenarthrosus* (Martin *et al.*, 2015; Fig. 1 y 2; **Preparación del fósil**) protagonista de este volumen.

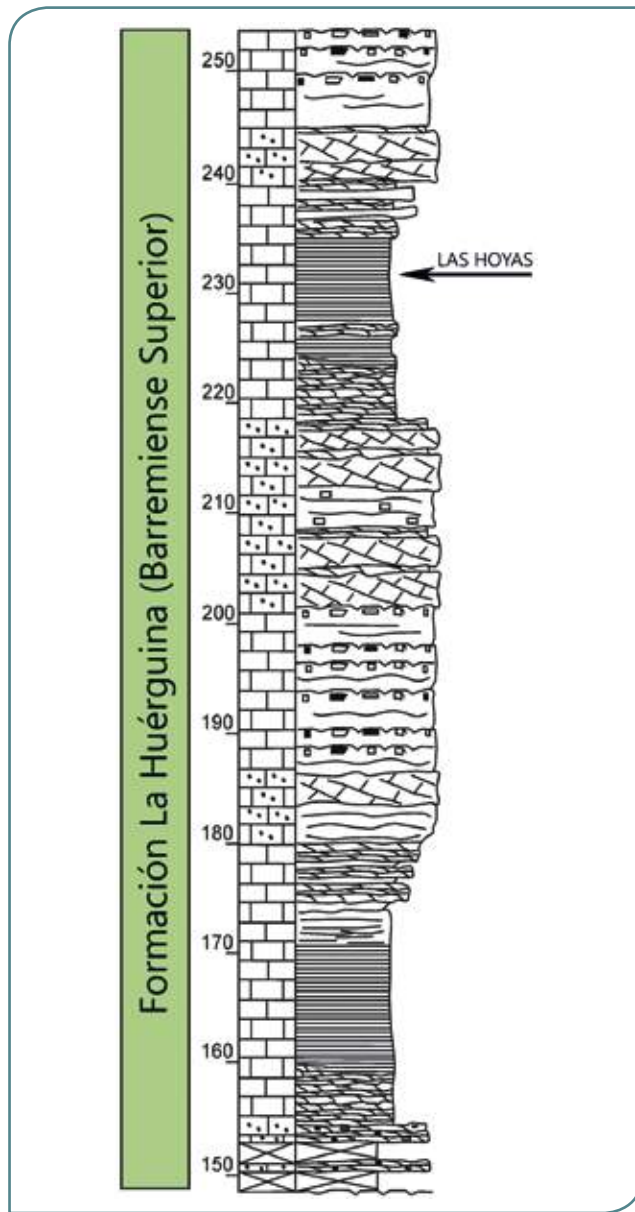
## Paisaje y ambiente donde vivía *Spinolestes*

Hacia el Barremiense, hace 126 millones de años, en el Cretácico Inferior, la Península Ibérica formaba parte de una cadena de islas en un primitivo mar conocido como Mar de Tethys (Fig. 6). A diferencia de la actualidad, su localización era mucho más cercana al Ecuador, lo cual le concedía un clima entre semiárido y húmedo, con una

marcada estacionalidad. El ecosistema de Las Hoyas se encontraba en el interior de una de estas islas, aislado de mar. Por ello, las rocas que constituyen el actual yacimiento son calizas finamente laminadas (Fig. 7; Fregenal-Martínez *et al.*, 2017). El análisis detallado de las calizas de Las Hoyas permite interpretar que hace 126 millones de años esta zona sería un humedal con multitud de charcas y pequeños lagos interconectados por canales y llanuras inundadas, en un paisaje llano (Fig. 8; Fregenal-Martínez & Meléndez, 2000; Buscalioni & Fregenal-Martínez, 2010; Fregenal-Martínez *et al.*, 2017). De hecho, Las Hoyas representa el primer paleoecosistema conocido que sería comparable a un humedal actual como el de las Everglades de Florida y es, por tanto, también una ventana para reconstruir la evolución de este tipo de ecosistemas (Buscalioni & Poyato-Ariza, 2016b).



**Figura 6.** (A) Mapa de la Península Ibérica (Macizo Ibérico y Macizo del Ebro) hace 126 millones de años, en el Berriasiense-Aptiense (modificado de Gerdes *et al.*, 2010). La posición de Las Hoyas se señala con un círculo. (B) Mapa geográfico y geológico simplificado del dominio suroccidental de la Cordillera Ibérica donde se muestra la posición de Las Hoyas (modificado de Sopena & De Vicente, 2004). (C) Mapa simplificado de la Península Ibérica mostrando la posición actual de la zona sur de la Cuenca Ibérica (modificado de Martín-Chivelet *et al.*, 2002).



**Figura 7.** Columna estratigráfica de la Formación La Huérguina, formada principalmente por rocas calizas (según Fregenal-Martínez *et al.*, 2017). Se ha señalado la posición del yacimiento de Las Hoyas en una zona que corresponde a las calizas finamente laminadas.

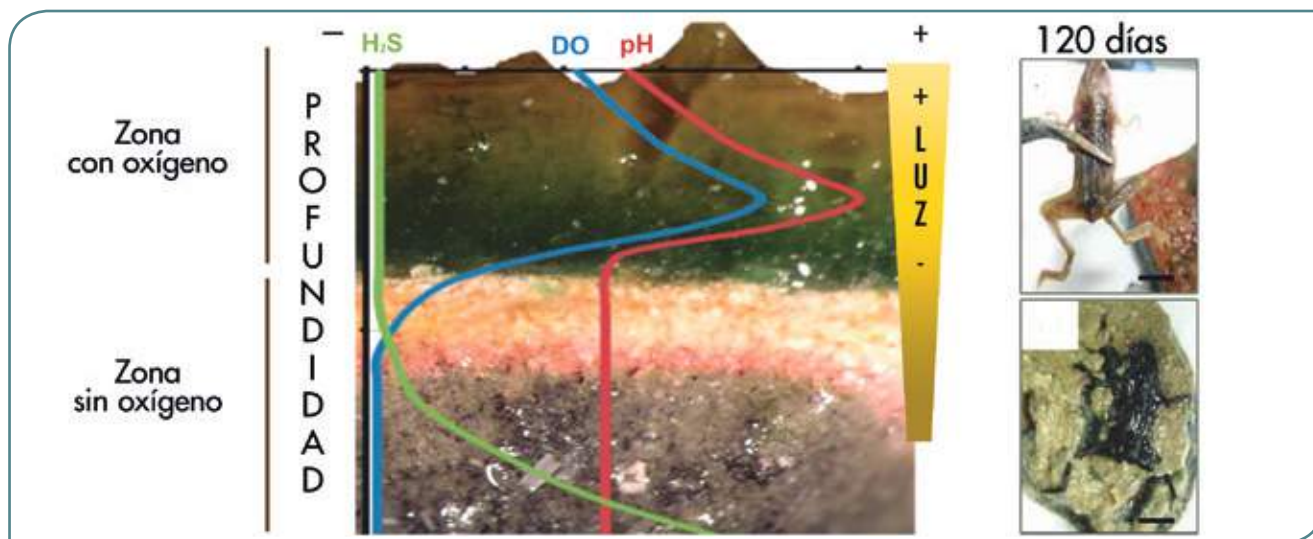
## La preservación excepcional del yacimiento de Las Hoyas

Las Hoyas formó parte de un ecosistema de humedal subtropical marcado por dos estaciones, una más seca y otra más húmeda, que modificaban la cantidad de agua que habría en el sistema durante las estaciones anuales y/o los periodos plurianuales. Cuando el agua era un factor limitante, el humedal estaba colonizado por tapetes microbianos, una especie de “esterillas” biológicas hechas por millones de bacterias, que crecerían sumergidos en el agua (Fig. 9). Estos tapetes también han quedado registrados como fósiles en Las Hoyas (Fregenal-Martínez & Meléndez, 2016) y en determinados fósiles excepcionales (Briggs *et al.*, 2016). La mayor parte de los fósiles de Las Hoyas se formaron en los periodos más secos, cuando los tapetes estaban en fase de crecimiento.

Los tapetes bacterianos son la clave para comprender por qué los fósiles de Las Hoyas se conservaron de modo tan excepcional (Iniesto *et al.*, 2016, 2017). Los mecanismos involucrados en la preservación por tapetes microbianos son complejos y están siendo estudiados experimentalmente a lo largo del proyecto de investigación de Las Hoyas, utilizando tanques con tapetes crecidos en el laboratorio e incorporando restos orgánicos como fragmentos de plantas, así como una variedad de animales (gasterópodos, insectos y vertebrados pequeños). En estos experimentos se ha visto que los cadáveres depositados en la superficie del tapete fueron recubiertos por las cianobacterias, que formaron una especie de sarcófago que debió de actuar como una capa aislante y protectora. Es fascinante ver cómo las especiales condiciones microambientales de estas comunidades microbianas (Fig. 9) controlan la descomposición del organismo muerto, evitando su desarticulación, procurando su mineralización y llevando el cadáver a unas condiciones finales carentes completamente de oxígeno. El sarcófago que se genera (y que está formado por una sustancia mucilaginoso rica en calcio) es capaz de servir de molde, copiando en detalle partes tan delicadas



**Figura 8.** Reconstrucción artística del paisaje de Las Hoyas, realizada por Óscar Sanisidro y basada en ejemplos fotográficos de los Everglades actuales de la Península de Florida, en EE. UU. (fragmento modificado de Buscalioni *et al.*, 2016).



**Figura 9.** Fotografía de un trozo de tapete microbiano extraído de la Laguna Salada de Chiprana (Zaragoza) que se utilizó en experimentos de descomposición en el laboratorio en la Universidad Autónoma de Madrid para comprender cómo intervienen estas bacterias en los primeros pasos de la fosilización. En la imagen se pueden diferenciar tres capas: la capa verde tiene oxígeno y está formada principalmente por cianobacterias; la capa rosada y la negra son capas sin oxígeno (anóxicas) y están formadas por bacterias que no necesitan el oxígeno para respirar (p. ej. bacterias púrpuras del azufre y por sulfato reductoras o metanogénicas). Las gráficas que se superponen muestran la oscilación de valores de pH, de concentración de oxígeno (DO) y de ácido sulfhídrico (H<sub>2</sub>S) entre las distintas capas. Dichos cambios en las condiciones son los que favorecen los procesos de preservación de restos orgánicos a medida que estos quedan progresivamente enterrados en el tapete. En el lateral derecho se muestran dos ranas después de 120 días de experimento para que se vea la diferencia en el grado de integridad de la rana enterrada en el tapete (arriba) con respecto a la de la muestra control, que nunca estuvo metida dentro del tapete (abajo).

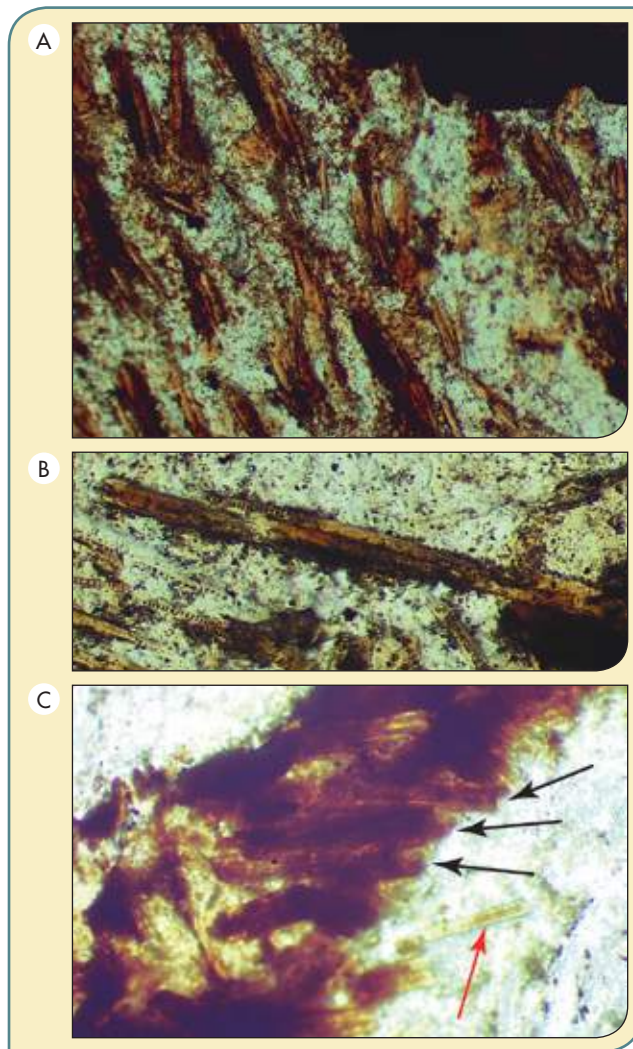
como pelos o alas de insectos, mientras que las bacterias, a su vez, son capaces de replicar a escala celular los tejidos. Es decir, es por este proceso por el que las partes blandas de los organismos, así como los detalles microscópicos de muchos tejidos (por ejemplo, la forma de las células), pudieron llegar a preservarse.

De este modo podemos decir que los restos fósiles descubiertos en Las Hoyas no fueron transportados desde otros lugares por el agua, no se desarticularon ni tampoco estuvieron largos periodos expuestos sobre la superficie de tierra ni se pudrieron en las aguas estancadas. Los organismos que dieron lugar a estos fósiles vivieron, murieron y fosilizaron donde los encontramos en la actualidad. Las Hoyas contiene, pues, información casi directa de un ecosistema de hace 126 millones de años.

## EL MAMÍFERO DEL HUMEDAL DE LAS HOYAS

### ¿Quién era *Spinolestes*?

Algunos fósiles de Las Hoyas que han sido importantes desde el momento de su descubrimiento llevan un número singular en su sigla en la colección del Museo de Paleontología. El del primer mamífero, *Spinolestes xenarthrosus*, es MCCMLH 30000. Se trata de un animal pequeño, de unos 14 o 15 cm de largo y que pesaba en torno a 50-70 gramos (Fig. 1 y 2). Fisionómicamente era parecido a un ratón, pero con la cabeza, el hocico y las patas bastante más robustas, con una cresta que recorría su cuerpo partiendo de una melena algo más corta que la de un león. Tenía el pelaje muy parecido al de conejos o ratones y, gracias a su magnífica preservación, incluso sabemos que su barriga era la zona más suave del cuerpo, ya que estaba recubierta de un pelo mucho más fino (*El pelo de los mamíferos*). El hocico se ha reconstruido con bigotes (vibrisas) ya que es altamente probable que los tuviera, aunque en realidad en el fósil no hay evidencia, ni siquiera trazas, de este tipo de pelos sensoriales. Curiosamente un buen número de sus pelos presentan aspectos de deterioro (Fig. 10A) que



**Figura 10.** Imágenes de microscopía de luz de pelos y protoespinas. En (A) nótese que en la base de cada pelo se diferencia una zona abultada correspondiente al bulbo. Además, los pelos son cortos y parecen rotos en la punta, de manera muy semejante a como queda un pelo cuando es atacado por hongos. En la foto también es posible ver el interior (la médula) de varios pelos en forma de escalera. En (B) se ha realizado un aumento de varios pelos para mostrarlos con mayor detalle. (C) Ejemplo de las protoespinas (flechas negras), correspondientes a los pequeños tubos dispuestos casi en paralelo entre sí. También se diferencia una de las varillas sueltas con las que se construyen las protoespinas (flecha roja).

parecen más propios de enfermedades de la piel causadas por hongos como la tiña, lo que sugiere que el animal quizá estuviera enfermo antes de morir, aunque también es posible que los hongos atacaran el cadáver antes de que se enterrara. Otros pelos están perfectamente bien preservados (Fig. 10B)

El excelente grado de preservación del esqueleto permite determinar a primera vista que se trata de un tipo muy concreto de mamífero primitivo; un eutriconodonto (“eu” = verdadero,

“tri” = tres, “cono” = cúspides y “donto” = dientes; Fig. 2), es decir, un mamífero con verdaderos dientes de tres cúspides. Los mamíferos eutriconodontos están extintos pero fueron muy comunes durante el Mesozoico (Fig. 3). El linaje de los eutriconodontos surgió relativamente tarde en esta era, en los comienzos del Jurásico (en el periodo que los geólogos llaman Toarciense, hace aproximadamente 180 millones de años), e incluía un conjunto de animales excepcionalmente diversificados. Por ejemplo, había triconodontos depredadores

## El pelo de los mamíferos

Hace menos de dos décadas, fósiles descubiertos en la provincia china de Liaoning (al norte de Pekín) mostraban al mundo que los mamíferos del Cretácico Inferior, hace más de 120 millones de años, eran parecidísimos a los actuales. De hecho, esto era de esperar, puesto que el pelo es una característica única de los mamíferos (Fig. a). *Spinolestes*, sin embargo, aporta un detalle único al conocimiento de la evolución de este fenómeno: hace 126 millones de años y, al igual que en las formas modernas, el pelaje del animal estaba constituido por distintos tipos de pelo, cada uno de ellos distribuido de manera concreta por el cuerpo (Chernova, 2006).

Los pelos emanan desde el interior de pequeñas fosas de la piel llamadas folículos (Fig. 12B), muchas veces relacionadas con otras cavidades asociadas a glándulas encargadas de producir la grasa que protege al pelo. Existen tres tipos principales de pelo según su forma y su tamaño: los pelos más visibles y gruesos, llamados primarios; otros más finos, debajo; y un tipo de pelos intermedios, con características entre los dos tipos precedentes. A veces los pelos primarios más grandes (también denominados “de guarda”) pueden agruparse en estructuras más grandes y huecas llamadas espinas,



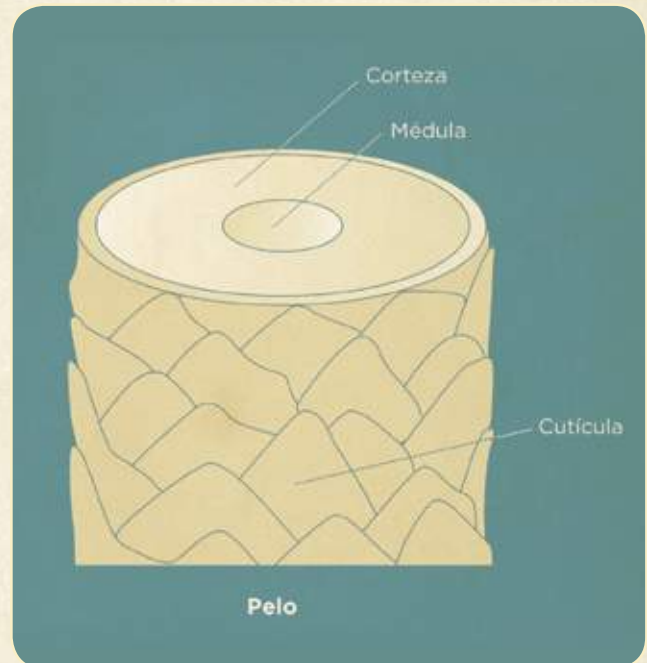
**Figura a.** Ejemplo de tipos de pelo del pelaje de un mamífero actual (gato).

tan sorprendentes como *Repenomamus*, un animal grande encontrado en China que se alimentaba de dinosaurios, o triconodontos voladores como *Volaticotherium*, que eran capaces de desplegar una amplia membrana en forma de vela entre sus patas para planear de árbol en árbol. Dentro del linaje de los eutriconodontos, los científicos sitúan a *Spinolestes* dentro de un subgrupo llamado Gobiconodontidae, cuyos fósiles se encontraron por primera vez en el desierto de Gobi (de ahí su nombre), en Mongolia, y que por la forma de sus dientes

sabemos que eran principalmente insectívoros, es decir, que se alimentaban de insectos, aunque algunos podrían haber sido carnívoros o carroñeros. Es muy importante tener en cuenta que los eutriconodontos no fueron antepasados directos de los grupos de mamíferos modernos, ni de los marsupiales ni de los placentarios y, de hecho, desaparecieron cerca del final del Cretácico, en una edad llamada Campaniense, hace 70 millones de años, algo antes de la gran extinción que acabaría con los dinosaurios no avianos.

que generalmente tienen una función defensiva. Un cuarto tipo de pelos son las vibrisas o bigotes (Fig. a), generalmente largos, rectos y rígidos, y cuyas bases están muy innervadas y son muy sensibles al tacto, proporcionando al animal información sobre su entorno. El origen de las vibrisas se ha documentado en los reptiles mamíferoides de hace más de 250 millones de años, en el Pérmico (Benoit *et al.*, 2016).

Aunque un pelo parezca una estructura simple, en realidad a nivel microscópico es una estructura compleja, con al menos tres capas diferenciadas (Fig. b). La capa más externa recubre al pelo y se llama cutícula; por dentro hay una corteza que ocupa la mayor parte del pelo y sirve de soporte y, finalmente, un núcleo central o médula. Las escamas del exterior del pelo, la cutícula, pueden presentar distintos patrones según el tipo de pelo y la especie animal de que se trate; igualmente, la morfología de la médula puede organizarse de distintas maneras según la especie y, a veces, según su ecología (Teerink, 1991). Por ejemplo, los humanos tenemos la cutícula imbricada como si fueran tejas y la médula siempre es simple, sin diferenciar (Bell, 2008), mientras que en los gatos la cutícula es espinosa y la médula está interrumpida por paredes de modo muy parecido a *Spinolestes*.



**Figura b.** Esquema de la estructura microscópica de un pelo típico con sus tres capas, la más externa (la cutícula), la intermedia (la corteza) y la interna (la médula).

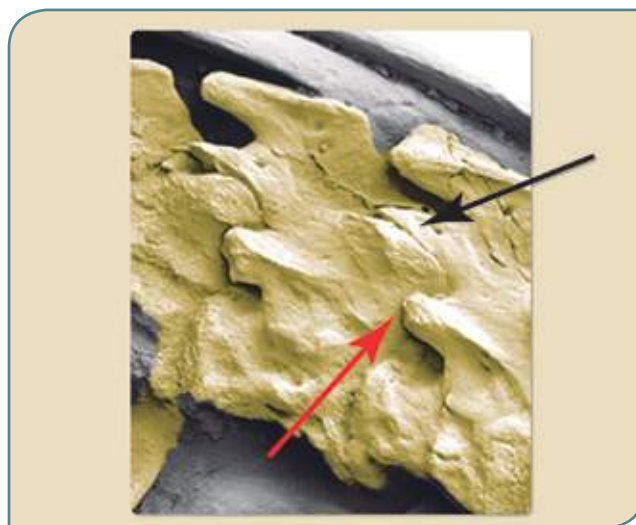
## El nombre de *Spinolestes xenarthrosus*

Ningún mamífero fósil conocido hasta la fecha tenía espinas, por lo que se desconoce cuando aparecieron estas estructuras por primera vez en la historia evolutiva de estos organismos. De hecho, todo lo que se sabe actualmente sobre las espinas es a partir de la interpretación del complejo mecanismo embrionario que las genera en los mamíferos modernos como los puercoespines o los equidnas. Por tanto, una cuestión que probablemente puede intrigar es por qué *Spinolestes* recibió un nombre tan figurativo, si en realidad no tiene espinas. Lo cierto es que sí las tiene, pero son bastante especiales y muy poco evidentes a la vista.

El nombre de *Spinolestes* en realidad es un guiño a unas extrañas estructuras tubulares muy pequeñas, llamadas *protoespinas*, que el fósil tiene en el lomo y que hasta el descubrimiento de *Spinolestes* no se conocían (Fig. 10C). Estos pequeños tubos –o túbulos, como se llama científicamente a los tubos microscópicos– están formados por varillas pegadas unas a otras cerrando un pequeño canal. Esta organización es muy parecida a la de una espina real, por lo que en realidad podrían parecer espinas muy pequeñas y sin punta. Al ser la primera evidencia en el registro fósil de este tipo de estructuras, tan parecidas a las espinas, se decidió llamarlas *protoespinas*; el prefijo “proto” se usa en la formación de nombres y adjetivos con el sentido de “primero” y, por tanto, lo que se insinúa con el nombre es que este tipo de estructuras podrían representar un primer paso evolutivo en el origen de las espinas de los mamíferos. Por otra parte, el término *lestes* se utiliza como una convención en el estudio de mamíferos mesozoicos. Así, en cuanto un especialista lo lee, no piensa en un ladrón, que es lo que significa en latín, sino que enseguida sabe que se trata de un mamífero de esa era.

## Otras curiosidades y enigmas de las protoespinas

Curiosamente, en *Spinolestes* decenas de protoespinas y sus varillas sueltas se encuentran formando ovillos muy enmarañados y recubiertos por una materia más densa y opaca cerca de la cadera del animal (Fig. 2). El hecho de que estas enigmáticas estructuras estén incrustadas en la piel sugiere que pudieran tener gran cantidad de queratina, una proteína que construye la gran mayoría de las estructuras que vemos en los mamíferos, como cuernos, pelos, pezuñas, uñas, etc. De hecho, su densidad sugiere que, además, estuvieran endurecidas (lo que se conoce en la literatura científica como *cornificación*). La función de estas estructuras, sin embargo, continúa siendo un misterio, aunque no sería extraño que se tratara de estructuras ornamentales, de decoración, ligadas a la identidad de la especie, es decir, para que individuos de la misma especie se reconozcan entre sí o, más probablemente, que se tratara



**Figura 11.** Robustecimiento de la columna vertebral de *Spinolestes* en la región lumbar. La flecha negra indica una articulación normal. La flecha roja indica la articulación extra que da lugar a la *xenarthria*.

de un rasgo sexual, asociado a diferenciar los machos de las hembras. Curiosamente, un grupo de ratones actuales llamados *Acomys*, emparentados con los gerbos, tienen en la misma región de la espalda un parche de pelos primarios endurecidos (“espinosos”), probablemente destinados a disuadir a los depredadores. Aunque las protoespinas de *Spinolestes* son mucho más pequeñas y estructuralmente distintas de las de *Acomys* (Montadon *et al.*, 2014), están localizadas en la misma región dorsal, por lo que también se podría argumentar que tuvieran una función defensiva similar a la de los pelos endurecidos de *Acomys*.

Por otra parte, la especie a la que pertenece el mamífero de Las Hoyas es *Spinolestes xenarthrosus*, y este nombre tan complejo hace referencia a otra característica inusual, en este caso de su esqueleto: un refuerzo de la columna vertebral muy raro (Fig. 11) que hoy solo se conoce en perezosos, armadillos y osos hormigueros. En los armadillos, por ejemplo, este refuerzo vertebral está asociado con el fortalecimiento de la columna en la región lumbar, lo que le ayuda a cavar eficazmente en busca de presas. Esta peculiar anatomía de la columna se denomina científicamente *xenartría*, un nombre que literalmente indica que el refuerzo de la columna es mediante articulaciones adicionales e inusuales a lo largo de las vértebras (los anatomistas llaman a las articulaciones *artrosis*, y *xeno* significa insólito). En efecto, el linaje de los armadillos, los perezosos y los osos hormigueros se llama *Xenarthra* por poseer este tipo de refuerzo extra de la columna vertebral y por el mismo motivo –aunque no tenga nada que ver con los armadillos ni su linaje– a *Spinolestes* se le dio el nombre específico de *Spinolestes xenarthrosus*.

## LA PRESERVACIÓN EXCEPCIONAL DEL FÓSIL DE SPINOLESTES

El fósil de *Spinolestes* es único ya que, además del esqueleto, preserva detalles de la anatomía blanda del

animal (*Técnicas de análisis y estudio*). A simple vista, estos tejidos y estructuras anatómicas son especialmente visibles cuando el ejemplar ha sido procesado con luz ultravioleta (pag. 7). Lo más evidente en el fósil es el contorno de la piel del cuerpo e incluso de su cabeza y de sus orejas. En el caso del pabellón auditivo, es importante destacar que también se ha preservado parte de su sistema sensorial, es decir, que los pequeños huesecillos que conforman el aparato auditivo también se han preservado. También es sorprendente que el sistema respiratorio –los pulmones– ha preservado la disposición del árbol branquial, sus ramificaciones y las terminaciones de los bronquiolos en pequeños sacos alveolares. Incluso el sistema digestivo se ha preservado en parte, pues se reconoce el contorno del hígado como una mancha rojiza debido a la cantidad de hierro que tiene este tejido lleno de sangre.

### La piel y el pelo

*Spinolestes* no es el primer fósil de mamífero con el pelaje visible, pero sí el primero que ha preservado verdaderos detalles del pelo y, por tanto, en el que es posible distinguir los diferentes tipos de pelo de las distintas partes del cuerpo, más gruesos o más finos, como ocurre típicamente en cualquier mamífero actual como perros, gatos, conejos o ratones, e incluso nosotros mismos. Además de mostrar estructuras inéditas como las protoespinas, el fósil de *Spinolestes* esconde otros sorprendentes detalles sobre la estructura de la piel y del pelo que también son idénticos a los de los mamíferos actuales (*El pelo de los mamíferos*), aunque lógicamente solo se pueden revelar a través de potentes microscopios. Lo que es verdaderamente sorprendente es que se trata de un fósil de hace más de ciento veinte millones de años.

A través del microscopio, a más de 200 aumentos, se ven claramente las células que recubren la piel de *Spinolestes* (Fig. 12A) y cómo los pelos salían de la piel a través de folículos en grupos de tres o más unidades (Fig. 12B).



## Técnicas de análisis y estudio

Durante el proceso de preparación se altera el estado original del fósil. Por tanto, siempre es necesario documentar cada fase que implique cualquier cambio, tanto con dibujos como con fotografías del ejemplar. También se realiza un conjunto de fotografías que muestren el estado final del fósil para su uso en exhibiciones, museos, prensa, etc. Las fotografías finales de *Spinoolestes* fueron tomadas por fotógrafos especializados, como José Antonio Gracia y G. Oleschinski. Los dibujos previos a cámara clara fueron realizados por A.D. Buscalioni y H. Martín-Abad, mientras que las ilustraciones finales fueron realizadas por D. Kranz, del Departamento de Geología, Mineralogía y Paleontología de la Universidad de Bonn (Fig. a). Finalmente, la reconstrucción de *Spinoolestes xenarthrosus* en vida fue realizada por el paleoartista y paleontólogo Óscar Sanisidro (Fig. 2) a partir de la información paleobiológica aportada por el equipo.

Uno de los aspectos más desconocidos de la investigación en Paleontología es el que se refiere a las técnicas analíticas avanzadas que se utilizan para extraer información de los fósiles, que hasta hace muy poco, y sin ellas, era inalcanzable. De hecho, estas técnicas y su accesibilidad han evolucionado vertiginosamente en la última década y, por ende, se han convertido en herramientas rutinarias, revolucionando el conocimiento de la composición y morfología detallada de los fósiles cuya preservación es excepcional. Entre ellas destaca la microscopía electrónica de barrido (MEB, también conocida como SEM, por sus siglas en inglés) que para *Spinoolestes* se realizó en el Museo Nacional de Ciencias Naturales del CSIC, en Madrid, y en el Instituto de Ciencia de Materiales del CSIC, también en Madrid, y que fue clave para detectar todos los detalles de la piel y del pelo que han resultado tan trascendentales a la hora de comprender la importancia de este fósil.

Más recientemente, con *Spinoolestes* se ha utilizado una nueva y revolucionaria metodología de fotografía llamada Escáner de Luz Ultravioleta por Fluorescencia Estimulada con Láser, que trabaja

a escalas justo por debajo de la longitud de onda visible; se denomina casi-ultravioleta. Esta longitud de onda es absorbida por la mayoría de las sustancias sólidas y, por tanto, resplandecen en la oscuridad, permitiendo ver detalles a simple vista que antes eran imposibles de distinguir. En *Spinoolestes* las imágenes se obtuvieron según el protocolo que utiliza Tom Kaye de la Fundación para el Avance Científico de Arizona (EE. UU.) y produce fotografías impresionantes.

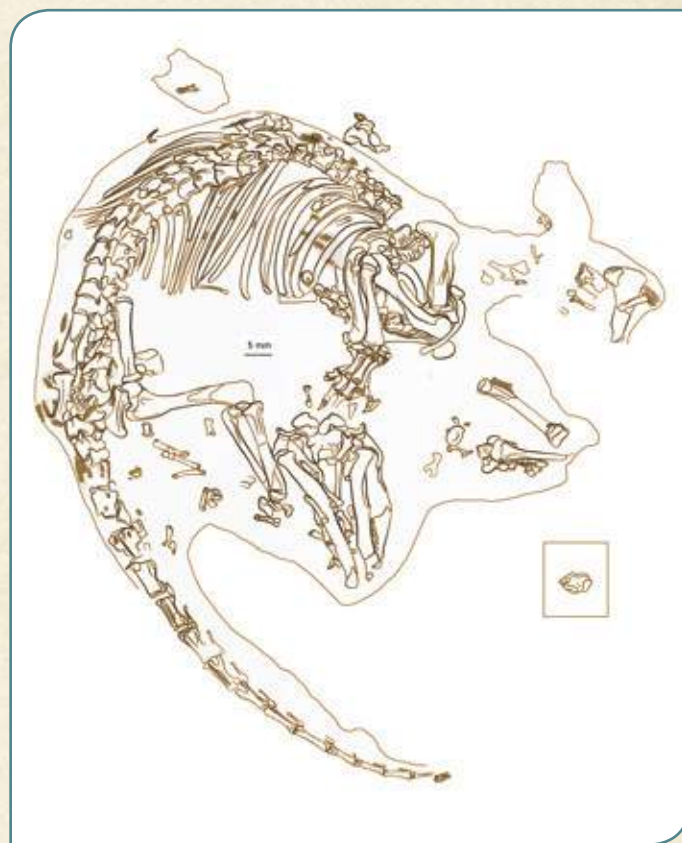
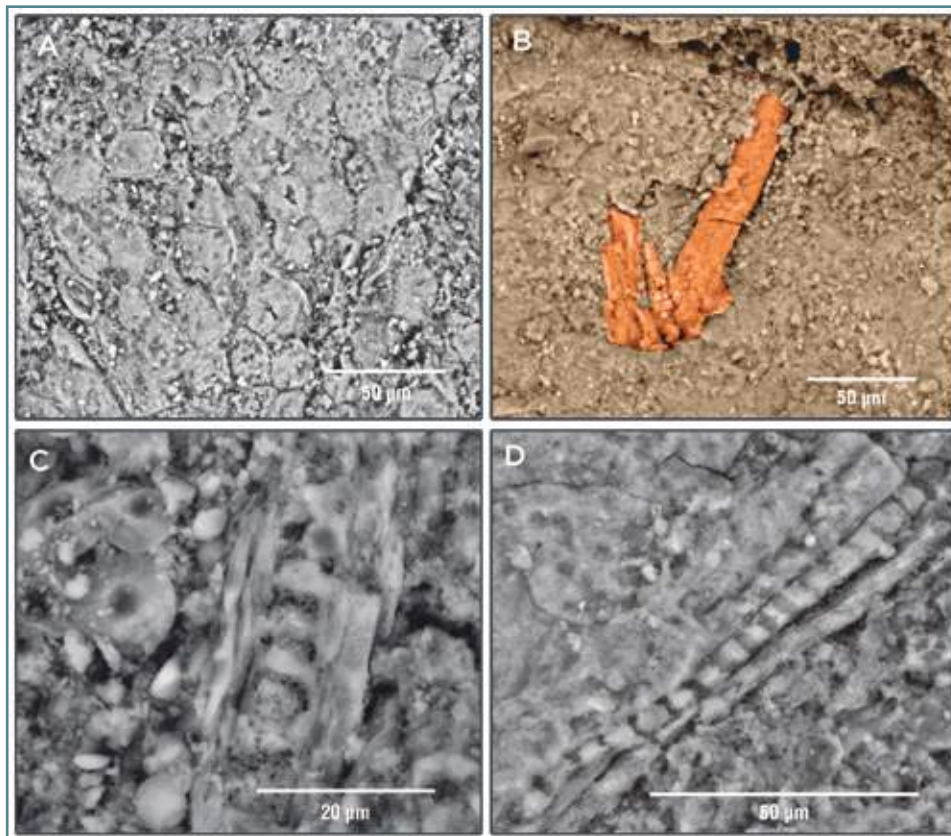


Figura a. Ilustración del holotipo de *Spinoolestes*.

Esto es un hallazgo importante, pues los especialistas en mamíferos pensaban que en un mamífero primitivo los folículos serían simples, es decir, que sólo saldría un pelo por cada folículo en vez de tener folículos complejos de los que salieran varios pelos distintos. A través del microscopio electrónico de barrido también puede observarse que la estructura medular de algunos de los pelos de *Spinolestes* tiene forma de escalera (Fig. 12C), como por ejemplo la de los gatos, y que las cutículas de los pelos primarios y secundarios eran distintas entre sí, como ocurre en la mayoría de especies conocidas de la actualidad. De hecho, mientras que en los pelos primarios la cutícula está formada por escamas

ovaladas imbricadas entre sí, la de los pelos secundarios de *Spinolestes* estaba formada por escamas en forma de corona con los bordes serrados (Fig. 12D). En definitiva, todas estas características del pelo tienen un enorme valor descriptivo para los biólogos, ya que son propias de la especie (Teerink, 1991) y a veces también permiten interpretar el ambiente o ambientes en los que vivía el animal o aspectos tan importantes como su estado de salud. Por ejemplo, en el fósil de *Spinolestes* un buen número de pelos presentan aspectos de deterioro que son más propios de enfermedades de la piel causadas por hongos como la tiña que de alteraciones del medio acuático (Sperling, 2005; Fig. 10A, 10B).

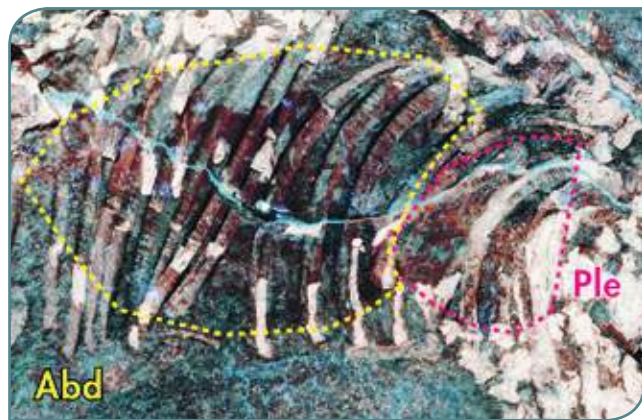


**Figura 12.** Imágenes de microscopía electrónica de barrido (MEB) de la piel y pelos de *Spinolestes*. (A) Región de piel. Nótese los hexágonos que corresponden a células de la epidermis. (B) Varios pelos de distinto tamaño saliendo de un mismo folículo (grande es primario; mediano, secundario; y pequeño, terciario). El color es artificial. (C) Vista del interior de un pelo donde el patrón en escalera corresponde a la médula. (D) Vista de un pelo relativamente pequeño en el que se ha preservado la cutícula, mostrando claramente un patrón serrado o en “corona”.

## El pabellón auditivo (las orejas)

La oreja, de naturaleza cartilaginosa, se preserva como una película de color anaranjado con el margen auricular engrosado (Fig. 2). De modo análogo a los mamíferos modernos, el pelo de la melena del cuello se sitúa por debajo del pabellón auditivo. Posiblemente incluso los huesecillos del oído medio se han preservado articulados y junto al pabellón auditivo externo.

La audición es una adaptación funcional muy importante de los mamíferos (Manley, 2012) y el pabellón auditivo, la oreja, es una característica universal de la mayoría de los mamíferos existentes, estando solo ausente en los monotremas y en muchos mamíferos marinos. De hecho, se asume que los monotremas detectan con menos precisión la direccionalidad de la fuente de sonido que el resto de mamíferos debido a que no tienen orejas. La pinna –el nombre científico que recibe la oreja– tiene una superficie amplia que actúa como un embudo



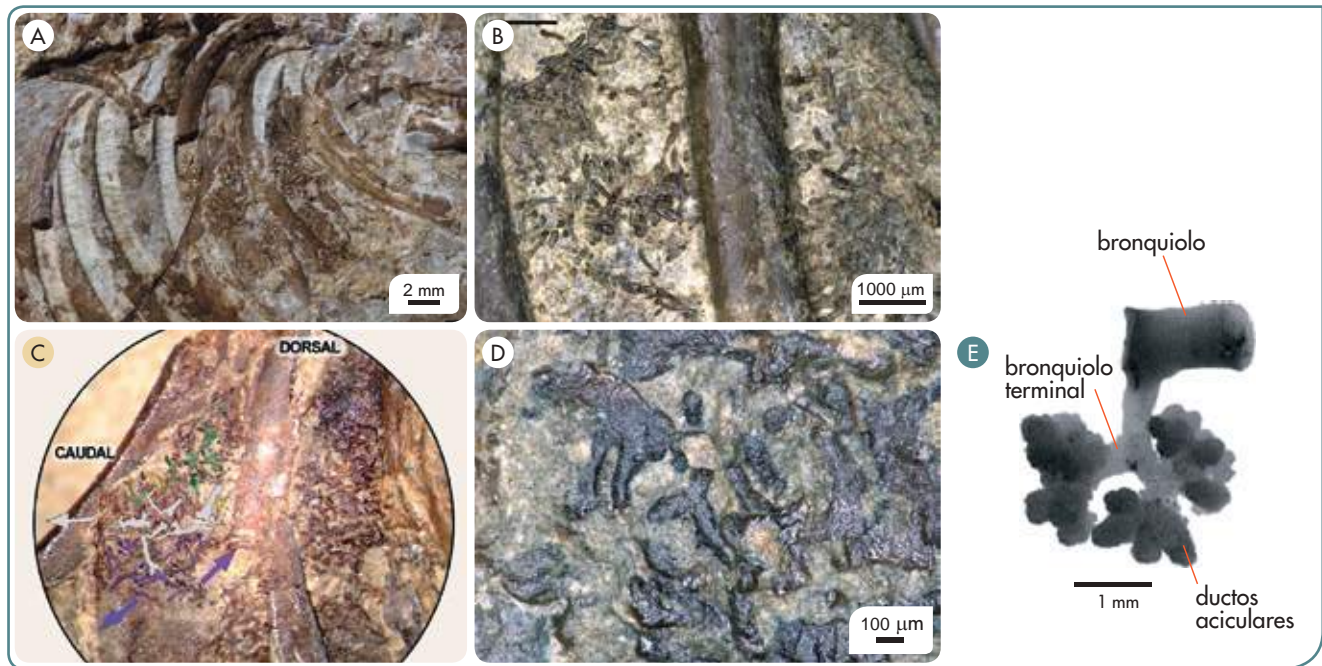
**Figura 13.** Dentro del tórax, cavidades corporales que pueden verse en el fósil de *Spinolestes*, gracias a que se ha preservado el contorno del hígado como una mancha roja dentro de la cavidad abdominal (Abd, línea en amarillo) y el contorno de los pulmones en la cavidad pleural (Ple, línea de color lila). Fotografía modificada a partir de una imagen obtenida con láser UV, cortesía de T. Kaye & M. Pittman.

que literalmente permite canalizar el sonido del ambiente y redirigirlo hacia él. Sin embargo, aunque se conocen varios mamíferos fósiles en los que se ha conservado el contorno del pelo, ninguno había conservado el pabellón auricular. Curiosamente, la única reconstrucción que había era la de la oreja de un mamífero del Jurásico llamado *Castorocauda* y se basó en modelos actuales; ahora se considera que fue bastante inexacta (Luo *et al.*, 2016). *Spinolestes* es el caso más antiguo conocido en el que el pabellón auditivo ha quedado bien preservado, lo que permite suponer que la oreja es una estructura funcional que probablemente evolucionó después de la división con los monotremas (Fig. 3), los cuales carecen del pabellón auricular.

## El interior del animal: los pulmones y el hígado también están preservados

En el fósil de *Spinolestes* se pueden delimitar dos cavidades corporales que están relacionadas con dos órganos vitales: los pulmones y el hígado (Fig. 13). Éstas son la cavidad pleural, que contiene a los pulmones, y la cavidad abdominal, ambas divididas por el músculo diafragmático. En el espécimen, el espacio del diafragma queda bien delimitado y su posición coincide perfectamente con la de los mamíferos actuales. El diafragma comenzaría ventralmente en una placa esternal media y alcanzaría la vértebra torácica posterior.

La cavidad pleural de *Spinolestes* se puede reconstruir en el fósil siguiendo el contorno de manchas de color marrón oscuro que contienen, en algunos puntos, fragmentos aislados de los bronquiolos pulmonares (Fig. 13 y 14). Esta cavidad está rellena por una lámina de la matriz que incluye al árbol bronquial en su posición natural, de modo que se puede seguir el patrón ramificado de los bronquiolos que formarían parte de los lóbulos pulmonares. Las ramificaciones terminales más pequeñas se observan con claridad al microscopio óptico, permitiendo incluso medir las dimensiones de los bronquiolos terminales y de los sacos alveolares (Fig. 14).



**Figura 14.** Fotografías de detalle de los pulmones de *Spinolestes*. (A) Vista general dentro de la cavidad torácica de fragmentos de los bronquiolos entre las costillas. (B) y (C) vistas aumentadas de la cavidad pleural. En (C) se han dibujado con color los terminales de los bronquiolos y de color más intenso los sacos alveolares. Nótese que en la figura se puede reconocer un patrón anatómico del árbol bronquial. (E) Detalle de bronquiolos terminales y de los sacos alveolares. (E) Ejemplo de partes de la ramificación última de un árbol bronquial de los pulmones del mamífero monotrema *Tachiglossus aculeatus* (equidna de rostro corto, modificado de Perry *et al.*, 2000). *Tachiglossus* es un animal de unos 40 cm de longitud de la cabeza a la cola; compárese el tamaño de las ramificaciones terminales de éste con las de *Spinolestes*, que son mucho más pequeñas.

Estos elementos están constituidos por fibras elásticas y se han preservado tridimensionalmente, lo que sugiere que han debido de preservarse mediante un proceso denominado *permineralización*. El proceso de *permineralización* es una alteración geológica que tiene lugar durante la formación de los fósiles y consiste en el relleno de los tejidos por sustancias minerales (Fernández-López, 2000).

El hígado se ha preservado como una mancha amorfa de intenso color rojo, sobre todo cuando se observa bajo luz ultravioleta. Esta mancha está situada sobre la cara interna de las costillas izquierdas, de modo que las costillas del lado

derecho se colocan por encima (Fig. 13). El límite entre el pulmón y los tejidos del hígado dentro de la caja torácica correspondería con el diafragma, una estructura muscular que está íntimamente relacionada con el aparato respiratorio, ya que facilita la entrada y salida de aire de los pulmones. Evolutivamente, esta función en los mamíferos es inseparable de la locomoción –la manera de andar–, es decir, de la coordinación de la circulación de aire, la respiración, y la capacidad de andar o correr. Por tanto, aunque el diafragma no ha quedado preservado, su presencia puede suponerse, confirmando que esta estructura tan característica ya era funcional en los mamíferos mesozoicos.

## LA FOSILIZACIÓN DEL EJEMPLAR DE *SPINOLESTES*

Después de morir, probablemente el cuerpo del animal cayó sobre el sedimento. Tal vez el animal ya había sufrido algo de alteración *postmortem* (*rigor* o *livor mortis*) e incluso una de las hipótesis plausibles es que el animal hubiese muerto ahogado. El animal cayó sobre su lado izquierdo (Fig. 15A). La postura del animal que vemos en el fósil es casi la misma que tuvo al caer: ligeramente contraído con el lomo curvado, tal vez debido al tipo de articulación de su peculiar refuerzo de la columna vertebral (la xenartría), e inicialmente tendría el cráneo en posición lateral y sus cuatro extremidades completas (Fig. 15A).

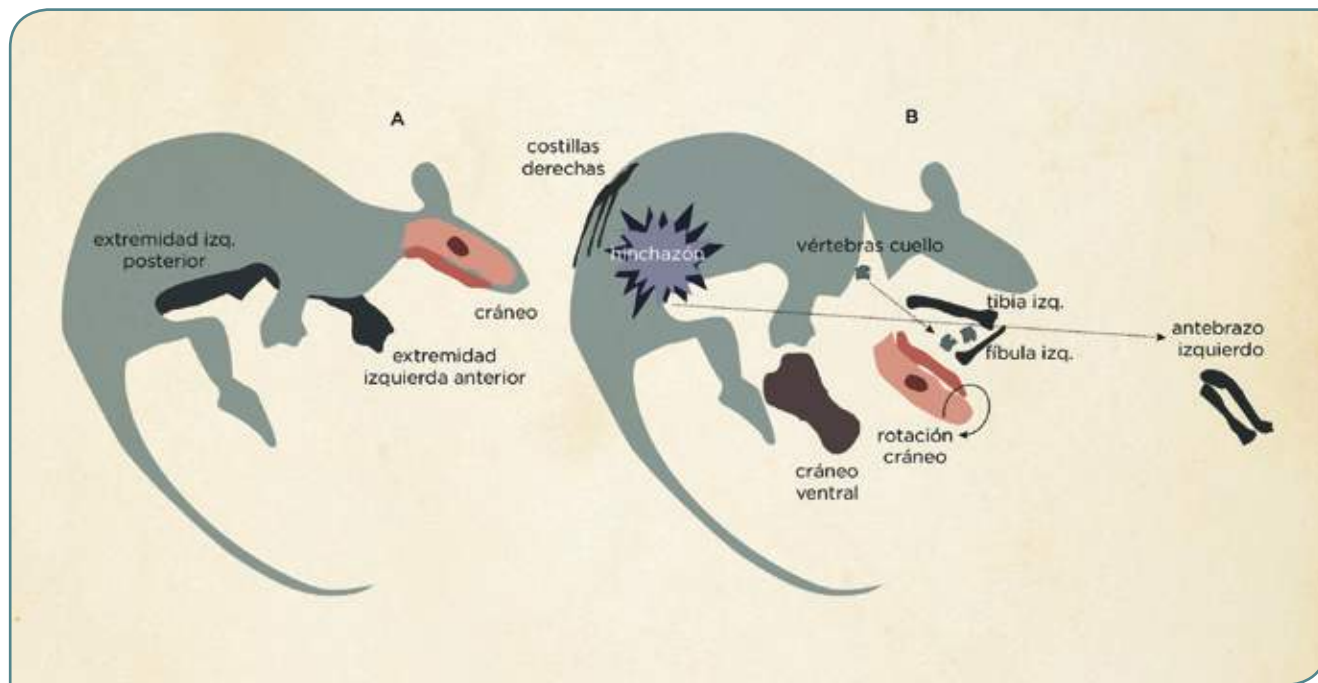
**Primera fase:** El cadáver pudo haberse quedado pegado al sustrato casi de inmediato. Este sustrato bien pudo ser un tapete microbiano, aunque no podríamos descartar que cayera sobre un suelo de humus encharcado. Quedar pegado es algo que sucede habitualmente cuando un cadáver entra en contacto con la superficie de tapetes microbianos (Iniesto *et al.*, 2013; Orr *et al.*, 2016). De hecho, sabemos que quedó pegado porque el contorno del cuerpo está *dibujado* en toda su continuidad sobre el sedimento: se distingue el contorno de su cola, dorso, cuello y cabeza, además de que la oreja izquierda está totalmente extendida y en su posición anatómica. Además, el contorno corporal continúa por las patas y el vientre. Este tipo de preservación no es insólita en fósiles de vertebrados y se ha denominado “pegado y pelado” (Orr *et al.*, 2016).

**Segunda fase.** Después de caer y pegarse al sustrato, el esqueleto del fósil de *Spinolestes* nos revela que sufrió una fase denominada “de hinchazón corporal”, en la que se producen y acumulan gases debidos a la descomposición en el interior del cuerpo. A lo largo de esta fase es cuando, debido a los gases, la parte posterior del abdomen hinchado reventó desarticulando

una serie de costillas del lado derecho que quedaron abatidas, pero aún en articulación, por encima del dorso del animal (Fig. 15B). En esta misma fase debió también de producirse la desarticulación de las vértebras cervicales, con la rotura de la piel del cuello que aparece rasgada desde su margen inferior. Este proceso de desarticulación del cuello con rotura lo hemos observado también en experimentos de laboratorio con cadáveres de roedores en un medio acuoso. La piel del cuello y del abdomen se aprecia desgarrada en el ejemplar y los líquidos de la descomposición forman halos en algunas partes del cuerpo. En el laboratorio hemos comprobado experimentalmente que los abdómenes de los peces que se depositaron sobre la superficie de tapetes microbianos, antes de que el cadáver se haya cubierto por el crecimiento de las cianobacterias, pueden llegar a reventar rompiendo la continuidad de su contorno inferior (Iniesto *et al.*, 2013).

**Tercera fase.** La desarticulación muy posiblemente sucediese cuando el animal ya estaba parcialmente sumergido, ya que las extremidades del lado derecho se encuentran cubiertas de piel, especialmente la extremidad posterior. Al rasgarse la piel del abdomen y del cuello, los huesos del antebrazo y pantorrilla, debido a un pequeño flujo de corriente, se desarticularon y desplazaron del esqueleto. Tanto el cráneo desarticulado como las vértebras del cuello se deslizaron sobre la superficie con un ligero flujo, que facilitó que el cráneo se voltease exponiéndose en vista ventral. Este flujo debió de ser muy tenue, pues solo empujó al cráneo hasta que éste chocó contra sus patas traseras, que frenaron el movimiento (Fig. 15B).

Todo este proceso de descomposición del cadáver debió de suceder en un intervalo de tiempo muy corto (del orden de un par de semanas) antes de que el animal quedase enterrado en las sucesivas capas del tapete



**Figura 15.** Esquema de las fases de descomposición de *Spinolestes*. (A) Primeros estadios con la posición de caída del ejemplar al sedimento donde quedaría pegado. (B) Fase de hinchazón con salida de gases y fluidos, seguida de la rotura de la piel en el abdomen y el cuello. En el esquema se representa la desarticulación parcial de las costillas posteriores del lado derecho, así como el desplazamiento del cráneo y de las vértebras del cuello. Con línea discontinua se representa el movimiento de los huesos del antebrazo izquierdo (ulna y radio) y de la pantorrilla (tibia y fibula).

microbiano o bien quedase cubierto por sedimento sobre el tapete. Es muy probable que la rotura del contorno del cuerpo durante la fase de hinchazón por gases permitiese la entrada de fluidos y bacterias en el interior del organismo, favoreciendo la preservación de los tejidos blandos. Esto explicaría también por qué se ha conservado el árbol bronquial.

**Fases finales.** Los experimentos realizados con tapetes microbianos nos han mostrado que los restos dispuestos en dichos tapetes tardan años (más de cinco) en llegar a compactarse y perder la integridad de los tejidos blandos

y el volumen de las cavidades corporales. Cuando esto llega a suceder estaríamos en una fase que se denomina de esqueletonización. El grado de esqueletonización no es completo en el holotipo de *Spinolestes*, al igual que en los cadáveres dejados en tapetes microbianos, donde se aprecia cierto volumen en los tejidos blandos preservados. Una última consideración interesante del fósil de *Spinolestes* y su preservación es que, como sucede en otros fósiles excepcionales de Las Hoyas, todo el fósil está fosfatizado, es decir, que toda la superficie es muy rica en fosfato cálcico debido a la acción de bacterias (Briggs *et al.*, 1997, 2016).

## MERODEANDO EN EL HUMEDAL. LA VIDA DE *SPINOLESTES*

Aunque *Spinolestes* vivía en un humedal, en su anatomía no hay signos de las habilidades de buceo o de natación, lo que sugiere que debió de haber vivido únicamente en tierra firme. La morfología de sus dientes indica claramente que este pequeño mamífero se alimentaba predominantemente de insectos que, de hecho, abundaban en el humedal, aunque probablemente también era capaz de comer otro tipo de presas, como gusanos y larvas, y tal vez incluso pequeños anfibios y lagartos, algunos de los cuales también eran de tamaño relativamente pequeño en el humedal de Las Hoyas. Con cúspides tan agudas, sus dientes eran perfectamente apropiados para perforar y cortar esqueletos de insectos, lo que iba acompañado de unas robustas mandíbulas sin duda lo suficientemente potentes como para morder este tipo de alimentos (Fig. 2). Además de tener una forma más simple que la de los mamíferos actuales, otra curiosidad de los dientes de *Spinolestes* es que se reemplazaban durante toda la vida.

Aparte de un refuerzo tan característico de la columna, que seguramente ayudó a *Spinolestes* a cavar en busca de presas, sus patas anteriores eran robustas, con una musculatura bastante desarrollada, lo que sugiere que el animal probablemente era un excelente cavador.

La estructura, robustez y proporciones de las manos, junto con la forma aguda de las garras, refuerza la hipótesis de que tenía un estilo de vida estrictamente terrestre en vez de subterráneo o arborícola. No existen análogos vivos con los que poder comparar a *Spinolestes* pero, curiosamente, una peculiar musaraña africana llamada *Scutisorex* (la musaraña acorazada) puede ayudarnos a imaginar cómo serían su estilo de vida y hábitos alimenticios dentro del humedal. La musaraña acorazada vive en pantanales y humedales, y su columna vertebral también está reforzada con unas vértebras lumbares masivas, lo que le proporciona una fuerza extraordinaria para forzar la base de las hojas de palma y localizar larvas e insectos en los bosques pantanosos. Por tanto, igual que la musaraña, *Spinolestes* probablemente deambulaba por el humedal escarbando nerviosamente la capa superficial del suelo, a la vez que abriendo con facilidad la base de las plantas para encontrar presas escondidas que llevarse a la boca.

En definitiva, toda la información que puede extraerse del fósil del *Spinolestes* es equivalente a la que aporta un cadáver que estudiarían los forenses (el CSI) para reconstruir la escena de un crimen. Para la paleontología, del mismo modo y en un futuro cercano, los detalles del esqueleto, de la piel, del pelo y del resto de los tejidos de *Spinolestes* permitirán reconstruir aspectos hasta ahora inimaginables de su vida y del ecosistema donde vivía hace más de 120 millones de años.

# Referencias

- Bell, E. (2008). *Encyclopedia of Forensic Science*. Facts on File Publishing. New York (USA). 402 pp.
- Benoit, J., Manger, P.R. & Rubidae, B.S. (2016). Palaeoneurological clues to the evolution of defining mammalian soft tissue traits. *Scientific Reports* 6, Article number: 25604.
- Briggs, D.E.G., Gupta, N.S. & Cambra-Moo, O. (2016). Molecular preservation. In: Poyato-Ariza, F.J. & Buscalioni, A.D. (eds.), *Las Hoyas: A Cretaceous wetland. A multidisciplinary synthesis after 25 years of research on an exceptional fossil Lagerstätte from Spain*, 216-219. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Briggs, D.E.G., Wilby, P.R.W., Pérez-Moreno, B.P., Sanz, J.L. & Fregenal-Martínez, M. (1997). The mineralization of dinosaur soft tissue in the Lower Cretaceous of Las Hoyas, Spain. *Journal of the Geological Society of London*, 154: 587-588.
- Buscalioni A.D. & Fregenal-Martínez, M.A. (2010). A holistic approach to the palaeoecology of Las Hoyas Konservat-Lagerstätte (La Huérguina Formation, Lower Cretaceous, Iberian Ranges, Spain). *Journal of Iberian Geology*, 36(2): 297-326.
- Buscalioni, A.D. & Poyato-Ariza, F.J. (2016a). Las Hoyas: a unique Cretaceous ecosystem. In: Khosla, A. & Lucas, S.G. (eds.), *Cretaceous Period: Biotic Diversity and Biogeography*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, 71: 51-63.
- Buscalioni, A.D. & Poyato-Ariza, F.J. (2016b). From Taphonomy to Palaeoecology. In: Poyato-Ariza, F.J. & Buscalioni, A.D. (eds.), *Las Hoyas: A Cretaceous wetland. A multidisciplinary synthesis after 25 years of research on an exceptional fossil Lagerstätte from Spain*, 232-237. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Buscalioni, A.D., Poyato-Ariza, F.J., Marugán-Lobón, J., Fregenal-Martínez, M.A., Sanisidro, O., Navalón, G. & de Miguel, C. (2016). The wetland of Las Hoyas. In: Poyato-Ariza, F.J. & Buscalioni, A.D. (eds.), *Las Hoyas: A Cretaceous wetland. A multidisciplinary synthesis after 25 years of research on an exceptional fossil Lagerstätte from Spain*, 238-253. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Chernova, O.F. (2006). Evolutionary aspects of hair polymorphism. *Biology Bulletin* 33, 43-52.
- De Vicente, A. & Martín-Closas, C. (2013). Lower Cretaceous charophytes from the Serranía de Cuenca, Iberian chain: Taxonomy, biostratigraphy and palaeoecology. *Cretaceous Research*, 40: 227-242.
- Fernández-López, S.R. (2000). *Temas de Tafonomía*. Madrid: Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid.
- Fregenal-Martínez, M.A. & Meléndez, N. (2000). The lacustrine fossiliferous deposits of the Las Hoyas Subbasin (Lower Cretaceous, Serranía de Cuenca, Iberian Ranges, Spain). In: Gierlowski-Kordesch, E.H. & Kelts, K.R. (eds.), *Lake basins through space and time*. AAPG Studies on Geology, 46: 303-314.
- Fregenal-Martínez, M.A. & Meléndez, N. (2016). Environmental reconstruction: an historical review. In: Poyato-Ariza, F.J. & Buscalioni, A.D. (eds.), *Las Hoyas: A Cretaceous wetland. A multidisciplinary synthesis after 25 years of research on an exceptional fossil Lagerstätte from Spain*, 14-28. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Fregenal-Martínez, M.A., Meléndez, N., Muñoz-García, M.B., Elez, J. & de la Horra, R. (2017). The stratigraphic record of the Late Jurassic-Early Cretaceous rifting in the Alto Tajo-Serranía de Cuenca region (Iberian Ranges, Spain): genetic and structural evidences for a revision and a new lithostratigraphic proposal. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 30(1): 113-142.
- Gerdes, K.D., Winefield, P., Simmons, M.D. & Oosterhout, Van C. (2010). The influence of basin architecture and eustasy on the evolution of Tethyan Mesozoic and Cenozoic carbonate sequences. *Geological Society London, Special Publications*, 329: 9-41.
- Iniesto, M., Buscalioni, A.D., Guerrero, M.C., Benzerara, K., Moreira, D. & López-Archilla, A.I. (2016). Involvement of microbial mats in early fossilization by decay delay and formation of impressions and replicas of vertebrates and invertebrates. *Scientific Reports*, 6: 25716.



- Iniesto, M., López-Archilla, A.I., Fregenal-Martínez, M.A., Buscalioni, A.D. & Guerrero, M.C. (2013). Involvement of microbial mat in delayed decay: an experimental essay on fish preservation. *Palaios*, 28: 56-66.
- Iniesto, M., Villalba, I., Buscalioni, A.D., Guerrero, M.C. & López-Archilla, A.I. (2017). The effect of microbial mats in the decay of anurans with implications for understanding taphonomic processes in the fossil record. *Scientific Reports*, 7: 45160.
- Luo, Z.-X., Shultz J.A., Eckdale E.G. (2016). Evolution of the Middle and Inner Ears of Mammaliaforms: The Approach to Mammals. En: Clack J.A., Fay, R.R. & Popper A.N. (eds.), *Evolution of the vertebrate ear. Evidence from the fossil record*. Springer Auditory Researcher Vol. 59. Springer-Verlag, Cham (Suiza). 355 pp.
- Manley, G.A. (2012). Evolutionary paths to mammalian cochleae. *Journal of Association of Research on Otolaryngology*, 13: 733-743.
- Martin, T., Marugán-Lobón, J., Vullo, R., Martín-Abad, H., Luo, Z.-X. & Buscalioni, A.D. (2015). A Cretaceous eutriconodont and integument evolution in early mammals. *Nature*, 526: 380-384.
- Martín-Chivelet, J. (coord.), Berasategui, X., Rosales, I., Vilas, L., Vera, J.A., Caus, E., Gräfe, K.U., Mas, R., Puig, C., Segura, M., Robles, S., Floquet, M., Quesada, S., Ruiz-Ortiz, P.A., Fregenal-Martínez, M.A., Salas, R., Arias, C., García, A., Martín-Algarra, A., Meléndez, M.A., Chacón, B., Molina, J.M., Sanz, J.L., Castro, J.M., García-Hernández, M., Carenas, B., García-Hidalgo, J.F., Gil, J. & Ortega, F. (2002). Cretaceous. In: Gibbons, W. & Moreno, T. (eds.), *The geology of Spain*, 255-292. The Geological Society London.
- Montandon S.A., Tzika A.C., Martins A.F., Chopard B., Milinkovitch M.C. (2014). Two waves of anisotropic growth generate enlarged follicles in the spiny mouse. *EvoDevo* 5: 33. doi:10.1186/2041-9139-5-33.
- Orr, P.J., Adler, L.B., Beardmore, S.R., Furrer, H., McNamara, M.E., Peñalver-Mollá, E. & Redelstorff, R. (2016). Stick 'n' peel: Explaining unusual patterns of disarticulation and loss of completeness in fossil vertebrates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 457: 380-388.
- Perry, S.F., Schmitz, A., Andersen, N.A., Wallau, B.R. & Nicol, S. (2000). Descriptive study of the diaphragm and lungs in the short-nosed echidna, *Tachyglossus aculeatus* (Mammalia: Monotremata). *Journal of Morphology*, 243: 247-255.
- Poyato-Ariza, F.J. & Buscalioni, A.D. (eds.) (2016). *Las Hoyas: A Cretaceous wetland. A multidisciplinary synthesis after 25 years of research on an exceptional fossil Lagerstätte from Spain*. München:Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Sanz, J.L., Chamero, B., Chiappe, L.M., Marugán-Lobón, J., O'Connor, J.K., Ortega, F. & Escaso, F. (2016). Aves. En: Poyato-Ariza, F.J. & Buscalioni, A.D. (eds.), *Las Hoyas: A Cretaceous wetland. A multidisciplinary synthesis after 25 years of research on an exceptional fossil Lagerstätte from Spain*, 183-189. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Schudack, U. & Schudack, M. (2009). Ostracod biostratigraphy in the Lower Cretaceous of the Iberian Chain (Eastern Spain). *Journal of Iberian Geology*, 35: 141-168.
- Sopeña, A., & De Vicente, G. (2004). Cordilleras Ibérica y Costero-Catalana. Rasgos Generales. In: Vera, J.A. (ed.), *Geología de España*, 467-470. Madrid: SGE-IGME.
- Sperling, C.C. (2005). *Sperling, C.C. (2005). An Atlas of hair pathology with clinical correlations*. Correlation A CRC Press Company. Boca Raton (FL, USA), 275 pp.
- Teerink, B.J. (1991). *Atlas and Identification key: Hair of West-European mammals*. Cambridge University Press, Cambridge, 236 pp.
- Toombs, H.A. & Rixon, A.E. (1950). The use of acids in the preparation of vertebrate fossils. *Curator*, 2(4): 304-312.

Ultraviolet light photograph of *Spinolestes* Plate B, courtesy of T. Kaye & W. Pittman.

## *Spinolestes*, an exceptional primitive mammal from Las Hoyas

Hugo Martín-Abad, Jesús Marugán-Lobón, Romain Vullo,  
Thomas Martin, Zhe-Xi Luo & Ángela D. Buscalioni

This research group was originally gathered in 2012 with the aim of carrying out an integrated study of the mammal discovered in the Las Hoyas deposit (Cuenca). The group brings together specialists in paleontology and evolution of vertebrates from the Department of Biology of the Autonomous University of Madrid; the Department of Geology, Mineralogy and Paleontology of the University of Bonn, Germany; the The area of Geosciences of the University of Rennes, France; and Department of Biology and Anatomy of the University of Chicago, United States. The study of the fossil mammal which was named *Spinolestes xenarthrosus* was published in the journal *Nature* in October 2015.

### HUGO MARTÍN-ABAD



Dr. Martín Abad graduated in Biology from the Autonomous University of Madrid, where he obtained a PhD in Paleontology (2015). Part of his training as a doctoral researcher was developed at the Royal Tyrrell Museum of Paleontology in Alberta, Canada. He has developed his post-doctoral training between the Autonomous University of Madrid, the Jurassic Museum (Porrentruy, Switzerland), and more recently at the Columbus State University (Georgia, United States). His research focuses on Mesozoic vertebrates, and especially on the paleobiology and paleoecology of fish and their evolution over time in relation to climate changes.

### THOMAS MARTIN



Prof. Martin studied Geology and Paleontology at the Universities of Mainz and Tübingen, in Germany. He graduated in 1987 with a work on Pleistocene Artiodactyls and his Doctoral Thesis dealt with the microstructure of the incisor teeth. Since 1991 he has been a professor at various German Universities and currently teaches Paleontology at the Steinmann Institute at the University of Bonn (Germany). His scientific interest has focused on the Jurassic evolution of mammals and especially on the microstructure, function and morphology of the dentition of Mesozoic mammals.

### JESÚS MARUGÁN-LOBÓN



Dr. Marugán studied Biology in Granada and at the Autonomous University of Madrid, where he later obtained his PhD (2007) with a dissertation focused on the study of macroevolutionary processes and the disparity of archosaurs, using Theoretical Biology and Geometric Morphometry. He carried out post-doctoral work at the University of Manchester and at the Natural History Museum of Los Angeles, in California, an institution to which he remains linked as a Research Associate. He is currently a Lecturer at the Autonomous University of Madrid, with research projects in Spain, France, the United Kingdom, Australia and the United States.

### ZHE-XI LUO



Prof. Luo received his doctorate in 1989 from the Museum of Paleontology at the University of California at Berkeley. He is currently a professor in the Department of Organismal Biology and Anatomy at the University of Chicago. He is a most widely recognized specialist in the study of the origin and evolution of mammals and together with his team works on the mammalian development patterns applied to the study of the adaptations and lifestyles of the Mesozoic mammals. He is currently one of the most active specialists in the study of the fossil record of this group.

### ROMAIN VULLO



Dr. Vullo graduated in Biology at the University of La Rochelle, France. He obtained his master's degree and later defended his doctoral thesis (2005) in Biology, with a specialty in paleontology, at the University of Rennes. For a year and a half he was a post-doctoral researcher at the Autonomous University of Madrid, in the Unit of Paleontology, and currently works at the University of Rennes as a permanent researcher at the CNRS (Géosciences Rennes). His research focuses mainly on the anatomy, systematics, paleobiogeography and evolution of various groups of Mesozoic vertebrates, studying deposits of both micro and macro-fossils. He is especially interested in particular cases of trophic adaptations and cases of parallel evolution, as well as in the evolution of tegumentary structures in vertebrates.

### ÁNGELA D. BUSCALIONI



Prof. Buscalioni studied Biology at the University of Seville (1975-80). She received her PhD in Sciences from the Autonomous University of Madrid in 1986, in the Department of Biology where she has worked ever since as a researcher and Professor of Paleontology. Her scientific activity has focused on the evolution of archosaurs, especially in fossil and modern crocodiles, and has been the director of multiple pioneering Doctoral Theses in Systematics, Morphometrics, Theoretical Morphology, Taphonomy, and Paleoecology. She is the author of several popular books in Paleontology and since 2001 she is Principal Investigator of the Hoyas project, subsidized by the Ministry of Economy and Competitiveness in its R + D excellence program (CGL 2013-42643 P), and by the Board of Castilla-La Mancha.

## INTRODUCTION

In October 2015, the press around the world echoed the discovery of a new fossil mammal of the world famous fossil deposit of Las Hoyas. The missives reported that what was surprising about the fossil was not only that it provided new information about the evolutionary history of mammals, our lineage, but also that it was probably the best preserved mammalian fossil in the history of paleontology (Fig. 1). Baptized *Spinolestes* –the thief with spines– the fossil of this small mammal of the dinosaur era preserved an impressive variety of anatomical features that had never been seen in such an ancient fossil (Fig. 2). For example, it presented the hair and important details of its microscopic structure, as well as structures unknown to science called protospines. But in the fossil the ears were also preserved, intact, and the lungs and the remains of the liver, and even skin cells and follicles from which the hairs emanate to the outside of the skin. All this is so surprising that it seems unreal and, in fact, it defies much of what is known about the phenomenon of fossilization. In this Fundamental! We present *Spinolestes xenarthrosus*, the mammal from Las Hoyas that belongs to an extinct lineage that represents a fundamental phase of the early evolution of mammals more than 120 million years ago.

Page 9 ▶ **Figure 1.** The fossil of *Spinolestes xenarthrosus*, plates A and B.

Page 10 ▶ **Figure 2.** Reconstruction in life of the eutriconodont *Spinolestes xenarthrosus* (by Óscar Sanisidro). *Spinolestes* is unequivocally an eutriconodont since it has teeth (molariforms) with three cusps (1). Note aspects of its physiognomy that are also relevant, such as the mane between the head and the neck (2), and the keratinous structures of the lumbar region (3).

### Brief introduction of the evolution of mammals

The evolutionary history of mammals (Mammalia) is probably one of the best known of all terrestrial vertebrates (Fig. 3), but it also holds important unresolved questions. For example, it is known that the deep origins of mammals date back more than 290 million years, in the period called Permian, from a lineage of extravagant reptiles called *mammaliform synapsids*. These reptiles had a suite of skeletal characteristics that later,

filtered by evolution, are recognizable in the first mammals that emerged later, about 145 million years ago, in the Mesozoic Era. However, in the fossil record the true mammals appear suddenly and, therefore, when characteristic features such as hair or mammary glands appeared for the first time remains an enigma. It is also curious to think that for the collective imagination these first mammals of the Mesozoic continue to be rare organisms, little diverse, small, probably nocturnal and elusive. On the contrary, since the beginning of the current century dozens of new finds of fossils all over the world are radically transforming the scientific vision of this scenario. The mammals in the Mesozoic, for more than 90 million years, were indeed much more diversified than previously thought and, in fact, formed an active part of almost all the ecosystems of the planet along with the dinosaurs. Only three lineages survived to the present: the monotremes, the marsupials and the placentals (called Theria), to which we humans belong (Fig. 3).

Page 11 ▶ **Figure 3.** Simplified diagram of the origin and evolution of mammals. The original scheme is called a cladogram; the nodes of the branches would represent the origin of each of the lineages (e.g. Mammalia, Eutriconodonta and Theria).

Historically, the assumption that mammals were scarce during the Mesozoic is deeply rooted in the fact that their fossil record is poor and fragmentary. Fortunately, the teeth of mammals have always had enamel, a resistant mineral of biological origin that covers the teeth that, in turn, facilitates fossilization. Therefore, most of our knowledge about mammals from such remote times comes from fossilized teeth. Notwithstanding this bias, there are also unique paleontological sites around the world that form the exception, instead of the norm, in which the preservation of the fossils is complete instead of fragmentary. Dozens of new and complete fossils of vertebrates have been unearthed from these exceptional sites, opening a new horizon of research for vertebrate paleontology. These exceptional preservation sites are scientifically named *Konservat-lagerstätte* and have revolutionized the knowledge that we have about the origins of dinosaurs, and indeed, of Mesozoic mammals. Although many of them are in Asia (in Mongolia and northeastern China, in Liaoning province), one of the most important ones is in Europe; it is the Las Hoyas deposit, in the province of Cuenca.

## LAS HOYAS, AN EXCEPTIONAL PALEONTOLOGICAL SITE

Las Hoyas is a famous fossil locality located in the province of Cuenca, about 200 km southeast of Madrid, in Castilla-La Mancha. The discovery of the Las Hoyas deposit was due precisely to the materials that make up the deposit, the limestone slabs. These slabs began to be extracted in the Serranía de Cuenca for their use as covering for buildings. In some of them the first fossils appeared which, thanks to the professionalism of Santiago Prieto, a geologist and teacher from Cuenca, ended in the hands of paleontologists Nieves López and José Luis Sanz. In 1985 the first excavation campaign began, sponsored by the Junta de Castilla-La Mancha and directed by José Luis Sanz. Since then, the site has been studied yearly by a team from the Autonomous University of Madrid and the Complutense University of Madrid, in collaboration with multiple researchers from other national and international institutions (Fig. 4A).

Page 12 ▶ **Figure 4.** (A) View of the quarry called “Pistachio” where the hunchbacked dinosaur *Concavenator* was unearthed. It is one of the areas of the deposit where currently under study, whereby all the information is documented layer by layer. (B) Diagram summarizing the biodiversity of Las Hoyas (modified from Buscalioni & Poyato-Ariza, 2016a).

This fossiliferous locality owes its fame, in part, to a unique association of plants and animals (Poyato-Ariza & Buscalioni, 2016). Las Hoyas fossils appear in finely laminated limestones, sometimes a few millimeters thick, preserved between two plates. At present, the Paleontology Museum of Cuenca houses a collection of approximately 20,000 fossil pieces. Las Hoyas is surprising not only in abundance but also in biodiversity; recent studies estimate about 200 species that belonged to very diverse groups of organisms, including from cyanobacteria and various types of algae, to plants with seeds that include ferns, conifers and angiosperms, and animals such as invertebrates nematodes and flatworms, molluscs, spiders, millipedes, various crustaceans such as ostracods, decapods, as well as an exceptional number of insects and vertebrates (Fig. 4B). That is, almost a complete ecosystem is actually recorded. The charophytes (a group of green algae) and the ostracods (a group of small crustaceans with two valves) are the guiding organisms that have allowed to determine the age of this deposit in 126–129 million years, corresponding to the Upper Barremian (Schudack & Schudack, 2009; De Vicente & Martín-Closas, 2013), one of the first stages of the Lower Cretaceous.

One of the values of the paleontological record of Las Hoyas is that it is allowing to reconstruct and to understand, an important biotic revolution that took place in the ancient past. In effect, the groups of animals and plants present at Las Hoyas are the characters of a key evolutionary event in the history of life that took place in the Mesozoic and has informally been called the *Terrestrial Revolution of the Cretaceous*. This critical moment of life involved the angiosperm plants, a suite of important groups of insects, the rise of teleost fishes, and affected particular lizards, the turtles, the crocodiles and it is also the moment when avian dinosaurs grew into birds (Fig. 5). Many groups of plants and animals that formed the typical Mesozoic biota were progressively replaced by other groups that gave rise to our modern biota. Many of the Las Hoyas species are relevant to understand, in addition, the evolutionary history of their own groups of plants or animals. Among these species are the primitive birds *Iberomesornis romerali*, *Concornis lacustris* and *Eoalulavis hoyasi* (Sanz *et al.*, 2016), which have been valuable in understanding the rise of dinosaur flight. But perhaps the most important discovery made so far is the fossil of the small mammal eutriconodont *Spinolestes xenarthrosus* (Martin *et al.*, 2015, Figs. 1 and 2, *The preparation of the fossil*), who is starring this volume.

Page 13 ▶ **Figure 5.** Examples of fossils from Las Hoyas. (A) Aquatic bug of the family of the Belostomids (*Iberonepa romerali*, scale 10 mm). (B) Teleost fish showing the outline of the body and with content in its abdomen; 5 mm scale. (C) Fish of the Order of the Amiiformes called *Hispanamia newbreyi* (MCCMLH 9645a, scale 50 mm). (D) Mollusc bivalve of the family Unionoidea: *Unio cf. turgidulus* (MCCMLH 28321, scale 10 mm). (E) Wing of a primitive dragonfly, family of Aeschniidae: *Angloaeschnidium montreuili* (MCCMLH 036R, scale 5 mm). (F) Primitive aquatic angiosperm, *Montsechiavidalii* (MCCMLH 26463a, scale 10 mm). (G) Extinct amphibian from the family of Albanerpetonids (MCCMLH 6020, scale 5 mm). (H) Angiosperm *Iterophyllum lobatum* (MCCMLH 26740b, scale 5 mm). (I) Flying insect of the order of the Neuroptera (MCCMLH 18585, scale 10 mm). (J) Frog of the family Xenouranpipimorphs, *Gracilibatrachus avallei* (MCCMLH 21171b, scale 20 mm). (K) Wings of the primitive Enantiornithine bird *Eoalulavis hoyasi* (MCCMLH 13500, scale 20 mm). Modified from Buscalioni & Poyato-Ariza, 2016a, 2016b.

## The preparation of the fossil

The plate where the fossil of *Spinolestes* almost complete, that is, all its fragments fit in place except for the bones of the arm (which were disarticulated from the body). In spite of this, a first mechanical preparation was essential to uncover the planes where the fossil was split into two when opening for the first time the slab that contained it. The biologist and fossil preparatory Mercedes Llandres carried out this first treatment in the Cuenca's Museum of Science (Fig. a). The fossil is preserved in two plates: the lower plate corresponding to the base was named Plate B, while the upper plate corresponding to the 'roof' of the layer was named Plate A. When the fossils of vertebrates of Las Hoyas preserve soft tissues, and at the same time their skeletons contain information of great evolutionary relevance, it is important to decide which plate is prepared and which remains without any treatment, in order to be observed with diverse techniques that yield more information. Any type of preparation, even the gluing of parts or tiny acid baths, can alter important aspects for studies related to preservation (Briggs *et al.*, 1997). This was a difficult choice in *Spinolestes* because the plate chosen for the analyses (Plate B) was also the one that contained important information about the dorsal view of the skull. However, it was obvious that after the preparation the bones in Plate A would show more details and features of the anatomy would be easier to see.

Notwithstanding this, the technician in restoration Olaf Dülfer, from the Department of Geology, Mineralogy and Paleontology of the University of Bonn (Germany), took a mold of latex was taken out of Plate A; this mold allows replicating the fossil as many times as one wants. Likewise, replicas of the teeth by transfer into a plastic resin made were also made in order to preserve all the details of the teeth before the preparation. For its inclusion in the resin, the choice was the lightest which also had the lowest degree of expansion possible, plus being clean, namely, that it did not acquire darker coloration as it gets old. The epoxy resin used for fossils from the Eocene site of Messel (Germany) was selected, because these fossils also preserve tegument as the fossil of Las Hoyas. The transferring technique has already been successfully tested in some fossils of Las Hoyas, for example, in the dinosaur *Pelecanimimus polyodon* which is exposed in the Palaeontology Museum of Castilla-La Mancha in Cuenca. With this procedure (Toombs & Rixon, 1950), the rock that includes the fossil is eliminated without altering the tissues (Fig. b). The result allows seeing of the skeleton on both sides thanks to the transparency of the resin.

Page 14 ▶ **Figure a.** Two phases of initial preparation of the *Spinolestes* project in the Museum of the Sciences of Castilla-La Mancha (Cuenca). (A) Mercedes Llandres, (B) Olaf Dülfer.

Page 15 ▶ **Figure b.** Plate A after being transferred to a semi-transparent epoxy resin.

## Landscape and environment where *Spinolestes* lived

Towards the Barremian, 126 million years ago, in the Lower Cretaceous, the Iberian Peninsula was part of a chain of islands in a primitive sea known as the Tethys (Fig. 6). Unlike today, its location was very close to the Equator, which gave it a semi-arid and humid climate, with a marked seasonality. The ecosystem of Las Hoyas was inside one of these islands, isolated from the sea. That is why the rocks that constitute the current deposit are finely laminated limestones (Fig. 7; Fregenal-Martínez *et al.*, 2017). The detailed geological analysis of the limestones of Las Hoyas allows interpreting that 126 million years ago this area was a wetland with lots of ponds and small lakes interconnected by channels and flooded plains, in a flat landscape (Fig. 8; Fregenal-Martínez & Meléndez, 2000; Buscalioni & Fregenal-Martínez, 2010; Fregenal-Martínez *et al.*, 2017). In fact, Las Hoyas represents the first known paleoecosystem that would be comparable to a current wetland like that of the Florida Everglades, and this, therefore, makes it also a window to reconstruct the evolution of this type of ecosystems (Buscalioni & Poyato-Ariza, 2016b).

Page 16 ▶ **Figure 6.** (A) Map of the Iberian Peninsula (Iberian Massif and Macizo del Ebro) 126 million years ago, in the Berriasian-Aptian (modified by Gerdes *et al.*, 2010). The position of Las Hoyas is indicated by a circle. (B) Simplified geographic and geological map of the southwestern domain of the Iberian Range showing the position of Las Hoyas (modified by Sopeña & de Vicente, 2004). (C) Simplified map of the Iberian Peninsula showing the current position of the southern area of the Iberian Basin (modified by Martín-Chivelet *et al.*, 2002).

Page 17 ▶ **Figure 7.** Stratigraphic column of the La Huérguina Formation, formed mainly by limestone rocks (according to Fregenal-Martínez *et al.*, 2017). The position of the Las Hoyas deposit has been indicated in an area corresponding to the finely laminated limestones.

Page 18 ▶ **Figure 8.** Artistic reconstruction of the landscape of Las Hoyas, by Óscar Sanisidro, and based on photographic examples of the current Everglades of the Florida Peninsula, in the USA (modified fragment of Buscalioni *et al.*, 2016).

## The exceptional preservation of the Las Hoyas deposit

Las Hoyas was part of a subtropical wetland ecosystem marked by two seasons, one drier and another much more humid, that adjusted the amount of water that would be in the system during the annual seasons and /or the multi-year periods. When water was a limiting factor, the wetland was colonized by microbial mats, a kind of biological mats made by millions of bacteria that would grow submerged in water (Fig. 9). These mats have also been registered as fossils in Las Hoyas (Fregenal-Martínez & Meléndez, 2016) and in certain exceptional fossils (Briggs *et al.*, 2016). Most of the Las Hoyas fossils were formed in the driest periods, when the mats were growing. Bacterial mats are the key to understanding why Las Hoyas fossils were conserved so exceptionally (Iniesto *et al.*, 2016, 2017).

Page

18

**Figure 9.** Photograph of a piece of microbial mat taken from the Laguna Salada de Chiprana (Zaragoza) that was used in decomposition experiments in the laboratory at the Autonomous University of Madrid. This experiment aimed at understanding how these bacteria intervene in the first steps of fossilization. In the image three layers can be differentiated: the green layer has oxygen and is mainly composed of cyanobacteria; the pink and black layers are oxygen-free (anoxic) layers and are made up of bacteria that do not need oxygen to breathe (e.g., purple sulfur and sulfate reductive or methanogenic bacteria). The overlapping plots show the oscillation of pH values, oxygen concentration (DO) and hydrogen sulfide (H<sub>2</sub>S) between the different layers. These changes in conditions are those that favor the processes of preservation of organic remains as they are progressively buried in the mat. On the right side, two frogs are shown after 120 days of experiment to show the difference in the degree of integrity of the frog buried in the mat (above) compared to that of the control sample, which was never included in the mat (below).

The mechanisms involved in the preservation by microbial mats are complex and are being studied experimentally in the Las Hoyas research project, using tanks with mats grown in the laboratory and incorporating organic remains such as fragments of plants, as well as a variety of animals (Gastropods, insects and small vertebrates). In the latter, the corpses are deposited on the surface of the mat and then covered by cyanobacteria,

which formed a kind of sarcophagus that must act as an insulating and protective layer. It is fascinating to see how the special microenvironmental conditions of these microbial communities control the decomposition of the dead organism (Fig. 9), preventing disarticulation, facilitating its mineralization and bringing the corpse to final conditions and lacking oxygen completely. The sarcophagus that is generated (and that is formed by a mucilaginous substance rich in calcium) is able to serve as a mould, copying in detail delicate parts such as hairs or wings of insects; the bacteria, in turn, are capable of replicate tissue at the cellular level. That is, it is through this process that the soft tissues of the organisms, as well as the microscopic details of many tissues (for example, the shape of the cells), are preserved as fossils.

Knowing this we can argue that what is recorded by the fossils of Las Hoyas were not transported from other places by the water, nor they were dismantled exposed for long periods on the surface, or even rotting in the stagnant waters. In effect, the organisms that gave rise to these fossils lived, died and fossilized where we find them today. Las Hoyas contains, in turn, almost direct information from an ecosystem 126 million years ago.

## THE MAMMAL OF THE LAS HOYAS WETLAND

### Who was *Spinolestes*?

Some fossils of Las Hoyas that have been important since the time of their discovery have a unique number in the collection of the Museum of Paleontology. The first mammal, *Spinolestes xenarthrosus*, is MCCMLH 30000. It is a small animal, about 14 or 15 cm long that weighed around 50-70 grams (Figs. 1 and 2). Its physiognomy was similar to that of a modern mouse, but with the head, the snout and the legs much more robust, with a crest that crossed its body starting from a mane somehow shorter than that of a lion. Its fur was very similar to that of rabbits or mice, and thanks to its magnificent preservation, we even know that its belly was the softest part of the body, since it was covered with much finer hair (*The hair of mammals*). The muzzle has been reconstructed with whiskers (vibrissae) since it is highly probable that it had them, although in the fossil there is no evidence, not even traces, of this type of sensory hairs. Interestingly, a good number of hairs are deteriorated (Fig. 10A) in a way which seems more typical of

skin diseases caused by fungi such as ringworm, which suggests that the animal may have been sick before death, although it is also possible that the fungus could have attacked the corpse before it was buried. Many other hairs are perfectly well preserved (Fig. 10B).

Page

19

► **Figure 10.** Light microscopy images of hairs and protofins. In (A) note that at the base of each hair there is a bulged area corresponding to the bulb. In addition, the hairs are short and appear broken at the tip, much like when hair is attacked by fungi. In the photo it is also possible to see that the interior (the medulla) of several hairs is in the form of a ladder. In (B) zoom-in of several hairs to show greater detail. (C) Example of the protofins (black arrows), corresponding to the small tubes arranged almost in parallel with each other. There is a loose rod with which the protofins are constructed (red arrow).

The excellent degree of preservation of the skeleton in the fossil allows to determine at first glance that it is a very specific type of primitive mammal; an Eutriconodont (“eu” = true, “tri” = three, “cone” = cusps and “dont” = teeth; Fig. 2), that is, a mammal with true three-cusped teeth. The Eutriconodont mammals are extinct but they were very common during the Mesozoic (Fig. 3). The lineage of the eutriconodonts arose relatively late in this era, at the beginning of the Jurassic (in the period that geologists call Toarcian, approximately 180 million years ago), and included a suite of exceptionally diversified animals. For example, there were predatory triconodonts as startling as *Repenomamus*, a large animal found in China that fed on dinosaurs, or flying triconodonts such as *Volaticotherium*, which were able to deploy a wide membrane in the form of a sail between their legs to glide from tree to tree. Within the lineage of the Eutriconodonts, scientists place *Spinolestes* within a subgroup called Gobiconodontidae, whose fossils were first found in the Gobi Desert (hence the name), in Mongolia, and by the shape of its teeth we know that they were mainly insectivores, that is, they fed on insects, although some could have been carnivores or scavengers. It is very important to take into account that the Eutriconodonts were not direct ancestors of the modern mammalian groups, nor of the marsupials nor of the placentals and, in fact, they disappeared near the end of the Cretaceous, in an age called Campanian, around 70 millions of years ago, just before the great extinction that wiped out non-avian dinosaurs.

## The hair of mammals

Less than two decades ago, fossils discovered in the Chinese province of Liaoning (north of Beijing) showed the world that the mammals of the Lower Cretaceous, more than 120 million years ago, were very similar to that of the animals of today. In fact, this was expected, since hair is a unique feature of mammals (Fig. a). *Spinolestes*, however, brings a unique detail to the knowledge of the evolution of this phenomenon: 126 million years ago, and as in modern forms, the animal's coat was made up of different types of hair, each of them distributed in a concrete way across the body (Chernova, 2006). The hairs emanate from the inside of small pits of skin called follicles (Fig. 12B), often related to other cavities associated with glands responsible for producing the greasy substance that protects the hair. There are three main types of hair according to their shape and size: the most visible and thick hairs, called primary; others are finer, often below; and a type of intermediate hairs, with characteristics between the two preceding types. Sometimes the largest primary hairs (also called “guard hairs”) can be grouped into larger, hollow structures called spines, which generally have a defensive function. A fourth type of hair is the whiskers or vibrissae (Fig. a), usually long, straight and rigid, and whose bases are very innervated and are very sensitive to touch, providing the animal with information about its environment. The origin of the vibrissae has been documented in mammalian reptiles more than 250 million years ago, in the Permian (Benoit *et al.*, 2016). Although a hair looks like a simple structure, actually at the microscopic level it is complex, with at least three differentiable layers (Fig. b). The outermost layer covers the hair and is called cuticle. Inside there is a wall, the cortex, which occupies most of the hair and serves as a support, and finally a central core or medulla. The scales on the outside of the hair, the cuticle, may have different patterns depending on the type of hair and the animal species in question. Likewise, the morphology of the medulla can be organized in different ways depending on the species and, sometimes, according to its ecology (Teerink, 1991). For example, humans have the cuticle imbricated as if they were tiles and the marrow is always simple, without differentiation (Bell, 2008), while in cats the cuticle is spiny and the marrow is interrupted, much like in *Spinolestes*.

Page

20

► **Figure a.** Example of hair types of the fur of a modern mammal (a cat).

Page

21

► **Figure b.** Outline of the microscopic structure of a typical hair with its three layers, the outermost (the cuticle), the intermediate (the cortex) and the internal (the medulla).



## The name of *Spinolestes xenarthrosus*

No fossil mammal known to date had spines, so it is unknown when these structures appeared for the first time in the evolutionary history of these organisms. In fact, all that is currently known about spines is from the interpretation of the complex embryonic mechanism that generates them in modern mammals such as porcupines or echidnas. Therefore, one question that can probably intrigue the reader is why *Spinolestes* received such a figurative name, if in fact it does not have spines. The truth is that it does, but they are quite special and invisible to the naked eye.

The name of *Spinolestes* is actually a nod to some strange and very small tubular structures called “protospines” that the fossil has in its back and that until the discovery of *Spinolestes* were unknown (Fig. 10C). These small tubes –or tubules, as the microscopic tubes are scientifically called– are formed by rods stuck together, enclosing a small channel. This organization is very similar to that of a real spine, so in reality they look like very small, yet non-thornspikes. Being the first evidence in the fossil record of this type of structures, so similar to spines, it was decided to call them protospines; the prefix “proto” is used in the formation of names and adjectives with the sense of “first” and, therefore, what is implied by the name is that this type of structures could represent a first evolutionary step in the origin of the real spines of mammals. On the other hand, the term *lestes* is used as a convention in the study of Mesozoic mammals; as soon as a specialist reads it, she or he does not think of a thief, which is what it means in Latin, but immediately knows that it is a Mesozoic mammal.

## Other curiosities and enigmas of the protospines

Curiously, in *Spinolestes* dozens of protospines and its loose rods are found forming very tangled structures embedded in a denser and more opaque matter near the animal’s hip (Fig. 2). The fact that these enigmatic structures are embedded in the skin suggests that they could have had a large amount of keratin, a protein that constitutes most of the structures we see in mammals, such as horns, hairs, hooves, nails, etc. In fact, this high density suggests that, in addition, they probably were hardened (what is known in the scientific literature as cornification). The function of these structures, however, remains a mystery, although it would not be strange that they could

have been ornamental structures, decoration linked to the identity of the species, namely, for individuals of the same species to recognize each other or, more likely, that it was a sexual feature, associated with differentiating males from females. Interestingly, a group of living mice called *Acomys*, related to gerbils, have in the same region of the back a patch of hardened primary (“spiny”) hairs, probably intended to deter predators. Although the protospines of *Spinolestes* are much smaller and structurally distinct from those of *Acomys* (Montadon *et al.*, 2014), their hardened groupings are located in the same region of the back, so it could also be argued that they had a defensive function similar to that of the hardened hairs of *Acomys*.

On the other hand, the species to which the Las Hoyas mammal belongs to is *Spinolestes xenarthrosus*, and this very complex name refers to another unusual characteristic, in this case of its skeleton: a very rare reinforcement of the spine (Fig. 11). ) that today is only known in sloths, armadillos and anteaters. In armadillos, for example, this vertebral reinforcement is associated with strengthening the spine in the lower back, which helps it to dig effectively for prey. This peculiar anatomy of the spine is scientifically called *xenarthry*, a name that literally indicates that the reinforcement of the spine is through additional and unusual joints along the vertebrae (the anatomists call the joints *arthroses*, and ‘xeno’ means unusual). Indeed, the lineage of armadillos, sloths and anteaters is called Xenarthra because they possess this type of additional reinforcement of the spine, and for the same reason –even if it has nothing to do with the armadillos or their lineage– *Spinolestes* was given the specific name of *xenarthrosus*.

Page  
22

**Figure 11.** Vertebral strengthening of the spinal column in the lumbar region of *Spinolestes*. The black arrow points at a normal joint. The red arrow points at the extra joint that configures the xenarthry.

## THE EXCEPTIONAL PRESERVATION OF THE FOSSIL OF SPINOLESTES

The fossil of *Spinolestes* is unique because, in addition to the skeleton, it preserves details of the animal’s soft anatomy (*Analysis and study techniques*). To the naked eye, these tissues and anatomical structures are especially visible when the specimen has been processed with ultraviolet light (page 33). What is most evident in the fossil is the outline of the skin of the body and even of its head and its ears. In the case of the auditory

pavilion, the ear, it is important to point out that part of the skeletal sensory system has also been preserved, that is, the small bones that make up the auditory apparatus have also been preserved. It is also surprising that the respiratory system –the lung– has preserved the arrangement of the branchial tree, its branches and the endings of the bronchioles in small alveolar sacs. Even the digestive system has been preserved in part, because the outline of the liver is recognized as a reddish spot due to the amount of iron in this tissue filled with blood.

### Analysis and study techniques

During the preparation process the original fossil is altered. Therefore, it is always necessary to document each phase that involves any change, both with drawings and with photographs of the specimen. There is also a set of photographs that show the final state of the fossil for use in exhibitions, museums, press, etc. The final photographs of *Spinolestes* were taken by specialized photographers, such as José Antonio Gracia and G. Oleschinski. The drawings before the clear camera were made by A. D. Buscalioni and H. Martín-Abad, while the final illustrations were made by D. Kranz, from the Department of Geology, Mineralogy and Paleontology of the University of Bonn (Fig. a). Finally, the reconstruction of *Spinolestes xenarthrosus* in life was carried out by the paleoartist and paleontologist Dr. Óscar Sanisidro (Fig. 2) according to the paleobiological information which was being provided by the research team.

One of the most unknown aspects of how research is performed in paleontology refers to the advanced types of analytical techniques which are used to extract information from the fossils. Until very recently, and without them, such information was indeed unimaginable and unattainable. In fact, these new techniques and their accessibility have evolved vertiginously in the last decade and therefore, have become routine tools, revolutionizing the knowledge of the composition and detailed morphology of fossils whose preservation is exceptional. Among them stands the scanning electron microscopy (SEM) which for *Spinolestes* was carried out in the National Museum of Natural Sciences of the CSIC, in Madrid, and the Institute of Materials Science of the CSIC, also in Madrid. This device was essential to

unveil all the details of the skin and the hair that have been so important for understanding the importance of this fossil.

More recently, *Spinolestes* has been put under a revolutionary new photography methodology called Ultraviolet Light Scanner by Laser Stimulated Fluorescence, which works at scales just below the visible wavelength; it is called almost-ultraviolet. This wavelength is absorbed by most of the solid substances and, therefore, they glow in the dark, allowing to see details with the naked eye that were previously impossible to distinguish. In *Spinolestes* the images were obtained according to the protocol used by Tom Kaye of the Foundation for the Scientific Advancement of Arizona (USA) and produces impressive photographs.

Page  
24 ▶ **Figure a.** Illustration of the holotype of *Spinolestes*.

### The skin and hair

*Spinolestes* is not the first fossil of a mammal with visible fur, but it is the very first one that has preserved true details of the hair and, therefore, in which it is possible to distinguish the different types of hair from the different parts of the body, thicker or finer, as it typically happens in any current mammal such as dogs, cats, rabbits or mice, and even ourselves. In addition to showing unprecedented structures such as protospines, the fossil of *Spinolestes* hides other surprising details about the structure of skin and hair that are also identical to those of current mammals (Box 2), although logically, they can only be revealed through powerful microscopes. What is truly amazing is that it is a fossil, more than 126 million years old.

Through the microscope, at more than 200x magnifications, the cells that cover the skin of *Spinolestes* are clearly visible (Fig. 12A) and even how the hairs came out of the skin through follicles in groups of three or more (Fig. 12B). This is an important scientific finding, because the specialists in mammals thought that in a primitive mammal the follicles would be simple, namely, that only one hair would come out per follicle instead of several different ones. Through the scanning electron microscope, it can also be observed that the medullar structure of some of *Spinolestes* hairs have the

form of a staircase (Fig. 12C), such as that of cats, and that the cuticles of primary and secondary hairs were different from each other, as in most of the species of today. In fact, while in the primary hairs the cuticle is formed by oval scales imbricated with each other, that of the secondary hairs of *Spinolestes* show a crown with serrated edges (Fig. 12D). Importantly, all these characteristics of the hair have an enormous descriptive value for biologists, since they are typical of the species (Teerink, 1991) and sometimes they also allow interpreting the environment or environments in which the animal lived, as well as to elucidate aspects as important as its health condition. For example, in the fossil of *Spinolestes* a good number of hairs present aspects of deterioration that are more typical of diseases of the skin caused by fungi such as ringworm that of alterations of the aquatic environment (Sperling, 2005, Figs. 10A, 10B).

Page

25

► **Figure 12.** Scanning electron microscopy (SEM) images of the skin and hairs of *Spinolestes*. (A) Portion of skin. Notice the hexagons which correspond to cells of the epidermis. (B) Several hairs of different sizes emanating from a single follicle (the large one is primary; medium, secondary; and small, tertiary). The color is artistic. (C) View of the interior of a hair; the pattern that looks as a ladder corresponds to the medulla. (D) View of a relatively small hair in which the cuticle has been preserved, clearly showing a serrated or “crown” pattern.

### The auditory pavilion (ears)

The ear, which is cartilaginous in nature, is preserved as an orange film with a thickened margin (Fig. 2). Analogous to modern mammals, the hair of the mane of the neck is located below the auditory pinna. Possibly even the little bones of the middle ear have been preserved in association and next to the external auditory pavilion. Hearing is a very important functional adaptation of mammals (Manley, 2012) and the auditory pavilion, the ear, is a universal characteristic of most existing mammals, being absent only in monotremes and in many marine mammals. In fact, it is assumed that the monotremes detect with less precision the directionality of the sound source than the rest of mammals because they do not have ears. Pinna –the scientific name given to the ear– has a wide surface that acts like a funnel which literally allows redirecting the sound of

the environment. Although several fossil mammals preserve the hair's contour, none of them had preserved the ear. Interestingly, the only reconstruction available was that of the Jurassic mammal *Castorocauda* which was based on modern models and is now considered inaccurate (Luo *et al.*, 2016). *Spinolestes* is indeed the oldest known case in which the auditory pavilion has been well preserved, which allows us to suppose that the ear is a functional structure that probably evolved after division with the monotremes (Fig. 3), which lack them.

### The interior of the animal: the lungs and the liver are also preserved

In the fossil of *Spinolestes*, two body cavities related to two vital organs can be distinguished: the lungs and the liver (Fig. 13). The pleural cavity, which contains the lungs, and the abdominal cavity, are divided by the diaphragmatic muscle. In the specimen, the space of the diaphragm is well delimited and its position coincides perfectly with that of current mammals. The diaphragm would begin ventrally in a medial sternal plate and reach the posterior thoracic vertebra. The pleural cavity of *Spinolestes* can be reconstructed in the fossil following the outline of dark brown spots that contain, in some points, isolated fragments of the pulmonary bronchioles (Figs. 13 and 14). This cavity is filled by a sheet of the matrix that includes the bronchial tree in its natural position, so that the branched pattern of the bronchioles that would be part of the pulmonary lobes can be described. The smaller terminal branches are clearly observable under the optical microscope, even enabling the measurement of the terminal bronchioles and the alveolar sacs (Fig. 14). These elements in life are constituted by elastic fibres and in the fossil they have been preserved three-dimensionally, which suggests that they must have been preserved by a process called permineralization. The process of permineralization is a geological alteration that takes place in the formation of fossils and consists in the filling of tissues by mineral substances (Fernández-López, 2000).

Page

26

► **Figure 13.** Inside the thorax, bodily cavities that can be seen in the *Spinolestes* fossil, thanks to which the outline of the liver has been preserved as a red spot inside the abdominal cavity (Abd, yellow line) and the outline of the lungs in the pleural cavity (Ple, purple line). Photograph modified from an image obtained with UV laser, courtesy of T. Kaye & M. Pittman.

**Figure 14.** Detail photographs of the lungs of *Spinolestes*. (A) General view of fragments of the bronchioles within the thoracic cavity and between the ribs. (B) and (C) zoomed-in views of the pleural cavity. In (C) the terminals of the bronchioles have been drawn in color and the alveolar sacs intensified. Note that the pattern of the bronchial tree can be recognized. (D) Detail of terminal bronchioles and alveolar sacs. (E) Example of parts of the last branch of a bronchial tree of the lungs of the monotreme mammal *Tachiglossus aculeatus* (the short-faced echidna; modified from Perry *et al.*, 2000). *Tachiglossus* is an animal about 40 cm long from head to tail; compare the size of its terminal branches with those of *Spinolestes*, which are much smaller.

The liver has been preserved as an amorphous spot of intense red colour, especially when observed under ultraviolet light. This spot is located on the inner side of the left ribs, so that the ribs on the right side are placed on top (Fig. 13). The boundary between the lung and the tissues of the liver inside the rib cage would correspond to the diaphragm, a muscular structure that is intimately related to the respiratory system, since it facilitates the entry and exit of air from the lungs. In mammalian evolution, this function is inseparable from the enhancement of locomotion—the way of walking—that is, the coordination of air circulation, breathing, and the ability to walk or run. Therefore, although the diaphragm has not been preserved, its presence can be assured, thus confirming that this characteristic structure was already functional in Mesozoic mammals.

## THE FOSILIZATION OF SPINOLESTES

After dying, the body of the animal probably fell on the sediment. Perhaps the animal had already suffered post-mortem alteration (*rigor*, or *livor mortis*); one of the plausible hypotheses is that the animal drowned, and when the animal fell it did so on its left side (Fig. 15A). The posture of the animal that we see in the fossil is practically the same as it was when it fell: slightly contracted with the curved back, perhaps due to the type of articulation of its peculiar reinforcement of the spine (xenarthry), and initially it would have the skull in lateral position and its complete four limbs (Fig. 15A).

**Figure 15.** Diagram of the decomposition phases of *Spinolestes*. (A) First stages with the position of the specimen as it fell to the soil, where it then became fixed to the ground, or stuck. (B) Swelling

phase with gas and fluid outflow, followed by skin breakage in the abdomen and the neck. The diagram shows the partial disarticulation of the posterior ribs on the right side, as well as the displacement of the skull and vertebrae of the neck. A broken line represents the displacement of the bones of the left forearm (ulna and radius) and the leg (tibia and fibula).

**First phase:** The corpse could have gotten stuck to the substrate almost immediately. This substrate could have been a microbial mat, although we could not rule out that it fell on a puddled soil of humus. Getting stuck to the soil is something that usually happens when a corpse comes into contact with the surface of microbial mats (Iniesto *et al.*, 2013; Orr *et al.*, 2016). In fact, we know that it was stuck because the outline of the body is literally drawn in all its continuity over the sediment: the outline of its tail, the back, the neck and the head can be distinguished, in addition to the left ear, which is fully extended and in its anatomical position. In addition, the body contour continues through the legs and the belly. This type of preservation is not unusual in vertebrate fossils and has been called “sticking and peeling” (Orr *et al.*, 2016).

**Second stage:** After falling and sticking to the substrate, the skeleton of *Spinolestes* fossil reveals that the corpse suffered a phase called “body swelling”, in which gases are produced and accumulated due to decomposition inside the body. It is during this phase that, due to the gases, the back of the swollen abdomen bursts, disarticulating a series of ribs on the right side that were pulled down, but remain in articulation, over the back of the animal (Fig. 15B). In this same phase, the disarticulation of the cervical vertebrae must also have taken place, with the tearing of the skin of the neck that appears to have happened at its ventral margin. This process of disarticulation of the neck with rupture has also been observed in laboratory experiments with corpses of rodents in an aqueous medium. The skin of the neck and abdomen are torn in the specimen and the liquids of decomposition form halos in some parts of the body. We have experimentally verified that the abdomen of fishes that were deposited on the surface of microbial mats can burst before the corpse has been covered by the growth of the cyanobacteria, breaking the continuity of the lower contour (Iniesto *et al.*, 2013).

**Third phase:** Disarticulation very possibly happened when the animal was already partially submerged, given that the limbs of the right side remain covered with skin, especially the hind limb. When the skin of the abdomen and neck was torn at the second phase, the bones of the forearm and the calf were displaced from the skeleton by a small current. Both the disarticulated skull and the vertebrae of the neck slid along the surface by a slight current, which facilitated that the skull flipped upside-down, exposing itself in ventral view. This flow must have been very tenuous since it only slightly pushed the skull until it stopped when encountering the hind limbs (Fig. 15B). All this process of decomposition of the corpse must have happened in a very short time (perhaps in a couple of weeks) before the animal was buried in the successive layers of the microbial mat. It is very probable that the tearing of the contour of the body during the phase of swelling by gases, allowed the entrance of more fluids and bacteria inside the organism, favouring the preservation of the soft tissues. This would also explain why the bronchial tree has been preserved.

**Final phases:** Control experiments carried out with microbial mats have shown that the corpses swollen in these mats take years (more than five) to become compact and to lose both the integrity of the soft tissues and the volume of the corporal cavities. When this happens, the fossilization phase is called skeletonization. The degree of skeletonization is not complete in *Spinolestes*. One last interesting consideration on the fossil of *Spinolestes* and its preservation is that, as in other exceptional fossils from Las Hoyas, the entire fossil is phosphatized, that is, the entire surface is very rich in calcium phosphate, which is also due to the activity of the bacteria (Briggs *et al.*, 1997, 2016).

## ROAMING THE WETLAND. THE LIFESTYLE OF *SPINOLESTES*

Although *Spinolestes* lived in a wetland, in its anatomy there are no signs of diving or swimming skills, suggesting that it must have lived

only on land. The morphology of its teeth clearly indicates that this small triconodont mammal predominately fed on insects that, in fact, abounded in the wetland, but probably was also able to eat other types of prey, such as worms and larvae, and perhaps even small amphibians and lizards, some of which were also relatively small in the Las Hoyas wetland. With such sharp cusps, its teeth were perfectly suited to pierce and cut insect skeletons, which was accompanied by robust jaws undoubtedly powerful enough to bite this type of food resource (Fig. 2). In addition to having a simpler form than that of current mammals, another curiosity of the teeth of *Spinolestes* is that they were replaced throughout its entire life.

Apart from its characteristic reinforcement of the spine, which surely helped *Spinolestes* to dig in search of prey, its forelimbs were quite robust, with a fairly developed musculature, suggesting that the animal was probably an excellent digger. The structure, robustness and proportions of the hands, together with the sharp claws, reinforces the hypothesis that it had a strictly terrestrial, rather than subterranean or arboreal, lifestyle. There are no living analogues with which to compare *Spinolestes* but, interestingly, a peculiar African shrew named *Scutisorex* (the armored shrew) can help us imagine what its lifestyle and eating habits would have been like in the wetland. The armored shrew lives in swamps and wetlands and its spine is also reinforced with massive lumbar vertebrae, which gives it extraordinary strength to force the base of the palm leaves and locate larvae and insects in swamp forests. Like the shrew, *Spinolestes* probably nervously wandered through the wetland scraping the surface layer of the floor, while easily opening the base of the plants to find hidden prey to put in its mouth.

In short, all the information that can be extracted from the fossil *Spinolestes*, is equivalent to that provided by a corpse that would study forensics (the CSI) to reconstruct the scene of a crime. For paleontology, in the near future, the details of the skeleton, the skin, the hair and the rest of the *Spinolestes*' tissues will allow to reconstruct hitherto unimaginable aspects of its life and of the ecosystem where he roamed more than 120 million years ago.

# Índice

Fotografía de la Cata “Botánicos”, tomada en la campaña de excavación de 2015. En la imagen se distinguen los niveles formados por las finas calizas laminadas donde aparecen los fósiles.

|                                                                                 |           |
|---------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>INTRODUCCIÓN</b> .....                                                       | Página 9  |
| Breve historia de la evolución de los mamíferos.....                            | Página 11 |
| <b>LAS HOYAS, UN YACIMIENTO PALEONTOLÓGICO EXCEPCIONAL</b> .....                | Página 13 |
| Paisaje y ambiente donde vivía <i>Spinolestes</i> .....                         | Página 16 |
| La preservación excepcional del yacimiento de Las Hoyas.....                    | Página 17 |
| <b>EL MAMÍFERO DEL HUMEDAL DE LAS HOYAS</b> .....                               | Página 19 |
| ¿Quién era <i>Spinolestes</i> ?.....                                            | Página 19 |
| El nombre de <i>Spinolestes xenarthrosus</i> .....                              | Página 22 |
| Otras curiosidades y enigmas de las protoespinas.....                           | Página 22 |
| <b>LA PRESERVACIÓN EXCEPCIONAL DEL FÓSIL DE <i>SPINOLESTES</i></b> .....        | Página 23 |
| La piel y el pelo.....                                                          | Página 23 |
| El pabellón auditivo (las orejas).....                                          | Página 26 |
| El interior del animal: los pulmones y el hígado también están preservados..... | Página 26 |
| <b>LA FOSILIZACIÓN DEL EJEMPLAR DE <i>SPINOLESTES</i></b> .....                 | Página 28 |
| <b>MERODEANDO EN EL HUMEDAL. LA VIDA DE <i>SPINOLESTES</i></b> .....            | Página 30 |
| <b>REFERENCIAS</b> .....                                                        | Página 31 |

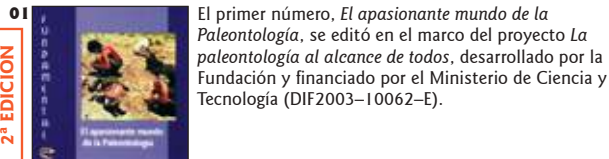


# Contents

|                                                                              |           |
|------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>INTRODUCTION</b> .....                                                    | Página 35 |
| Brief introduction of the evolution of mammals .....                         | Página 35 |
| <b>LAS HOYAS, AN EXCEPTIONAL PALEONTOLOGICAL SITE</b> .....                  | Página 36 |
| Landscape and environment where <i>Spinolestes</i> lived .....               | Página 37 |
| The exceptional preservation of the Las Hoyas deposit .....                  | Página 38 |
| <b>THE MAMMAL OF THE LAS HOYAS WETLAND</b> .....                             | Página 38 |
| Who was <i>Spinolestes</i> ? .....                                           | Página 38 |
| The name of <i>Spinolestes xenarthrosus</i> .....                            | Página 40 |
| Other curiosities and enigmas of the protospines .....                       | Página 40 |
| <b>THE EXCEPTIONAL PRESERVATION OF THE FOSSIL OF SPINOLESTES</b> .....       | Página 40 |
| The skin and hair .....                                                      | Página 41 |
| The auditory pavilion (ears) .....                                           | Página 42 |
| The interior of the animal: the lungs and the liver are also preserved ..... | Página 42 |
| <b>THE FOSILIZATION OF SPINOLESTES</b> .....                                 | Página 43 |
| <b>ROAMING THE WETLAND. THE LIFESTYLE OF SPINOLESTES</b> .....               | Página 44 |

Photograph of the “Botanic” quarry, taken in excavation campaign of 2015. The image is intended to show the levels of fine laminated limestone where the fossils are embedded.





El primer número, *El apasionante mundo de la Paleontología*, se editó en el marco del proyecto *La paleontología al alcance de todos*, desarrollado por la Fundación y financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología (DIF2003-10062-E).



El segundo número, *Dinosaurios de Teruel*, ha sido editado en el marco del III Seminario sobre Paleontología y Desarrollo de la Universidad de Verano de Teruel (Universidad de Zaragoza) y con la colaboración de ésta.



El tercer número, *Evolución humana en el valle del río Omo (Etiopía)*, se edita como consecuencia de la adjudicación del Primer Premio Internacional de Investigación en Paleontología **Paleonturología 03**.



*Teoría del Homosaurus (Paleontología imaginaria de Dino y Saura)* es un cuento del que es autor Elifio Feliz de Vargas (Teruel, 1964), veterinario. En 1990 obtuvo la "Ayuda a la Creación Literaria" concedida por el Instituto de Estudios Türolenses y en 1991 el Premio "Teruel" de relatos.



*XVI Reunión Bienal de la Real Sociedad Española de Historia Natural* contiene los trabajos de investigación presentados en dicha reunión, celebrada en Teruel (septiembre-octubre de 2005).



El octavo número, *Modalidades de ornamentación en bivalvos*, se edita como consecuencia de la adjudicación del Segundo Premio Internacional de Investigación en Paleontología **Paleonturología 04**.



*Laboratorios de Paleontología (IV Seminario sobre Paleontología y Desarrollo de la Universidad de Verano de Teruel)*, ha sido editado en el marco del Año de la Ciencia 2007 con una ayuda de la FECYT y del Ministerio de Educación y Ciencia (proyecto *Paleontología en Teruel: dos libros mejor que uno* CCT005-07-00629).



*Aligerando a los gigantes: los huesos neumáticos de los dinosaurios saurópodos y sus implicaciones para la estimación de la masa corporal* se edita durante el Año de la Ciencia 2007 como consecuencia de la adjudicación del Cuarto Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 06**.



## ¡FUNDAMENTAL!

**¡Fundamental!** es una serie de publicaciones de difusión paleontológica de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis que consta de subseries temáticas para cuentos (*Fundacuentos paleontológicos*) o para versiones divulgativas de artículos científicos (*Paleonturología*) y, en función de la complejidad de los contenidos, tiene previsto dirigirse a públicos de tres niveles, especificados en el lomo de cada número mediante un pictograma.

Dirección de la serie: Luis Alcalá.



*El Gigante Europeo: excavando un dinosaurio*. Documental y juego interactivo de la excavación del gran dinosaurio de Riodeva (Teruel), *Turiasaurus riodevensis*. Programa Nacional de Fomento de la Cultura Científica y Tecnológica del Ministerio de Educación y Ciencia (492839C1).



–3.200.000 + 2005 *Tejidos (óseos, arquitectónicos, pictóricos)* es el catálogo de la exposición artística presentada en el Museo de Teruel desde el 4 de noviembre al 11 de diciembre de 2005.



El noveno número, *Los huesos gastrales de los terópodos: insuflando vida a los dinosaurios*, se edita como consecuencia de la adjudicación del Tercer Premio Internacional de Investigación en Paleontología **Paleonturología 05**.

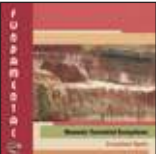



*Teruel: territorio paleontológico* (Seminario sobre Paleontología y Desarrollo de la Universidad de Verano de Teruel), ha sido editado en el marco del Año de la Ciencia 2007 con ayuda de la FECYT y del Ministerio de Educación y Ciencia (proyecto *Paleontología en Teruel: dos libros mejor que uno* CCT005-07-00629).

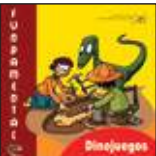



*Los ojos de los trilobites: el sistema visual más antiguo conservado* se edita como consecuencia de la adjudicación del Quinto Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 07**.





- 14  *Mesozoic Terrestrial Ecosystems in Eastern Spain* es una síntesis en inglés de ecosistemas mesozoicos continentales –Pirineos orientales y centrales, Teruel y Cuenca– preparada con motivo de su visita durante el 10<sup>th</sup> MTE Symposium, celebrado en Teruel (septiembre de 2009).


- 16  XVI Simposio sobre Enseñanza de la Geología incluye las 34 comunicaciones presentadas en la reunión conmemorativa del vigésimo aniversario de la Asociación Española para la Enseñanza de las Ciencias de la Tierra (Teruel, julio de 2010).


- 18  *Dinojuegos* (serie *Fundajuegos paleontológicos*, de nivel infantil) se ha realizado en colaboración con el Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC) y en el marco del proyecto **e-dino 10**, financiado por la Fundación Española para la Ciencia y la Tecnología – Ministerio de Ciencia e Innovación (FCT-10-980). Incluye un DVD.


- 20  10<sup>th</sup> Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists incluye las comunicaciones presentadas en la reunión anual de la EAVP celebrada en Teruel (junio de 2012).


- 22  *Escuela Taller de Restauración Paleontológica IV* describe trabajos de laboratorio y de campo promovidos para la recuperación de patrimonio y para la formación profesional.


- 24  XXX Jornadas de Paleontología incluye las ponencias y comunicaciones presentadas en la reunión anual de la Sociedad Española de Paleontología celebrada en Teruel (octubre de 2014).


- 26  *Wonders of ancient life. Fossils from European Geoparks* es el resultado de un proyecto del Grupo de Trabajo Temático sobre Fósiles de la *European Geoparks Network*.


- 28  *Reconstruyendo el esqueleto de un coral tabulado del Carbonífero* se edita como consecuencia de la adjudicación del Duodécimo Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 14**.


- 15  *El dinosaurio que excavó su madriguera* se edita como consecuencia de la adjudicación del Sexto Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 08**.


- 17  *En la Tierra como en el Cielo: Río Tinto como análogo terrestre de Marte* se edita como consecuencia de la adjudicación del Séptimo Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 09**.


- 19  *Myotragus: la economía energética en la evolución* se edita como consecuencia de la adjudicación del Octavo Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 10**.

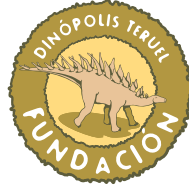
- 21  *El Plateosaurus virtual* se edita como consecuencia de la adjudicación del Noveno Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 11**.

- 23  *Opiliones fósiles. Los arácnidos actuales de origen más remoto* se edita como consecuencia de la adjudicación del Décimo Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 12**.

- 25  *El ancestro bilateral de los equinodermos pentarradiados* se edita como consecuencia de la adjudicación del Undécimo Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 13**.

- 27  *Malara* es un relato de ficción, ambientado en geoparques y escrito por José Manuel Quero, que fue galardonado con el premio de novela científica de la Comisión de Jóvenes Geólogos del Ilustre Colegio Oficial de Geólogos (2014).

- 29  *El enigmático lobopodio Hallucigenia y el origen de los gusanos aterciopelados* se edita como consecuencia de la adjudicación del Decimotercer Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 15**.



INFANTIL

GENERAL

AVANZADO