

HALLAZGOS DE *Arthropleura* EN EL ESTEFANIENSE DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

M^a Paz CASTRO

c/ Guzmán el Bueno, 84. 28003 - MADRID

Castro, M.P. 1997. Hallazgos de *Arthropleura* en el Estefaniense de la Península Ibérica. [Finds of *Arthropleura* in the Stephanian of the Iberian Peninsula]. *Revista Española de Paleontología*, **12** (1), 15-22. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

The presence of the giant myriapod *Arthropleura* is recorded for the first time from some Stephanian coalfields in Spain. Its general characteristics, morphological reconstructions, and life habit are commented upon from data in the literature. The main finds in the world are mentioned of body fossils as well as trails.

Keywords: *Arthropleura*, Ciñera-Matallana, La Magdalena, Puertollano, Stephanian, Spain.

RESUMEN

Se describen y figuran por vez primera los restos fósiles fragmentarios de *Arthropleura* encontrados en varias cuencas estefanienses de España. Se hace una introducción sobre las características generales de estos animales, reconstrucciones morfológicas y modo de vida, a partir de los datos existentes en la literatura. Se comentan, asimismo, los principales hallazgos de *Arthropleura* en otros países, así como de sus pistas.

Palabras clave: *Arthropleura*, Ciñera-Matallana, La Magdalena, Puertollano, Estefaniense, España.

INTRODUCCIÓN

Entre los primitivos artrópodos, suele colocarse un grupo de herbívoros poco especializados, denominados artropléuridos. Estos animales, actualmente extinguidos, habitaban los bosques pantanosos del Carbonífero Superior continental de Europa y América del Norte; por lo que sus restos fósiles, aunque escasos, aparecen en las principales cuencas mineras de esta época asociados a los de numerosos restos vegetales. Por las dimensiones de las piezas dorsales de su exoesqueleto halladas sueltas (Guthörl, 1938), así como de sus pistas (Briggs *et al.*, 1984), se deduce que habrían alcanzado longitudes de más de 1,80 m y unos 45 cm de anchura, estando entre los invertebrados terrestres más grandes que se conocen.

Fósiles de *Arthropleura* se conocen sólo del intervalo Westfaliense A - Estefaniense C, pero sus pistas se han descrito ya del Namuriense y Carbonífero Inferior de Escocia (Briggs *et al.*, 1979; Pearson, 1992), e incluso del Silúrico Superior de Canadá (Wright *et al.*, 1995); ampliándose así considerablemente su registro estratigráfico. Por otro lado, un posible precursor de estos organismos, denominado *Eoarthropleura* y del que no se conocen actualmente más que fragmentos, ha sido encontrado en el Silúrico Superior de Inglaterra (Shear y Selden, 1995) y el Devónico Inferior de Alemania (Størmer, 1976); así como en el Devónico Inferior de

Canadá, y Superior del Estado de Nueva York, USA (Shear y Selden, 1995). Asimismo, Shear y Kukalová-Peck (1990) registran la presencia de diferentes especies de diminutos artropléuridos, obtenidos mediante maceración en ácido fluorhídrico, de la fauna del Devónico Medio de Gilboa, Nueva York.

Se han encontrado algunos ejemplares bastante completos, pero todavía es insuficiente el conocimiento de la región cefálica y de su sistema respiratorio en particular, lo que hace difícil atribuirlos con certeza a alguno de los principales grupos de artrópodos conocidos. Han sido interpretados como próximos a los giganteostráceos, a los crustáceos y a los trilobites (Waterlot, 1934); pero, en la actualidad, la mayoría de los investigadores está de acuerdo en considerarlos, al menos de una manera provisional, como un grupo aparte de artrópodos mandibulados semejantes a los miriápodos. Sin embargo, el origen del grupo permanece incierto, al igual que sus relaciones filogenéticas con otros grupos de artrópodos primitivos, no pudiendo considerarse todavía probada su edad pre-Westfaliense (Almond, 1985). Así, se desconoce el parentesco entre las formas más antiguas (familia *Eoarthropleuridae* Størmer, 1976) del Silúrico Superior - Devónico Medio, y las del Carbonífero Medio y Superior (familia *Arthropleuridae* Zittel, 1885), que presentan morfologías divergentes para los géneros descritos. Es por ello por lo que Shear y Selden (1995)

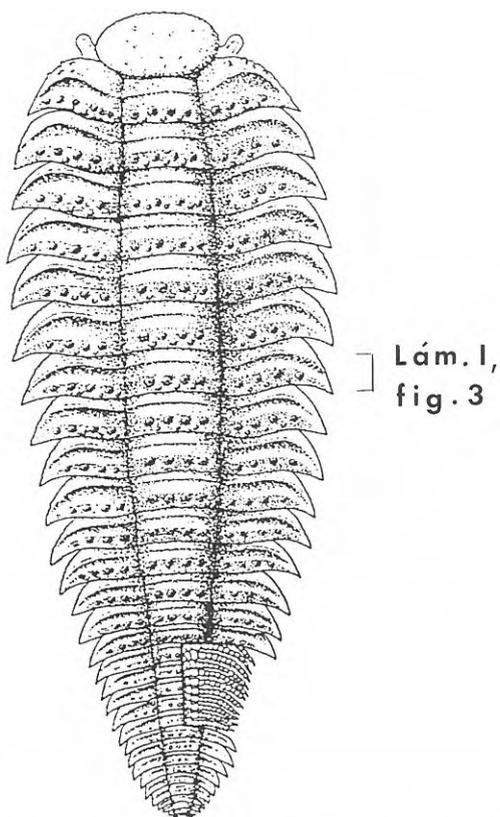


Figura 1. Reconstrucción de un ejemplar juvenil de *Arthropleura* del Estefaniense B de Montceau-les-Mines (Francia), según Briggs y Almond (1994). Puede apreciarse la morfología de las pleuras laterales, semejante a la hallada en España (Lám. I, fig. 3), y la interpretación de la diplosomía dada por estos autores para los apéndices ventrales del animal.

prefieren situarlos en dos órdenes y familias separados dentro de la clase Arthropleurida Waterlot, 1934, probablemente perteneciente al subfilum Atelocerata, y cuyo registro fósil abarcaría entonces desde el Silúrico Superior al Estefaniense. Para el género *Arthropleura* Jordan, 1854, se han descrito unas 10 especies del Westfaliense y Estefaniense europeo, fundamentalmente basadas en su ornamentación externa (Guthörl, 1936); aunque ahora su número parece menor.

MORFOLOGÍA EXTERNA

Los arthropleuridos eran animales de cabeza pequeña y tronco alargado y trilobado, con una serie lineal de segmentos postcefálicos indiferenciados (se desconoce su número exacto), portadores ventralmente de numerosos apéndices articulados no especializados. Su cuerpo estaba recubierto por un exoesqueleto de naturaleza esclerótica, no mineralizado en vida, cuya cutícula debía de ser delgada, pues en ocasiones se aprecian detalles de la morfología de objetos subyacentes impresos sobre los restos fósiles aplanados; mostrando en su parte dorsal una

ornamentación característica con fuertes espinas y tubérculos de variados tamaños y formas (Waterlot, 1934).

Los elementos esqueléticos de cada segmento del cuerpo correspondían, como en otros artrópodos, a uno o dos somitos aplanados dorsoventralmente y constituidos por una placa dorsal transversal o terguito, y otra en posición ventral o esternito. En estos animales, el terguito se encontraba dividido en tres lóbulos mediante dos profundos surcos longitudinales, separando un eje central rectangular que cubría a los órganos internos, de dos expansiones laterales con forma subtriangular, llamadas pliegues paratergales o pleuras, destinadas a proteger los aparatos locomotores (Rolfe, 1969). El nombre de *Arthropleura* vendría derivado de la posible articulación entre estas dos piezas, pues es bastante frecuente hallarlas aisladas en los yacimientos (Lám. I, fig. 3); aunque esto podría deberse a la facilidad de separarse durante el transporte anterior a la fosilización para animales de gran tamaño o cutículas mudadas. Los segmentos se solapaban posteriormente en más o menos 1/4 de su longitud, apoyándose en unos surcos y costillas del terguito subyacente sin llegar a soldarse, permitiendo así al animal movimientos serpentiformes comparables a los de los modernos miriápodos (Briggs *et al.*, 1984, p. 849).

A partir de los restos fósiles se han realizado algunas reconstrucciones aproximadas de su morfología externa (Waterlot, 1934; Rolfe e Ingham, 1967; Hahn *et al.*, 1986). La más reciente (Fig. 1), ha sido elaborada por Briggs y Almond (1994) sobre el estudio de unos pequeños ejemplares juveniles bastante completos (unos 5 cm), del Estefaniense de Montceau-les-Mines (Macizo Central, Francia). Muestra un tronco con 30 segmentos y fuerte ornamentación externa, en el que los seis primeros terguitos son de una anchura similar y constituyen más de 1/3 de la longitud total del individuo, disminuyendo posteriormente, primero de forma gradual y luego rápidamente. Parece improbable la existencia de una placa anal o telson, como había sido propuesta anteriormente. Sin embargo, pistas halladas en este mismo yacimiento (Montceau-les-Mines) atribuidas a individuos de mayor tamaño (unos 39 cm), no muestran impresiones de estos apéndices más cortos; deduciéndose que el estrechamiento final del cuerpo en individuos adultos era mucho menos pronunciado. Para la morfología cefálica, la evidencia indica la presencia de una placa ovalada transversalmente, de anchura intermedia entre el eje central y los terguitos, con un par de protuberancias laterales redondeadas de naturaleza desconocida e interpretadas como pedúnculos oculares, aunque esto no deja de ser una hipótesis. No se observan antenas y, ventralmente, sólo se aprecian señales de lo que podría corresponder a mandíbulas fuertes o un apéndice segmentado. Según Shear y Selden (1995), se conocen las cabezas de una especie aún no publicada, diferentes a las de cualquier otro artrópodo atelocerado conocido, que serán descritas próximamente por Shear y Almond.

La región ventral de estos animales, de estructura más enigmática, se dedujo a partir de un ejemplar procedente

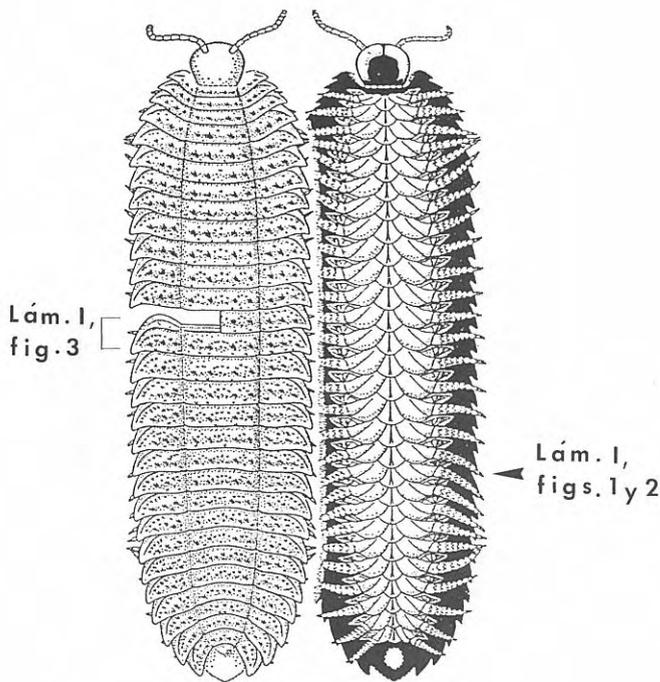


Figura 2. Reconstrucción dorsal y ventral de un ejemplar de *Arthropleura armata*, según Rolfe e Ingham (1967). Uno de los terguitos ha sido levantado para observar el solapamiento de las pleuras consecutivas que se apoyan sobre un reborde anterior, como el que puede apreciarse en la Lám. I, fig. 3. Se muestra, asimismo, la inserción de los apéndices ventrales segmentados (Lám. I, figs. 1 y 2) a partir del esternito central.

de la Sarre (Alemania) formado por unos 13 segmentos centrales consecutivos (Waterlot, 1934, fig. 20). En ella, el esternito, de tegumento liso o granulado muy finamente, correspondería a un área triangular de margen posterior convexo recubriendo al siguiente segmento y dividido en dos partes por un surco longitudinal somero (Fig. 2; Rolfe e Ingham, 1967). A ambos lados se situarían dos láminas redondeadas, emitiendo cada una hacia el interior una placa y hacia el exterior una serie de artejos en relación evidente con un órgano en roseta, con surcos y lóbulos característicos de naturaleza desconocida (Fig. 3). Este sistema de placas adicionales para la inserción de los apéndices, exclusivo de los artropléuridos, se supone les proporcionaba un fuerte apoyo en relación a su tamaño; aunque, algunos investigadores apuntan hacia su posible función respiratoria. El resto del esternito raramente se observa entero, pues se halla recubierto por los apéndices que sobresaldrían del cuerpo debido a su mayor longitud.

En cuanto a los apéndices, primero se pensó que eran unirrámeos. Después, Waterlot (1934), basándose en un material más completo, dedujo que se trataba de apéndices birrámeos comparables a los de los trilobites; aunque otros pensaban que podrían ser las caras anterior y posterior del mismo apéndice rebatidas sobre un plano. Esto fue corroborado por Rolfe e Ingham (1967) al

analizar su estructura (Fig. 3), encontrándola semejante a la de los actuales miriápodos quilópodos (ciempiés). Se describen como formados por 8 a 10 anillos (según interpretaciones), acabando cada uno en un par de robustas espinas ventrales (Lám. I, fig. 1a) y terminando en su extremo con una fuerte espina media que, junto al par del segmento precedente, formarían un “pie” trífido sobre el que el artrópodo caminaría (Briggs *et al.*, 1979). La superficie en su parte proximal (Fig. 3A), estaría atravesada por profundas invaginaciones de la cutícula, interpretadas como el lugar de inserción de los músculos (Lám. I, fig. 1); siendo su cara anterior lisa y la posterior con tubérculos (Fig. 3B; Lám. I, figs. 2, 2a), algunos con un poro portador originalmente de una seda (Rolfe, 1969).

El reciente hallazgo de un ejemplar en que la parte posterior del cuerpo aparecía rota de manera oblicua, dejando ver la superficie dorsal del terguito a un lado y los apéndices al otro (Almond, 1985; Briggs y Almond, 1994), permitió afirmar que a cada segmento dorsal, con la posible excepción de los anteriores, le corresponderían dos pares de apéndices con su conjunto asociado de placas ventrales (esternito diplosegmentado) (Fig. 1); al igual que sucede actualmente en los miriápodos diplópodos (milpiés). Además, según Briggs y Almond (1994) esta diplosomía es ya evidente en el más largo y casi completo espécimen de *Arthropleura armata* Jordan del Westfaliense C de la Sarre (Alemania), figurado y descrito por Hahn *et al.* (1986), aunque no se represente en su reconstrucción. Deduciéndose que la diplosomía no se limitaba a los segmentos posteriores o a los individuos más pequeños, y aparecía ya en otros grupos de artrópodos primitivos, por lo que tampoco era un mero carácter adaptativo.

REGISTRO FÓSIL Y PALEOECOLOGÍA

Ejemplares fósiles de artropléuridos han sido descritos y figurados por varios autores al estudiar yacimientos europeos de plantas carboníferas, atribuyéndolos a diferentes especies. Cabe citar, sobre todo, los hallazgos de Ostrava-Karviná (República Checa) (Šusta, 1928; Řehoř y Řehořová, 1972); Sarre (Alemania) (Guthörl, 1934, 1938; Hahn *et al.*, 1986); Limburgo (Países Bajos) (van der Heide, 1951); Bélgica (Pruvost, 1930); Derbyshire (Inglaterra) (Calman, 1914); Sarre-Lorena (Waterlot, 1934); y Montceau-les-Mines (Francia) (Briggs y Almond, 1994).

También, pistas atribuibles a estos animales y agrupadas en el icnogénero *Diplichnites* Dawson, 1873, emend. Briggs, Plint y Pickerill, 1984, se han descrito de diversas localidades de Europa y América del Norte, con un amplio abanico de edades. Destacan las del Silúrico Superior de Terranova (Canadá) (Wright *et al.*, 1995); Dinantiense de Fife (Escocia) (Pearson, 1992); Namuriense de Arran (Escocia) (Briggs *et al.*, 1979); Westfaliense de New Brunswick (Canadá) (Briggs *et al.*, 1984); y Estefaniense de Montceau-les-Mines (Francia) (Briggs, 1986). Todas ellas aparecen en facies terrestres,

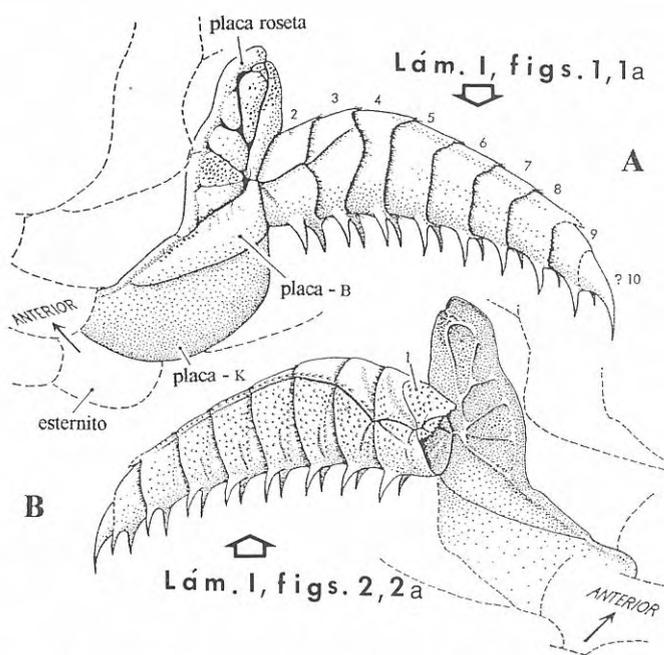


Figura 3. Estructura del apéndice de un *Arthropleura* adulto de tamaño medio en sus aspectos anterior y posterior (según Rolfe e Ingham, 1967), dibujados de forma oblicua al eje para enfatizar su morfología y el conjunto de placas asociadas que constituye su inserción al tronco del animal. La figura 3A muestra la cara anterior lisa, con una fuerte invaginación proximal de la cutícula semejante a la que se aprecia en la Lám. I, fig. 1. La figura 3B resalta la fina ornamentación de la parte posterior del apéndice, al igual que se observa en la Lám. I, fig. 2a; así como las robustas espinas ventrales de cada segmento, tal como aparecen en la Lám. I, figs. 1a y 2.

correspondientes a depósitos de llanura aluvial, junto a capas de carbón asociadas a abundantes restos de plantas. Muestran dos series de impresiones paralelas y claramente definidas, indicando una marcha bien articulada sin arrastre del cuerpo, semejante a la de los

actuales miriápodos. *Arthropleura* era, pues, un organismo adaptado al modo de vida esencialmente subaéreo, aunque todavía no se conozcan con certeza cuales eran sus estructuras respiratorias; habitaba ambientes pantanosos y podía, en ocasiones, atravesar canales rellenos de arena sobre superficies deltaicas en busca de alimento o agua (Rolfe, 1985, p. 307).

Por otro lado, los restos de epidermis (¿cutícula?) y madera de licofitas preservados en el contenido estomacal de un individuo juvenil de *Arthropleura* (Rolfe e Ingham, 1967), parecen demostrar que eran herbívoros, o más bien detritívoros, y que habrían utilizado los troncos huecos caídos como fuente de refugio y alimentación. A su vez, se han descubierto granos de polen del tipo *Schopfipollenites* (*Monoletes*), demasiado grandes para su dispersión aérea, adheridos a un apéndice de un ejemplar del Westfaliense D alto de Mazon Creek, Illinois (Richardson, 1980). Esto hace pensar que estos animales podrían haber estado involucrados en la polinización de las pteridospermas medulosales, aunque sólo de forma pasiva (por contacto), como transportadores del prepólen mientras se movían entre la vegetación (Taylor y Scott, 1983). No obstante, Shear y Kukalová-Peck (1990) consideran este hallazgo como un acontecimiento casual, reflejando únicamente la gran abundancia de polen en el ambiente.

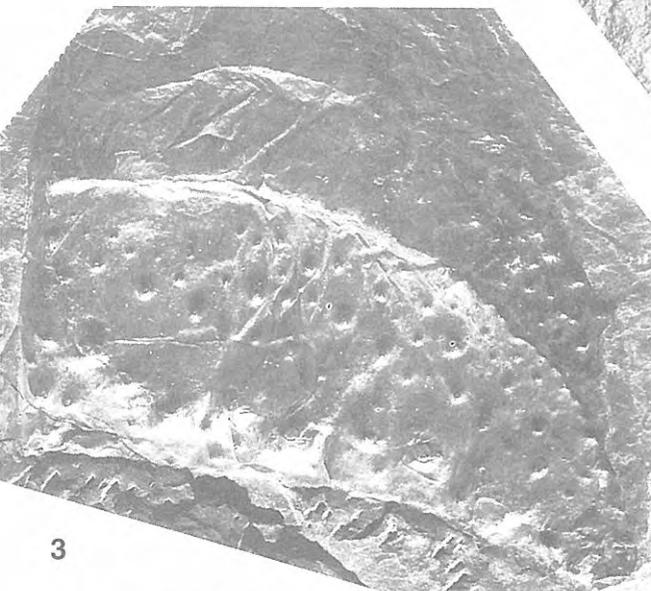
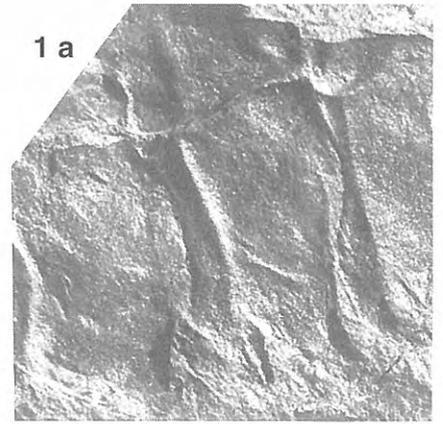
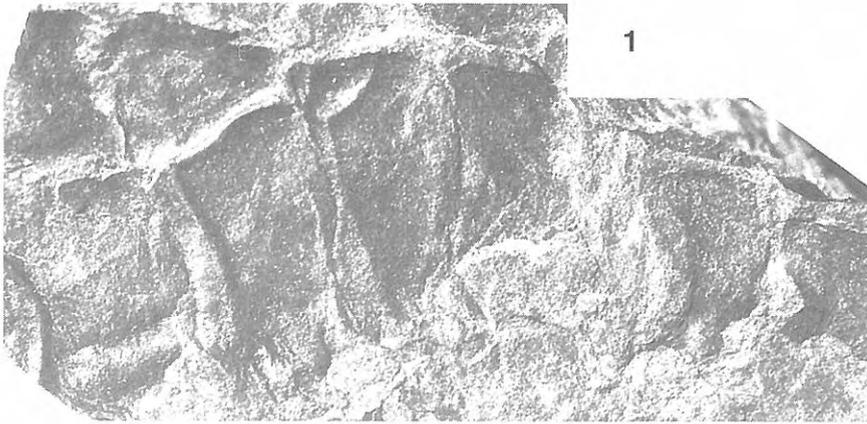
Para Briggs y Almond (1994), las condiciones de humedad, temperatura y riqueza alimenticia en los bosques pantanosos del Carbonífero, favorecerían la evolución de los artropléuridos gigantes; con la única limitación del proceso de muda durante el cual serían vulnerables a los depredadores y daños mecánicos. Su desaparición podría haberse debido al cambio climático hacia condiciones más secas ocurrido al final de este período, junto al aumento en el número de los depredadores vertebrados terrestres. Aunque no habría que descartar motivos simplemente tafonómicos, por los que estos animales, de por sí raros, a lo mejor no se encontrarían por ser las facies pérmicas euramericanas generalmente menos aptas a su preservación, explicando así su ausencia en el registro geológico (Wagner, com. pers.).

Lámina I

- 1 *Arthropleura* sp., (x3). Loc. C_B (M.P. Castro), pueblo de Carrocera (cuena minera de La Magdalena, León). Edad: Estefaniense C bajo. Fragmento interpretado como el aspecto anterior de un apéndice (comparar con la Fig. 3A del texto), mostrando seis segmentos de anchura decreciente sin ornamentación aparente y la fuerte invaginación transversal de la cutícula para la probable inserción de los músculos. 1a. Detalle del anterior, donde se aprecia una posible espina ventral de uno de los segmentos.
- 2 *Arthropleura* sp., (x3). Loc. 4298 (R.H. Wagner), escombrera de la mina Luisa, junto al pueblo de La Magdalena. Edad: Estefaniense C bajo. Ejemplar interpretado como el aspecto posterior de otro apéndice

- (comparar con la Fig. 3B del texto), constituido por 8 ó 9 segmentos que disminuyen en anchura y llevan inferiormente espinas; acabando también en una prolongación distal a modo de espina. 2a. Parte central del mismo, para apreciar más claramente la fina granulosidad de su ornamentación externa.
- 3 *Arthropleura armata* Jordan, 1854, (x1). Loc. 1132 (R.H. Wagner), escombrera de la mina El Oro, Formación San José (cuena minera de Ciñera-Matallana, León). Edad: Estefaniense B. Fragmento constituido por el pliegue paratergal derecho de un terguito, con su característica ornamentación dorsal de gruesas espinas y tubérculos (Fig. 1 del texto).

Lámina I



MATERIAL ESPAÑOL

Fue primero R.H. Wagner quién, en el curso de los estudios paleobotánicos realizados en la cuenca de Ciñera-Matallana (León), señaló la presencia de un fragmento de *Arthropleura* (Wagner y Artieda, 1970, p. 66). Posteriormente, el mismo autor (Wagner, 1985, p. 199), encontró otro resto atribuible a *Arthropleura* en Puertollano (Ciudad Real); pero, en ambos casos, sólo fue citada su presencia entre los abundantes ejemplares de vegetales carboníferos. Recientemente, al haberse localizado nuevos fragmentos en la cuenca de La Magdalena (León), se pensó en su publicación; lo que ha sido realizado en el presente trabajo. Aunque se trata de restos fragmentarios que no aportan nuevos datos en cuanto a la morfología y forma de vida de estos organismos, su importancia reside en la escasez de este tipo de fósiles y en ser la primera vez que se describen y figuran sus hallazgos en España.

En total han sido encontrados 5 ejemplares. Cuatro proceden de las cuencas mineras de Ciñera-Matallana y La Magdalena (León, NO de España), pertenecientes al cinturón de cuencas hulleras de afloramiento aislado en el flanco sur de la Cordillera Cantábrica y cuyas edades, según estudios paleoflorísticos, corresponden al Estefaniense B y al Estefaniense C bajo, respectivamente (Wagner com. pers.). El otro, fue hallado en la cuenca de Puertollano (Ciudad Real), al sur de los Montes de Toledo y su edad se supone Estefaniense C, aunque no ha podido excluirse el Autuniense inferior (Wagner, 1994, p. 208). Todos ellos son impresiones sobre lutitas arenosas de color oscuro, salvo el fragmento de Puertollano que aparece sobre una lutita más arcillosa de color amarillento; y se encuentran depositados en las colecciones del Jardín Botánico de Córdoba.

Arthropleura armata Jordan, 1854

Lám. I, fig. 3

Material estudiado

Un ejemplar procedente de la escombrera de la mina El Oro (loc. 1132, R.H. Wagner), perteneciente a la Formación San José de la cuenca minera de Ciñera-Matallana (León), edad Estefaniense B.

Descripción

Se trata de un pliegue paratergal aislado, correspondiente al lado derecho del individuo, de 8 cm de longitud por 6 cm de anchura, con su forma subtriangular característica. En su ornamentación externa pueden apreciarse dos crestas, a modo de quillas, curvadas y serradas hacia el margen distal; una en el borde anterior del terguito y otra, la más marcada, a 1/3 aproximadamente de su anchura. Además, presenta diversas espinas y tubérculos, siendo gradualmente más fuertes hacia el borde posterior, donde forman una fila de gruesos abultamientos, y algo más pequeñas entre las dos crestas. Esta ornamentación característica es lo que ha hecho atribuirlo a la citada especie. No puede determinarse con precisión cual era su posición en el tronco, pero, por su

tamaño, parece pertenecer a los segmentos intermedios de un individuo adulto de al menos 25 cm de anchura.

Observaciones

Este ejemplar fue enviado, tras su hallazgo por Wagner en 1970, a W.D.I. Rolfe (entonces en el Hunterian Museum, University of Glasgow) para su estudio y clasificación. Pero, no habiendo sido aún publicado nada al respecto, y ante la aparición de nuevos ejemplares en la Península Ibérica, le fue solicitado para su inclusión en este trabajo.

Arthropleura sp.

Lám. I, figs. 1, 1a, 2, 2a

En este apartado se incluyen los restantes cuatro ejemplares, debido a la imposibilidad de asignarlos a una especie concreta, ya que éstas se basan principalmente en la ornamentación externa de la parte dorsal del animal y, en nuestro caso, se trata de apéndices ventrales y restos incompletos y mal conservados que no permiten una clasificación más precisa.

Ejemplar de Ciñera-Matallana (León)

Ejemplar muy fragmentario (molde y contramolde) hallado en la Formación Pastora, sondeo 47 (prof. 493 m), a 123 m por debajo del techo de la formación (loc. 4871, R.H. Wagner), y de edad Estefaniense B. Se observa algo de ornamentación constituida por una fina granulosidad, por lo que parece corresponder a la parte ventral del animal, aunque no puede determinarse su posición en el cuerpo, forma exacta, ni otras características. Debido a su pequeño tamaño y ausencia de caracteres distintivos, no ha sido figurado.

Ejemplares de La Magdalena (León)

Un ejemplar (Lám. I, figs. 1, 1a) hallado en un estrato con fósiles vegetales (loc. C_B, M.P. Castro), situado junto al pueblo de Carrocera, en la base de la sucesión estratigráfica de edad Estefaniense C bajo. Se trata de un fragmento de unos 4,5 cm de longitud, formado por siete segmentos menores de 2 cm de anchura cada uno, que disminuyen gradualmente de tamaño a la vez que se curvan hacia la parte inferior. Aunque no presenta ornamentación externa de ningún tipo, se observa una invaginación transversal de la cutícula, más aparente en los primeros segmentos, para la probable inserción de los músculos. Por todo ello, ha sido interpretado como la cara anterior de un apéndice, correspondiente al lado izquierdo del animal. Además, en uno de los primeros segmentos, puede apreciarse claramente una de las dos espinas distales de que disponía (fig. 1a).

El otro ejemplar (Lám. I, figs. 2, 2a) fue recogido en la escombrera de la mina Luisa (loc. 4298, R.H. Wagner), cerca del pueblo de Garaño, parte inferior de la sucesión. Corresponde a un fragmento de tamaño algo mayor que el anterior (6,5 cm de longitud), constituido por unos 8 ó 9 segmentos que disminuyen progresivamente de anchura y van curvándose hacia la derecha, hasta acabar en una prolongación final a modo de espina. Cada segmento posee

también espinas en la parte inferior. Se aprecia, además, una ornamentación superficial consistente en pequeñas puntuaciones o granulosis (fig. 2a); por lo que se interpreta como el aspecto posterior de otro apéndice, situado en el lado derecho del animal.

Ejemplar de Puertollano (Ciudad Real)

Se trata de un único ejemplar atribuible a *Arthropleura*, hallado en una tejera de la cuenca (loc. 1656, R.H. Wagner) y correspondiente a la parte alta de la sucesión estratigráfica, probable edad Estefaniense C alto. Consiste en un fragmento muy mal conservado, en el que se observa la impresión de unos cinco anillos del exoesqueleto sin ninguna ornamentación apreciable, por lo que sólo se cita y no se figura.

AGRADECIMIENTOS

Primeramente, quiero agradecer al Dr. R.H. Wagner su inestimable ayuda y consejo en la elaboración de este trabajo, tanto en la cesión de sus ejemplares, como en las posteriores discusiones y correcciones. Asimismo, mi agradecimiento al Jardín Botánico de Córdoba, donde he podido realizar las fotografías y estudios correspondientes. Por último, y muy especialmente, agradezco al Dr. Rolfe la amabilidad demostrada en la rápida devolución de uno de los ejemplares analizados, y su importante revisión y ayuda bibliográfica; al igual que al Dr. Truyols y a la Dra. Martínez Chacón sus sugerencias para la mejora del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Almond, J.E. 1985. Les arthropleurides du Stéphanien de Montceau-les-Mines, France. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Autun*, **115**, 59-60.
- Briggs, D.E.G. 1986. Walking trails of the giant arthropod *Arthropleura* (Traces of *Arthropleura* géants). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Autun*, **117**, 141-148.
- Briggs, D.E.G. and Almond, J.E. 1994. The arthropleurids from the Stephanian (Late Carboniferous) of Montceau-les-Mines (Massif Central-France). In: *Quand le Massif Central était sous l'équateur: un écosystème Carbonifère à Montceau-les-Mines*, (Eds. C. Poplin et D. Heyler). *Mémoires de la Section des Sciences*, **12**, 127-135. Éditions du Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, Paris.
- Briggs, D.E.G., Rolfe, W.D.I. and Brannan, J. 1979. A giant myriapod trail from the Namurian of Arran, Scotland. *Palaeontology*, **22**, 273-291.
- Briggs, D.E.G., Plint, A.G. and Pickerill, R.K. 1984. *Arthropleura* trails from the Westphalian of eastern Canada. *Palaeontology*, **27**, 843-855.
- Calman, W.T. 1914. On *Arthropleura moyseyi* n. sp., from the Coal-Measures of Derbyshire. *Geological Magazine*, **51**, 541-544.
- Guthörl, P. 1934. Die Arthropoden aus dem Carbon und Perm des Saar-Nahe-Pfalz-Gebietes. *Abhandlungen Preußischen Geologischen Landesanstalt*, (N.F.) **164**, 1-219.
- Guthörl, P. 1936. *Arthropleura*, der Riesengliederfüßler des Oberkarbons und seine Verbreitung in den europäischen Steinkohlenbecken. *Glückauf*, **72**, 965-975.
- Guthörl, P. 1938. *Arthropleura*, ein Riese der Steinkohlenzeit. *Umschau*, **42**, 353-355.
- Hahn, G., Hahn, R. und Brauckmann, C. 1986. Zur Kenntnis von *Arthropleura* (Myriapoda; Ober-Karbon). *Geologica et Palaeontologica*, **20**, 125-137.
- Heide, S. van der. 1951. Les Arthropodes du terrain houiller du Limbourg méridional (excepté les scorpions et les insectes). *Mededelingen van de Geologische Stichting*, (C-IV) **3** (5), 1-84.
- Pearson, P.N. 1992. Walking traces of the giant myriapod *Arthropleura* from the Strathelyde Group (Lower Carboniferous) of Fife. *Scottish Journal of Geology*, **28**, 127-133.
- Pruvost, P. 1930. La faune continentale du terrain houiller de la Belgique, Chapitre 4: *Arthropleura*. *Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, **44**, 171-178.
- Řehoř, F. - Řehořová, M. 1972. *Makrofauna uhlonosného karbonu československé části hornoslezské pánve*. Šustova Paleontologická Sbirka, Ostrava, 1-136.
- Richardson, E.S. Jr. 1980. Life at Mazon Creek. In: *Middle and Late Pennsylvanian strata on the margin of the Illinois Basin*, (Eds. R.J. Langenheim Jr. and C.J. Mann). 10th Annual Field Conference, Great Lakes Section. University of Illinois, Urbana, 217-224.
- Rolfe, W.D.I. 1969. Arthropleurida. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part R: Arthropoda (Ed. R.C. Moore). Geological Society of America and University of Kansas, 607-620.
- Rolfe, W.D.I. 1985. Aspects of the Carboniferous terrestrial arthropod community. In: *Neuvième Congrès International de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère*, **5**, (Eds. J.T. Dutro and H.W. Pfefferkorn), Southern Illinois University Press, Carbondale and Edwardsville, 303-316.
- Rolfe, W.D.I. and Ingham, J.K. 1967. Limb structure, affinity and diet of the Carboniferous "centipede" *Arthropleura*. *Scottish Journal of Geology*, **3**, 118-124.
- Shear, W.A. and Kukalová-Peck, J. 1990. The ecology of Paleozoic terrestrial arthropods: the fossil evidence. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 1807-1834.
- Shear, W.A. and Selden, P. 1995. *Eoarthropleura* (Arthropoda: Arthropleurida) from the Silurian of Britain and Devonian of North America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **196**, 347-375.
- Størmer, L. 1976. Arthropods from the Lower Devonian (Lower Emsian) of Alken an der Mosel, Germany. Part 5: Myriapods and additional forms, with general remarks on fauna and problems regarding invasion of land by arthropods. *Senckenbergiana lethaea*, **57**, 87-183.
- Šusta, V. 1928. *Stratigraphie des Ostrau-Karwiner Steinkohlenreviers im Lichte der Paläontologie*. Der Kohlenbergbau des Ostrau-Karwiner Steinkohlenreviers, Mährisch Ostrau, Bd. 381-484.

- Taylor, T.N. and Scott, A.C. 1983. Interactions of plants and animals during the Upper Carboniferous. *Bioscience*, **33**, 488-493.
- Wagner, R.H. 1985. Upper Stephanian stratigraphy and palaeontology of the Puertollano basin, Ciudad Real, Spain. *Anais Facultade de Ciências, Universidade do Porto*, Supplement volume **64**, 171-231.
- Wagner, R.H. 1994. *Puertollano, retazo de una cuenca hullera post-hercínica de finales del Estefaniense*. Excursión A de las X Jornadas de Paleontología, Sociedad Española de Paleontología, Madrid, 204-212.
- Wagner, R.H. y Artieda, J.I. 1970. *La Cuenca Minera Ciñera-Matallana*. Sociedad Anónima Hullera Vasco-Leonesa, León, 238 pp.
- Waterlot, G. 1934. Étude de la faune continentale du terrain houiller sarro-lorrain. *Études des Gîtes Minéraux de la France, Bassin houiller de la Sarre et de la Lorraine*, **2**, Faune fossile, 320 pp.
- Wright, J.L., Quinn, L., Briggs, D.E.G. and Williams, S.H. 1995. A subaerial arthropod trackway from the upper Silurian Clam Bank Formation of Newfoundland. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **32**, 304-313.

Manuscrito recibido: 12 de abril, 1996

Manuscrito aceptado: 11 de septiembre, 1996