

Nuevos restos de *Scaldicetus* (Cetacea, Odontoceti, Physeteridae) del Mioceno superior, sector occidental de la Cuenca del Guadalquivir (sur de España)

**Antonio Toscano^{1,*}, Manuel Abad¹, Francisco Ruiz¹, Fernando Muñoz¹, Genaro Álvarez²,
Edith Xio-Mara García³ y José Antonio Caro²**

¹ Departamento Geodinámica y Paleontología, Facultad de Ciencias Experimentales,
Universidad de Huelva, Av. 3 de Marzo s/n, 21071 Huelva, España.

² Sociedad Espeleológica Geos (Exploraciones e Investigaciones Subterráneas), 41080 Sevilla, España.

³ Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara,
Km. 15.5 Carretera a Nogales, Predio Las Agujas, Zapopan, Jalisco, México.

*antonio.toscano@dgyu.uhu.es

RESUMEN

La familia Physeteridae constituye una rama basal dentro de los cetáceos odontocetos. En la actualidad solo está representada por tres especies pertenecientes a los géneros Physeter y Kogia, aunque incluye numerosos géneros extintos. Scaldicetus es uno de los géneros neógenos más comunes y problemáticos desde el punto de vista taxonómico de la extinta subfamilia Hoplocetinae. Considerado un género polifilético, su uso sistemático ha quedado relegado a piezas dentales aisladas. En este trabajo se analizan dos piezas dentales atribuidas al género Scaldicetus halladas en dos formaciones del Mioceno superior de la región occidental de la Cuenca del Guadalquivir (sur de España). Los análisis sedimentológico y paleontológico de las facies indican ambientes litorales y marinos profundos, con abundantes presas potenciales para Scaldicetus. Sus características morfológicas y su distribución ecológica y paleobiogeográfica, indican que Scaldicetus ocupó un nicho ecológico similar al de Orcinus orca en la actualidad. Esta aportación constituye la primera revisión sistemática de restos fósiles de odontocetos en el sur de España, e intenta aportar información que contribuya a la comprensión de este controvertido género.

Palabras clave: Cetacea, Odontoceti, Scaldicetus, Neógeno, Sur de España.

ABSTRACT

The Physeteridae family is one of the basal branches in odontocete cetaceans. At the present, it is only represented by three species belonging to the genus Physeter and Kogia, although it includes numerous extinct genera as Scaldicetus. From a systematic point of view, Scaldicetus is one of the most common and problematic group of the extinct subfamily Hoplocetinae during the Neogene. It is considered a polyphyletic genus and its taxonomic use has been relegated to the identification of isolated teeth. Two dental pieces identified as Scaldicetus found in two late Miocene units of the western sector of the Guadalquivir Basin (south of Spain) have been analyzed in this work. The sedimentological and palaeontological analysis of the facies indicates littoral to open marine environments with profuse potential preys for Scaldicetus. The morphological characteristics and the heterogeneous palaeobiogeographic and ecological distribution

of *Scaldicetus* denote that this taxon occupied an ecological niche similar to that of *Orcinus orca* at present. This paper constitutes the first systematic review of *Odontocetes* fossils in Southern Spain and contributes new data about the understanding of this controversial genus

Key words: Cetacea, Odontoceti, *Scaldicetus*, Neogene, south of Spain.

INTRODUCCIÓN

Aunque los restos fósiles de cetáceos son muy abundantes en el Neógeno español, existen pocas referencias bibliográficas al respecto. El registro se ciñe básicamente a pequeños restos craneales, vertebrales y apendiculares del suborden Mysticeti (ballenas barbadas), si bien han aparecido ejemplares casi completos de forma ocasional. En este sentido, los depósitos marinos neógenos de la zona occidental de la Cuenca del Guadalquivir son muy ricos en restos de este grupo (ver referencias en Esperante *et al.*, 2009, Tab. I; Muñiz *et al.*, 2006, 2008, 2009).

El registro fósil de Odontocetos (ballenas dentadas) es muy escaso en la Península Ibérica. En particular, las referencias bibliográficas de *Scaldicetus* se refieren únicamente a las de un diente aislado hallado en el Plioceno de la Isla del Aire (Menorca, Islas Baleares, España) y asignado por Mercadal *et al.* (1985) a *S. grandis* (Mas, 2004; Hampe, 2006), aunque su estado fragmentario y desgaste no permiten una determinación precisa (Hampe, 2006); y a los restos esqueléticos de *Scaldicetus* sp. encontrados en la Península de Setúbal (Portugal) descritos por Estevens y Antunes (2004). Hay otros hallazgos no publicados de dientes de *Scaldicetus*: uno perteneciente a *S. degiorgii* proveniente del Mioceno superior (Tortonense) de la provincia de Sevilla (SW de España) y otro perteneciente a *Scaldicetus* sp. del Mioceno de la localidad de Sangonera (Murcia, SE de España) (com. pers. J. Sendra; Sendra,

2004; Asociación Cultural Paleontológica Murciana, 2012, respectivamente) (Figura 1).

Scaldicetus es un género de odontocetos de la familia Physeteridae (Odontoceti, Physeteroidea). Los fisetéridos son muy abundantes desde el Mioceno, aunque en la actualidad sólo existen tres especies: *Physeter macrocephalus*, *Kogia breviceps* y *K. sima*. Los datos anatómicos (Geisler y Sanders, 2003; Lambert, 2005) y genéticos (Geisler *et al.*, 2011) definen a los fisetéridos como un grupo de odontocetos basales (Hampe, 2006).

El objetivo de este trabajo es presentar el hallazgo de nuevos restos pertenecientes al género *Scaldicetus*, localizados en el Neógeno de la Cuenca del Guadalquivir (SW de España). Se discute, además, su afinidad taxonómica y se infieren las condiciones paleoecológicas en las que habitó este cetáceo.

ENCUADRE GEOLÓGICO

Desde el punto de vista geológico, el sector estudiado se localiza en la zona media y baja del margen occidental de la Cuenca del Guadalquivir (Figura 1). Esta depresión es una de las principales cuencas cenozoicas de la Península Ibérica.

En la zona occidental de la Cuenca del Guadalquivir se encuentra el sustrato paleozoico deformado que constituye la base para la sedimentación posterior de la cuenca. El

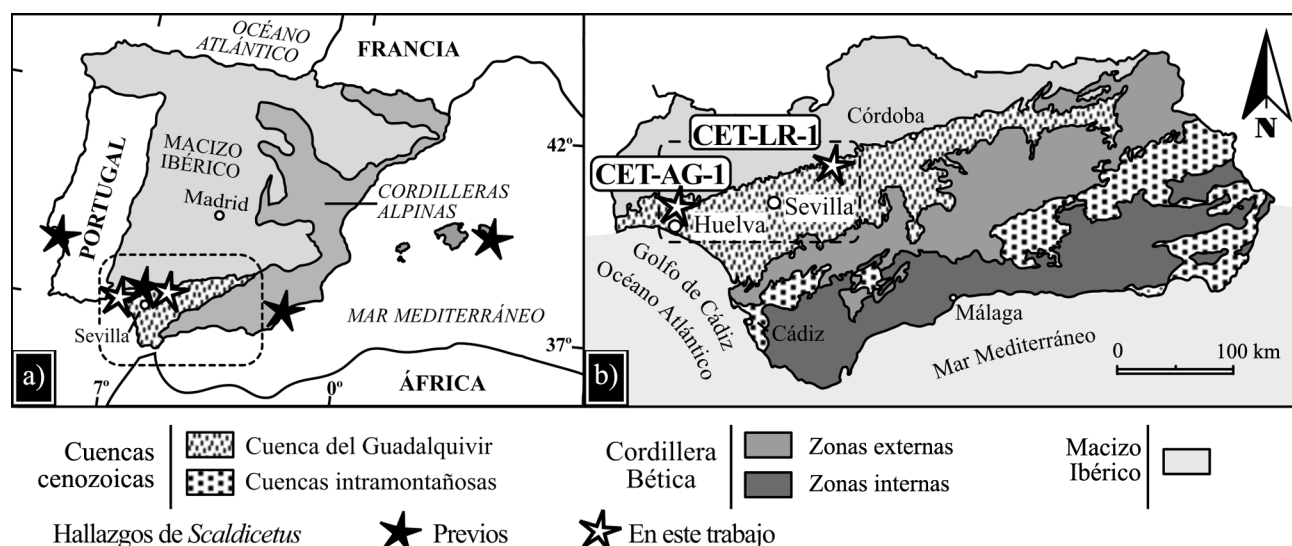


Figura 1. Localización del área de estudio y marco geológico. Hallazgos de *Scaldicetus* en la Península Ibérica (a) y en el sur de España (b).

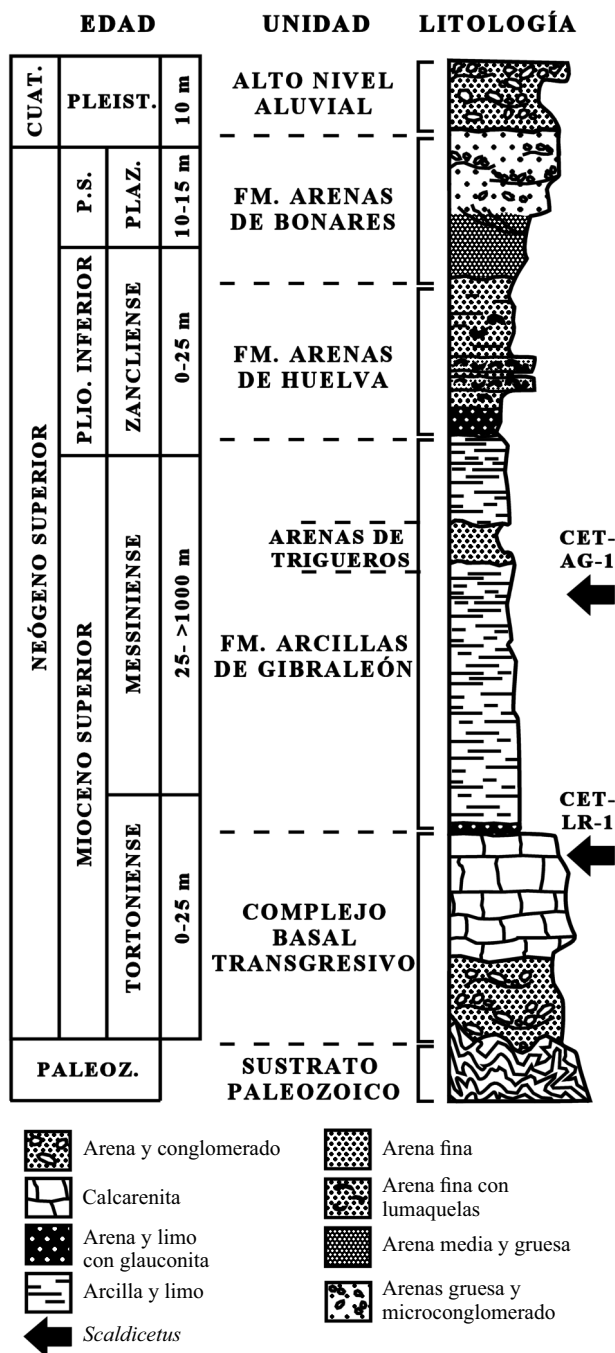


Figura 2. Columna litoestratigráfica regional del Neógeno del sector occidental de la Cuenca del Guadalquivir. Las flechas negras indican la situación de los dientes de odontocetos (modificado de Mayoral y Abad, 2008).

relleno de la cuenca lo constituyen, en su mayoría, materiales neógenos detríticos y carbonatados, fundamentalmente marinos, con una edad que abarca desde el Mioceno superior (Tortonense) hasta finales del Plioceno. Los depósitos cuaternarios continentales culminan el relleno de la cuenca.

Las formaciones neógenas del sector occidental de la Cuenca del Guadalquivir están constituidas por cuatro unidades bien diferenciadas (Civis *et al.*, 1987; Mayoral y Pendón, 1987). De base a techo son: Formación

Niebla o Complejo Basal Transgresivo (Mioceno superior, Tortonense), Formación Arcillas de Gibraleón (Mioceno superior, Tortonense superior-Messiniense), Formación Arenas de Huelva (Plioceno inferior) y Formación Arenas de Bonares (Plioceno superior-Pleistoceno) (Figura 2). La serie registra un ciclo transgresivo-regresivo a gran escala, que alcanza su máxima profundización durante el Messiniense inferior, a partir del cual comienza una fase regresiva que conlleva la retirada definitiva del mar de la cuenca y su continentalización durante el Plioceno superior.

Los restos fósiles estudiados se hallaron en dos afloramientos localizados en las provincias de Sevilla y Huelva, que se incluyen dentro de dos de las unidades neógenas del sector occidental de la Cuenca del Guadalquivir (Figura 1). Se recuperaron dos dientes parciales aislados, catalogados en el Departamento de Geodinámica y Paleontología de la Universidad de Huelva (España) bajo las siglas CET-AG-1 y CET-LR-1. El término CET se refiere a cetáceos, seguido de la localidad de procedencia. AG hace referencia a "Autovía de Gibraleón" y LR a "Lora del Río" (Figuras 1 y 3).

La primera pieza dentaria (CET-LR-1) se extrajo en el entorno de Lora del Río (provincia de Sevilla), donde afloran extensamente las facies carbonatadas (calizas y calcarenitas) correspondientes al Complejo Basal Transgresivo (CBT) (Abad, 2007). Esta unidad, de naturaleza heterogénea y arquitectura estratigráfica compleja, registra la transgresión que experimenta el borde norte de la cuenca durante el Tortonense superior.

El segundo diente (CET-AG-1) fue hallado cerca de Gibraleón (provincia de Huelva), en los materiales de la Formación Arcillas de Gibraleón (Civis *et al.*, 1987). Esta unidad se compone de una sucesión de hasta 1000 m de espesor, formada principalmente por margas y arcillas de edad Tortonense superior-Messiniense (Figura 2).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

- Orden Cetacea Brisson, 1762
- Suborden Odontoceti Flower, 1867
- Familia Physeteridae Gray, 1821
- Subfamilia Hoplocetinae Cabrera, 1926
- Género *Scaldicetus* Du Bus, 1867

Scaldicetus sp.
(Figura 3)

Localidad y edad. Gibraleón (Huelva), Formación Arcillas de Gibraleón, Mioceno superior (Messiniense).

Material. Un diente parcial CET-AG-1 (corona y mitad superior de la raíz). (Figura 3a y 3b).

Descripción. Diente unicúspide cónico, algo comprimido labio-lingualmente y de contorno triangular. La corona es relativamente corta (38 mm) respecto al tamaño total conservado del diente (84 mm) (Figuras 3 y 4 y Tabla 1).

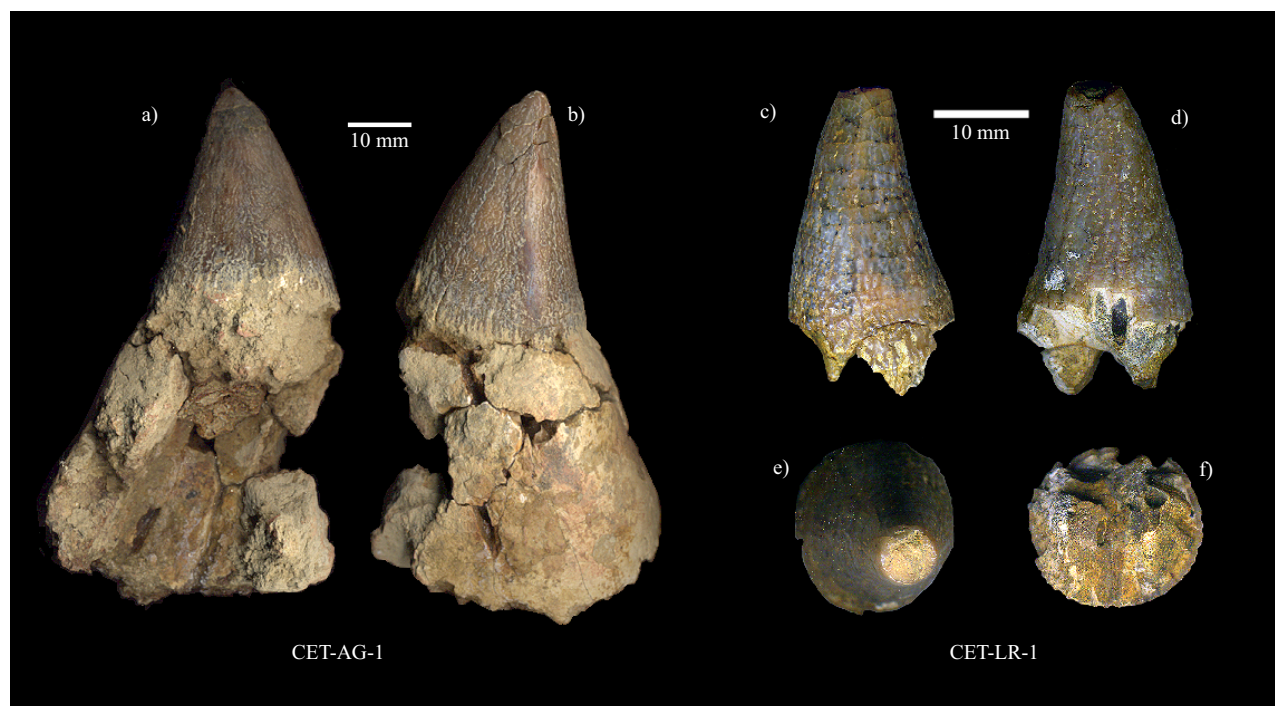


Figura 3. Ejemplares de dientes de *Scaldicetus* sp. del Mioceno superior de la Cuenca del Guadalquivir. a-b: CET-AG-1; diente en vista labial mostrando el núcleo de dentina y las paredes de cemento (a); vista lingual, donde puede observarse la faceta de desgaste (b). c-f: CET-LR-1; diente en vistas labial (c), lingual (d), apical (e) y basal (f).

Posee un margen basal recto y continúa hacia la raíz sin ninguna constricción o cuello basal. Su ápice está levemente orientado en dirección posterior. En la base de la corona los diámetros labio-lingual y mesio-distal son 24 y 29 mm respectivamente. La corona está cubierta por una fina capa (1.14 mm) de esmalte marrón sutilmente arrugado con pliegues longitudinales. No presenta crestas laterales, pero sí una incipiente faceta de desgaste vertical en la superficie lingual, que va casi desde la punta hasta su base, sin llegar a la raíz.

La mitad inferior de la raíz y parte de su cara labial no se preservaron en este espécimen. Una comparación con dientes de similar tamaño en otros especímenes de *Scaldicetus* permite estimar el tamaño de la raíz, que alcanzaría los 14 cm. Ésta última tiene una morfología alargada y ligeramente curvada hacia el margen posterior, con una base estrecha que se va ensanchando hacia la zona ventral. El núcleo de dentina es una estructura cónica alargada, que está rodeado por una capa gruesa de cemento de 10 mm que da a la raíz su forma inflada. La superficie de cemento en la cara lingual muestra marcas de bioerosión producida por peces. La ruptura en la zona inferior y labial de la raíz permite apreciar la existencia del núcleo de dentina sustituyendo una cavidad pulpar anterior bien desarrollada (13 mm de diámetro). El escaso ángulo de curvatura entre la raíz y la corona en la cara posterior del diente, así como el ensanchamiento poco acentuado de la raíz permite, al compararlo con los conjuntos dentales de *Zygophyseter varolai*, *Brygmophyseter shigensis* y *Acrophyseter deinodon*, inter-

pretar como posición más probable la de un diente lateral o sinfusal. El carácter parcial del diente y la falta de material de referencia más detallado impiden una mejor identificación. **Localidad y edad.** Lora del Río (Sevilla); Complejo Basal Transgresivo, Mioceno superior (Tortonense).

Material. Un diente parcial CET-LR-1 (corona) (Figura 3c-f). **Descripción.** Este diente solamente conserva la corona y presenta una morfología similar al ejemplar CET-AG-1, excepto que es de menor tamaño y de contorno afilado. La corona conserva una altura total de 31 mm. El ápice de la corona está incompleto, presentando bordes romos propios del desgaste por uso en vida, descartando una rotura *post-mortem*. Los diámetros planos labio-lingual y mesio-distal en la base de la corona son muy aproximados, 18 y 19 mm respectivamente, otorgándole una sección circular mejor definida (Tabla 1). El esmalte de la corona no muestra facetas de desgaste, pero sí presenta en su superficie líneas de fractura transversales (Figura 3c). El carácter parcial del diente y la falta total de la raíz impiden ubicar el diente dentro del conjunto dentario.

DISCUSIÓN

Diagnosis

Los dos dientes hallados son de grandes dimensiones, unicúspides, con coronas proporcionalmente pequeñas y raíces infladas. Estos rasgos son propios de los odontocetos

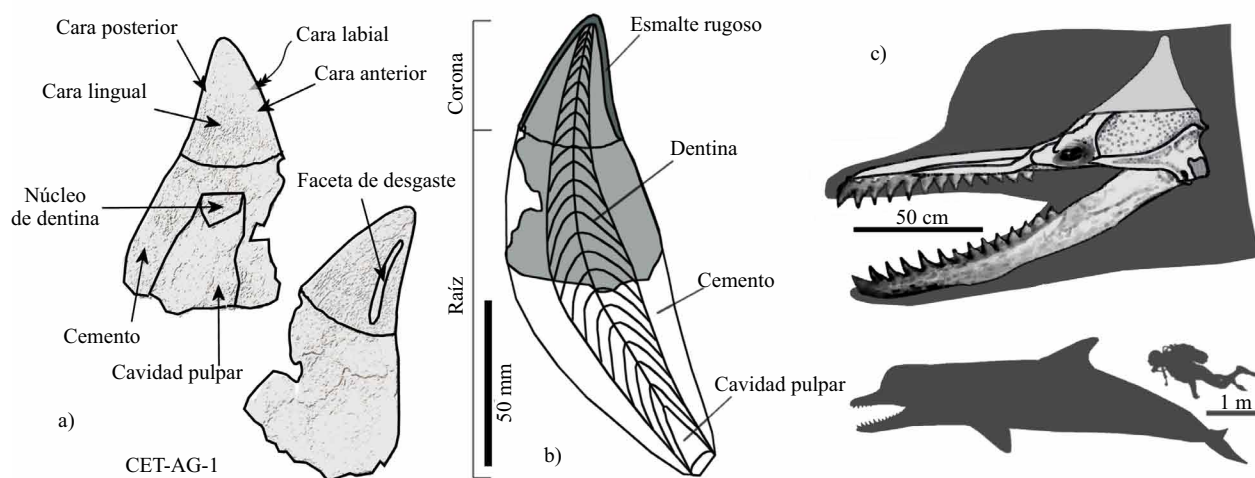


Figura 4. a-b: Estructura dental de un diente de *Scaldicetus*. En color, la silueta de la parte conservada de CET-AG-1. c: Cráneo y reconstrucción de *Zygophyseter varolai*, como representante del grupo de *Scaldicetus* más cercano geográficamente (modificado de Bianucci y Landini, 2006).

de la familia Physeteridae.

Dentro de esta familia, podemos incluirlos en la extinta subfamilia Hoplocetinae. De acuerdo con Hampe (2006), los Hoplocetinae se caracterizan por presentar dientes robustos y macizos, con una capa de esmalte corta que cubre la corona. La presencia de esmalte rugoso, también presente en Aulophyseterinae, los distingue de los Physeterinae, que carecen de esmalte rugoso y poseen una sección subcilíndrica (Muizon, 1991; Agnolin y Lucero, 2004). Además, los dientes de Physeterinae y Aulophyseterinae son mucho más finos, alargados y curvados. Los Hoplocetinae se conocen desde el Mioceno inferior al Plioceno e incluían cuatro géneros: *Diaphorocetus*, *Idiorophus*, *Scaldicetus* y *Hoplocetus*. A estos hay que sumar otros cuatro descubiertos con posterioridad al trabajo de Hampe, que son: *Zygophyseter*, *Brygmophyseter*, *Acrophyseter* y *Livyatan*.

Un análisis diferencial con los restantes Hoplocetinae permite atribuir las piezas dentales estudiadas al género *Scaldicetus*. Los cuatro géneros más recientes han sido definidos con base en el análisis de restos craneales bien conservados, ya que los dientes de por sí no son lo suficientemente distintivos, a excepción de los de *Livyatan* debido a su enorme tamaño. *Hoplocetus* presenta una constricción, o cuello, bajo la corona esmaltada, mientras que *Scaldicetus* nunca la presenta y además sus dientes son de mayor tamaño. *Diaphorocetus* fue determinado a partir de caracteres craneales y sus dientes no están bien definidos, pero se asemejan a los de *Aulophyseter*, mucho más finos y esbeltos que los de *Scaldicetus*. Por último, los dientes de *Idiorophus* son mucho más pequeños y delgados que los de *Scaldicetus*, menos curvos y además suelen presentar un diámetro fino constante en toda la mitad superior del diente, que solo se engrosa en la zona media y basal de la raíz por su cara posterior (Hampe, 2006) (Figura 5).

Como puede observarse en la Figura 5, el tamaño de la corona en los dientes estudiados tiene un tamaño mayor

que las coronas de *Zygophyseter varolai* y *Brygmophyseter shigensis*, que en general poseen unas coronas pequeñas, en torno al 18% del tamaño total del diente (Bianucci y Landini, 2006). El diente CET-LR-1 se asemeja en tamaño a los de *Acrophyseter deinodon* y a los tres dientes asignados a *Scaldicetus* sp. descritos por Estevens y Antunes (2004). El diente CET-AG-1, sin embargo, posee una corona de mayor tamaño, en torno a un tercio mayor, con 38 mm de altura frente a los 26.2 mm que posee la mayor corona de los dientes portugueses (Tablas 1 y 2). La corona de CET-AG-1 se acerca mucho en tamaño a la de *Livyatan melvillei*, pero parece improbable que se trate de un animal de esas dimensiones. El diente perteneciente a la colección de la asociación paleontológica de Murcia parece guardar unas proporciones corona/tamaño total del diente muy parecidas a las de los dientes portugueses y a los aquí descritos.

Los dientes de *Orcinus orca* tienen una longitud total de entre 10 y 14 cm, de los cuales la corona representa en torno al 20-25 % del total del diente (Figura 5). Como se comentó anteriormente para *Zygophyseter* y *Brygmophyseter* era del 18%. Tomando ambos porcentajes vemos que se aproxima al 21%, por lo que para la corona de 38 mm del diente CET-AG-1, podría estimarse una altura total del diente de unos 180 mm, de los cuales están conservados 84 mm, algo menos de la mitad del diente.

Tabla 1. Dimensiones de los dientes CET-AG-1 y CET-LR-1, en milímetros (mm).

Dientes		CET-AG-1	CET-LR-1
Altura total conservada		84	35
Corona	Altura	38	31
	Grosor máximo Labio-lingual	24	18
	Grosor máximo Mesio-distal	29	19

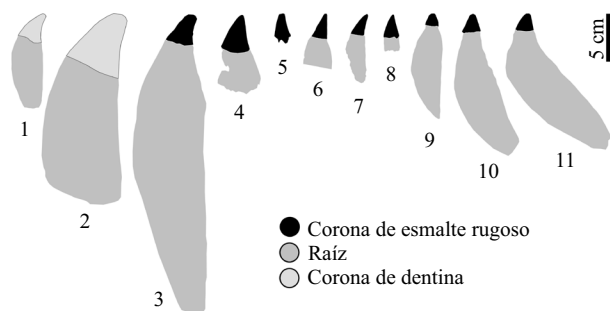


Figura 5. Tamaño comparativo de dientes de odontocetos relacionados con *Scaldicetus*. Esta figura se inspira en la fig. 4 de Pérez *et al.* (2011), que muestra dientes de diversos Physeteridae. En este caso, la figura se centra en géneros estrechamente emparentados con *Scaldicetus* o que anteriormente fueron asignados a tal género, así como un representante actual de la familia (Physeter) y un diente de *Orcinus orca* por su cercanía ecológica. Se centra, además, en especímenes más locales (España y Portugal) y en la comparación del tamaño de las coronas dentarias. 1- *Orcinus orca*. 2- *Physeter macrocephalus*. 3- *Livyatan melvillei* (modificado de Lambert *et al.*, 2010, fig. 1 i,h,g respectivamente). 4- *Scaldicetus* sp CET-AG-1. 5- *Scaldicetus* sp CET-LR-1. 6- *Acrophyseter deinodon* (modificado de Lambert *et al.*, 2008, fig. 1h). 7- *Scaldicetus* sp MTA-CO-10. 8- *Scaldicetus* sp MTA-CO-13. 9- *Scaldicetus* sp MTA-CO-18 (modificado de Estevens y Antunes, 2004, fig. 2 a,b,c respectivamente). 10- *Brygmophyseter shigensis* (modificado de Kimura *et al.*, 2006, pl. 1c). 11- *Zygophyseter varolai* (modificado de Bianucci y Landini, 2006, fig. 8a). Escala = 5 cm.

Aspectos taxonómicos sobre *Scaldicetus* y afines

Los restos fósiles completos de fisetéridos son relativamente escasos. Los dientes aislados o asociados a fragmentos de mandíbula son más comunes y han sido utilizados a menudo para describir nuevos taxones (Lambert *et al.*, 2008). Du Bus (1867, 1872) estudió numerosos dientes aislados con coronas esmaltadas, y estableció un gran número de taxones de fisetéridos en función de caracteres externos de los dientes, tales como su tamaño, curvatura, desgaste, presencia o ausencia de carenas en la corona, condición abierta o cerrada de la cavidad pulpar en el ápice de la raíz y la presencia o ausencia de bifurcación vestigial en las raíces. Estos criterios fueron considerados inadecuados por Abel (1905), que interpreta las diferencias en la morfología y el tamaño de los dientes como variaciones intraespecíficas. Este autor propuso la inclusión dentro del género *Scaldicetus* de todos los taxones preexistentes de dientes con corona esmaltada definidos por Du Bus (1867), aunque mantuvo diferentes especies de este género con el fin de dar cabida a la amplia gama de especies nombradas por Du Bus (Whitmore y Kaltenbach, 2008).

Más de una docena de especies han sido asignadas a *Scaldicetus* en todo el mundo (Estevens y Antunes, 2004; Hampe, 2006). No obstante, autores como Whitmore y Kaltenbach (2008) critican esta proliferación, ya que su distinción taxonómica se basa en criterios que pueden ser debidos a cambios ontogénicos o variaciones intraespecíficas.

A nivel mundial, la reciente aparición de esqueletos relativamente completos de fisetéridos del Mioceno,

incluyendo el cráneo, mandíbulas, y dientes, han permitido establecer nuevos géneros y especies: *Zygophyseter varolai* (Bianucci y Landini, 2006) en Italia; *Brygmophyseter shigensis* (Hirota y Barnes, 1995; Kimura *et al.*, 2006) en Japón y *Acrophyseter deinodon* (Lambert *et al.*, 2008) en Perú. Posiblemente también el enorme *Livyatan melvillei* (Lambert *et al.*, 2010), descrito igualmente en Perú, pertenezca a este grupo. De este modo, muchos de los dientes originalmente asignados a *Scaldicetus* han resultado pertenecer a varios géneros y especies distintas, que aún estando estrechamente emparentadas restan valor sistemático al género *Scaldicetus* (Kimura *et al.*, 2006). En consecuencia, *Scaldicetus* debería considerarse como un género polifilético que representaría a varios géneros diferentes, es decir, un morfotipo utilizado para clasificar a aquellos dientes aislados que no pueden ser identificados con más exactitud.

Aspectos paleoecológicos

Durante el Tortonense la conexión Atlántico-Mediterráneo se realizaba a través de los estrechos Nordbético (Sur de España) y Rifeño (Norte de Marruecos) (Martin *et al.*, 2009) (Figura 6a). En la costa septentrional del Estrecho Nordbético, en el entorno del afloramiento donde fue hallado el diente CET-LR-1, el análisis paleontológico y sedimentológico de las facies del CBT indican un medio de escasa profundidad, de litoral a plataforma interna, de aguas cálidas y de escasos nutrientes, donde la vida se desarrollaba dentro de la zona fótica, con aportes sedimentarios continentales desde sistemas deltaicos adyacentes (Abad, 2007). Hasta ahora no existían datos previos relevantes sobre la presencia de vertebrados fósiles marinos en este sector de la cuenca, a excepción de la aparición de algunos dientes, mal conservados, de seláceos (*Isurus* sp.) y diversos otolitos.

Posteriormente, durante el Messiniense toda la cuenca experimenta una rápida profundización y el sector occidental del Estrecho Norbético queda ocupado por medios de plataforma profunda y talud superior registrados en la Formación Arcillas de Gibraleón (Sierro y Civis, 1987; Ruiz y González-Regalado, 1996) (Figura 6b). En estos depósitos, junto al diente CET-AG-1, aparecen abun-

Tabla 2. Dimensiones de los dientes MTA-CO-10, MTA-CO-13 y MTA-CO-18 asignados a *Scaldicetus* sp. por Estevens y Antunes (2004), en milímetros (mm).

Dientes	MTA-CO-10	MTA-CO-13	MTA-CO-18
Altura total conservada	72.5	-	107.8
Altura máxima corona	18.9	26.2	13.0
Grosor máximo corona	11.1	17.0	14
Altura máxima corona	59.3	-	93.0
Grosor máximo raíz	21.0	-	32.6



Figura 6. Paleogeografía del sur de la Península Ibérica durante el Tortoniense superior a) y durante el Messiniense inferior-medio b). Se sitúan los restos de *Scaldicetus* hallados en cada periodo (modificado de Martín *et al.*, 2009; Cachão y da Silva, 2000).

dantes restos de osteíctios (*Thunnus*, *Lophius*, *Sparus*, *Epinephelus*, *Diaphus*), condriictios (*Carcharocles*, *Isurus*, *Lamna*, *Carcharhinus*, *Notorynchus*, *Carcharias*, *Squatina*, *Sphyrna*), quimeras (*Hydrolagus*, *Chimaera*, *Edaphodon*, *Ischyodus*), quelonios y cetáceos (García *et al.*, 2011; Toscano, 2010; Toscano *et al.*, 2009, 2011). La aparición conjunta de fauna semi-bentónica profunda como las quimeras, junto a algunas especies de vertebrados más someras (p.ej. *Sparus*) indica una paleobatimetría de 150-200 m para la Formación Arcillas de Gibralfón en este yacimiento, muy aproximada a la inferida a través del análisis de microfauna (p.ej. González-Regalado y Ruiz, 1990; Rico-García *et al.*, 2005, Pérez-Asensio *et al.*, 2012).

Las características craneales, los grandes dientes funcionales presentes en ambas mandíbulas de los taxones de fisetéridos fósiles descritos recientemente (*Zygophyseter*, *Brygmophyseter*, *Acrophyseter*, *Livyatan*, ver referencias en el apartado de taxonomía) y un patrón abrasivo de facetas de desgaste en los dientes similares a los observados en *Orcinus orca* (Hampe, 2006), indican que no fueron succionadores como los actuales cachalotes, que sólo poseen dientes funcionales en su mandíbula inferior. Se trataría, por tanto, de superpredadores de grandes peces, cefalópodos, focas, delfines e incluso pequeños mysticetos.

Se han hallado restos relativamente completos de varios linajes de estos cachalotes cazadores hasta el Mioceno terminal, pero existen dientes aislados del morfotipo

Scaldicetus hasta el Plioceno inferior-medio (Fitzgerald, 2004). Desde el Plioceno y hasta la actualidad, el resto de cachalotes supervivientes irán perdiendo funcionalidad en los dientes superiores, convirtiéndose en eficientes succionadores de alimento (mayoritariamente cefalópodos) y ocupando regiones más profundas del océano (Lambert, 2011).

Scaldicetus vs. *Orca*

La desaparición de Hoplocetinae durante el Plioceno medio coincide cronológicamente con la aparición de otro linaje de odontocetos, los grandes delfinidos del grupo de la orca (*Orcinus citoniensis*, Capellini 1883), que también poseen la habilidad para cazar grandes presas, compitiendo y ocupando probablemente el nicho ecológico de los Hoplocetinae. En este sentido, autores como Bianucci y Landini (2006), entre otros, a partir de los rasgos anatómicos de material previamente asignado a *Scaldicetus* (después reasignado a *Z. varolai* y *B. shigensis*) deducen que presentaría unos hábitos alimenticios similares a los de las actuales orcas (*Orcinus orca*), por lo que muchas de las especies descritas en los mismos yacimientos en los que aparecieron los dientes de *Scaldicetus* serían sus presas potenciales.

Cabe reseñar que cuando se habla de corona con esmalte en Hoplocetinae nos referimos a una gruesa capa de esmalte de más de 1 mm de grosor. Ésta no debe confundirse con la fina capa de esmalte descrita en otros odontocetos actuales, que oscila entre 0.1 y 0.3 mm (0.2 mm en *O. orca*, e inexistente en adultos de *P. macrocephalus*) (Keil y von Nolting, 1969/1988). Con el uso, tras desaparecer el esmalte, se desgasta la capa inferior de cemento y comienza a aflorar la dentina densa y brillante. El grosor del esmalte está relacionado con la abrasión producida por las presas capturadas. *Physeter* se alimenta de cefalópodos blandos, por lo que su esmalte dental es vestigial. *Orcinus* se alimenta de peces óseos y mamíferos marinos. En casos documentados de un alto consumo de tiburones por parte de *Orcinus*, se ha observado un fuerte desgaste dental a causa de los dentículos dérmicos de la piel de los escualos (Ford *et al.*, 2011). El mayor grosor del esmalte en *Scaldicetus*, 1.14 mm frente a los 0.2 mm de *Orcinus*, junto a la crenulación del esmalte que ofrecería un mejor agarre, apoya la teoría de que *Scaldicetus* fue un cazador muy activo y que su dieta sería tanto o más abrasiva que la de las actuales orcas.

En la actualidad, las orcas recorren las aguas del Golfo de Cádiz en su paso por el Estrecho de Gibraltar (Reeves y Notarbartolo di Sciara, 2006) (Figura 7) persiguiendo y capturando al atún rojo (*Thunnus thynnus*) y otras presas similares. Es muy probable que una situación muy similar se produjera en la entrada occidental del antiguo corredor Nordbético, que conectaba en aquellos momentos las aguas del Océano Atlántico y del Mar Mediterráneo.

La aparentemente amplia distribución paleobiogeográfica de los hallazgos de *Scaldicetus* confieren a este grupo una gran versatilidad ecológica y refuerza la hipótesis

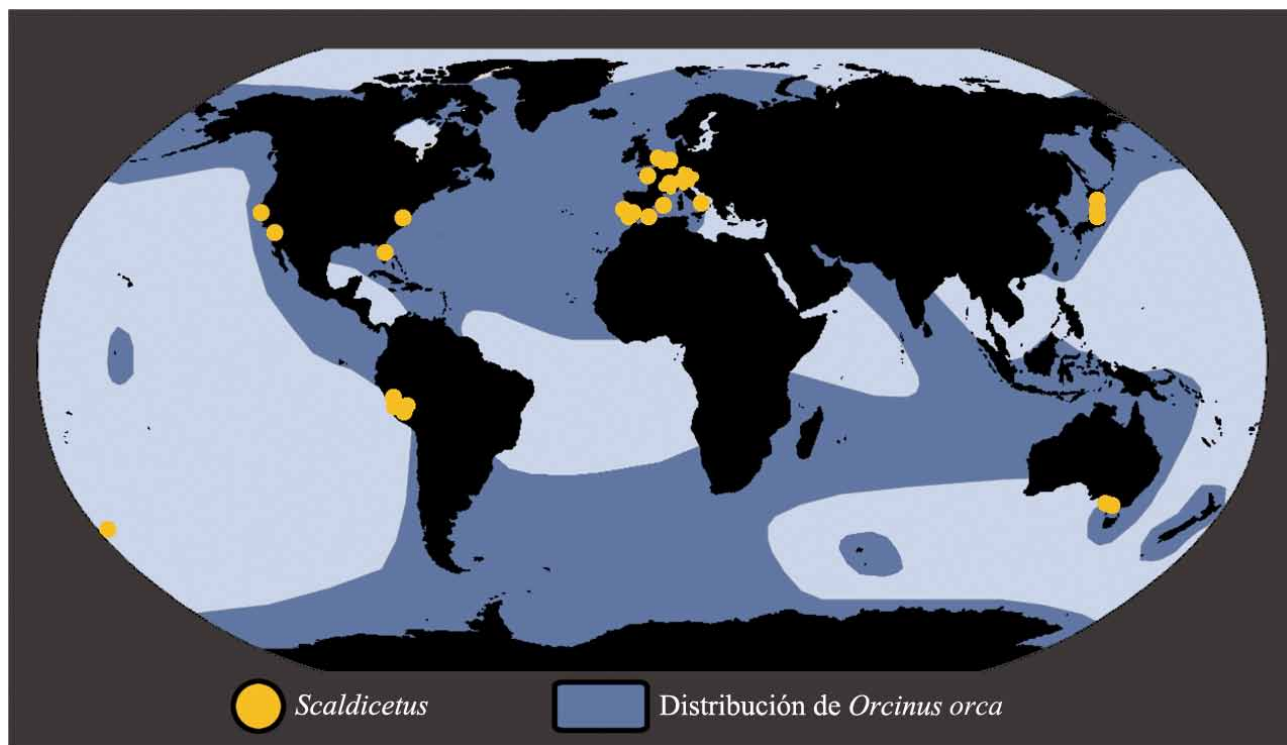


Figura 7. Distribución global de restos de *Scaldicetus* y áreas habitadas por *Orcinus orca* (modificado de Dahlheim y Hening, 1999; Lambert *et al.*, 2008 y 2010; Paleobiology Database, 2012).

de que ocuparía el nicho ecológico de las actuales *Orcinus* durante el Neógeno, habitando zonas oceánicas costeras y de mar abierto, tanto de aguas frías (Mar del Norte, Van Deirse, 1931) como cálidas (Atlántico tropical noroccidental; Morgan, 1994) (Figura 7). Sin embargo hay que tener cuidado con esta hipótesis al ser *Scaldicetus* un género polifilético que representaría varios géneros diferentes. Es decir, la amplia distribución geográfica de este género podría estar representando, en realidad, la distribución geográfica de varios géneros diferentes.

CONCLUSIONES

Este trabajo constituye la primera cita de odontocetos en el sur de España. El estudio taxonómico de dos grandes dientes hallados en depósitos del Mioceno de la Cuenca del Guadalquivir ha permitido atribuirlos al género polifilético *Scaldicetus* (Physeteridae, Hoplocetinae). La presencia de este taxón en ambientes tanto litorales como marinos profundos, con abundantes presas potenciales, pone de manifiesto la relevancia del litoral atlántico del sur de España en el tránsito de cetáceos marinos entre el Océano Atlántico y el Mar Mediterráneo durante el Neógeno. Las características morfológicas de estos cachalotes extintos, así como su gran adaptabilidad y su distribución global, concuerdan con la hipótesis de que ocuparían un nicho ecológico muy similar al del actual *Orcinus*.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado con una beca de investigación FPU del Ministerio de Educación (AP2009-1510) y el grupo RNM-238 de la Universidad de Huelva. Los autores muestran su agradecimiento a D. Antonio Toscano García, padre del primer firmante de este trabajo, que localizó el ejemplar CET-AG-1; y a la Sociedad Espeleológica Geos, por el préstamo para el estudio del ejemplar CET-LR-1. Se agradece al editor Dr. Zurita, a Sergio P. Ávila y a un revisor anónimo, sus comentarios y sugerencias, que han contribuido a la mejora de este artículo.

REFERENCIAS

- Abad, M., 2007, La transgresión Tortoniense en el Margen Pasivo de la Cuenca del Guadalquivir, Respuesta Estratigráfica e Implicaciones Paleontológicas: Huelva, España, Universidad de Huelva, tesis doctoral, 510 p.
- Abel, O., 1905, Les odontocetes du Boldérien (Miocene supérieur) d'Anvers: Mémoires du Musée royal d'histoire naturelle de Belgique, T. III, fasc. 2, Mém. 10, 155 p.
- Agnolin, F., Lucero, S., 2004, Registros de cetáceos del Mioceno Tardío de Entre Ríos, Argentina: Revista de Biología Marina y Oceanografía, 39(2), 107-110.
- Asociación Cultural Paleontológica Murciana (ACPM), 2012, Diente de cetáceo, Mioceno, Sangonera (en línea), <<http://www.educarm.es/paleontologia/docs/mi1cetaceo.jpg>>, acceso libre, consulta: 03 de enero de 2012.
- Bianucci, O., Landini, W., 2006, Killer sperm whale: a new basal

- physeteroid (Mammalia, Cetacea) from the Late Miocene of Italy: *Zoological Journal of the Linnean Society*, 148, 103-131.
- Brisson, M.J., 1762, *Regnum animale in classes IX. Distributum, sive Synopsis methodica sistens generalem Animalium distributionem in Classes IX, & duarum primarum Classicum, Quadrupedum scilicet & Cetaceorum, particularem divisionem in Ordines, Sectiones, Genera & Species: Lugduni Batavorum*, 296 pp.
- Cabrera, A., 1926, Cetáceos fósiles del Museo de La Plata: *Revista del Museo de La Plata*, 29, 363-411.
- Cachão, M., da Silva C.M., 2000, The three main marine depositional cycles of the Neogene of Portugal: *Ciências da Terra (Universidade Nova de Lisboa)*, 14, 303-312.
- Capellini, G., 1883, Di un'Orca fossile scoperta a Cetona in Toscana. *Memorie dell'Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna, Serie IV*, 4, 665-687.
- Civis, J., Sierro, J.F., González-Delgado, J.A., Flores, J.A., Andrés, I., Porta, J., Valle, M.F., 1987, El Neógeno marino de la provincia de Huelva, antecedentes y definición de las unidades litoestratigráficas, en Civis, J. (ed.), *Paleontología del Neógeno de Huelva (W Cuenca del Guadalquivir)*: Salamanca, Ediciones Universidad de Salamanca, 9-27.
- Dahlheim, M.E., Hening, J.E., 1999, Killer whale *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758), en Ridgeway, S.H., Harrison, R. (eds.), *Handbook of Marine Mammals*: San Diego, Academic Press, 281-322.
- Du Bus, B., 1867, Sur quelques mammifères du crag d'Anvers: *Bulletins de L'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts*, 24, 562-577.
- Du Bus, B., 1872, Mammifères nouveaux du crag d'Anvers: *Bulletins de L'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts*, 34, 491-509.
- Flower, W.H., 1867, Description of the skeleton of *Inia geoffrensis* and of the skull of *Pontoporia blainvillii*, with remarks on the systematic position of these animals in the order Cetacea: *Transactions of the Zoological Society of London*, 6(3), 87-116.
- Gray, J.E., 1821, On the natural arrangement of vertebrate animals: *The London medical repository*, 15(1), 296-310.
- Esperante, R., Muñiz Guinea, F., Nick, K.E., 2009, Taphonomy of a mysticeti whale in the Lower Pliocene Huelva Sands Formation (Southern Spain): *Geologica Acta*, 7(4), 489-504.
- Estevens, M., Antunes, M.T., 2004, Fragmentary remains of odontocetes (Cetacea, Mammalia) from the Miocene of the Lower Tagus Basin (Portugal): *Revista Española de Paleontología*, 19(1), 93-108.
- Fitzgerald, E.M.G., 2004, A review of the Tertiary fossil Cetacea (Mammalia) localities in Australia: *Memoirs of Museum Victoria*, 61(2), 183-208.
- Ford, J.K.B., Ellis, G.M., Matkin, C.O., Wetklo, M.H., Barrett-Lennard, L.G., Withler, R.E., 2011, Shark predation and tooth wear in a population of northeastern Pacific killer whales: *Aquatic Biology*, 11, 213-224.
- García, E.X.M., Ruiz, F., Antunes, M., Balbino, A., Civis, J., Toscano-Grande, A., Abad, M., 2011, Ictiofauna del Mioceno Superior del suroeste de la Cuenca del Guadalquivir (Suroeste de España) (resumen), en *Sociedad Mexicana de Paleontología, XII Congreso Nacional de Paleontología, Puebla, México, Libro de resúmenes*, p. 61.
- Geisler, J.H., Sanders, A.E., 2003, Morphological Evidence for the Phylogeny of Cetacea: *Journal of Mammalian Evolution*, 10, 23-129.
- Geisler, J.H., McGowen, M.R., Yang, G., Gatesy, J., 2011, A supermatrix analysis of genomic, morphological, and paleontological data from crown Cetacea: *BMC Evolutionary Biology*, 11, 112.
- González-Regalado, M.L., Ruiz, F., 1990, Los ostrácodos del tramo inferior de la Formación "Arcillas de Gibrleón" (Gibrleón, provincia de Huelva, SW España): *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 3, 23-31.
- Hampe, O., 2006, Middle/late Miocene hoplocetine sperm whale remains (Odontoceti: Physeteridae) of North Germany with an emended classification of the Hoplocetinae: *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin*, 9, 61-86.
- Hirota, K., Barnes, L.G., 1995, A new species of Middle Miocene sperm whale of the genus *Scaldicetus* (Cetacea: Physeteridae) from Shiga-mura, Japan: *The Island Arc* 3, 453-472.
- Keil, A., von Nolting, H., 1969/1988, On the odontology of certain marine Odontoceti and their dentine and enamel structures: *Canadian Translation of Fisheries and Aquatic Sciences*, 5367, 47 p. Traducción al inglés en 1988 de la obra en alemán de 1969. Título original: Zur odontologie einiger mariner Odontoceten und deren dentin und schmelzstrukturen: *Zoologische Beitrage* 15(1), 1-31.
- Kimura, T., Hasegawa, Y., Barnes, L.G., 2006, Fossil sperm whales (Cetacea, Physeteridae) from Gunma and Ibaraki prefectures, Japan; with observations on the Miocene fossil sperm whale *Scaldicetus shigenis* Hirota and Barnes, 1995: *Bulletin Gunma Musseun Natural History*, 10, 1-23.
- Lambert, O., 2005, Phylogenetic affinities of the long-snouted dolphin *Eurhinodelphis* (Cetacea, Odontoceti) from the Miocene of Antwerp, Belgium: *Palaeontology*, 48, 653-679.
- Lambert, O., 2011, New discoveries of fossil toothed whales from Peru: our changing perspective of beaked whale and sperm whale evolution, en Bisconti M., Roselli A., Borzatti de Loewenstern, A. (eds.), *Climatic change, Biodiversity, Evolution: Natural History Museum and Scientific Research, Proceedings of the meeting: Quaderni del Museo di Storia Naturale di Livorno*, 23, 13-27.
- Lambert, O., Bianucci, G., Muizon, C., 2008, A new stem-sperm whale (Cetacea, Odontoceti, Physeteroidea) from the Latest Miocene of Peru: *Comptes Rendus Palevol*, 7(6), 361-369.
- Lambert, O., Bianucci, G., Post, K., Muizon, C., Salas-Gismondi, R., Urbina, M., Reumer, J., 2010, The giant bite of a new raptorial sperm whale from the Miocene epoch of Peru: *Nature*, 466, 105-108.
- Martín, J.M., Braga, J.C., Aguirre, J., Puga-Bernabéu, A., 2009, History and evolution of the North-Betic Strait (Prebetic Zone, Betic Cordillera): A narrow, early Tortonian, tidal-dominated, Atlantic-Mediterranean marine passage: *Sedimentary Geology*, 216 (3-4), 80-90.
- Mas, G., 2004, Comunicació preliminar sobre la freqüència de grans Cetacis (Mammalia) al Pliocè mitjà – superior de la conca sedimentària de Palma (Illes Balears). Implicacions paleoambientals, en *IV Jornades de Medi Ambient de les Illes Balears. Ponències i Resums*, Pons, G.X. (ed.), Societat d'Història Natural de les Balears, 63-67.
- Mayoral, E., Abad, M., 2008, La geología de la Cuenca del Guadalquivir, en Alonso-Chaves, F.M., Barba-Brioso, J., (eds.) *Geología de Huelva: lugares de interés geológico*: Universidad de Huelva, Servicios de Publicaciones, 20-27. ISBN: 978-84-96826-98-4.
- Mayoral, E., Pendón, J.G., 1987, Icnofacies y sedimentación en zona costera, Plioceno superior, litoral de Huelva: *Acta Geologica Hispanica* 21-22, 507-514.
- Mercadal, B., Pilleri, G., Casinos, A., 1985, A tooth of *Scaldicetus grandis* (Du Bus, 1872) (Physeteridae) from Aire Island (Menorca, Spain): *Investigations on Cetacea* 17, 31-34.
- Morgan, G.S., 1994, Miocene and Pliocene marine mammal faunas from the Bone Valley Formation of central Florida, en Berta, A., Demere, T.A. (eds.), *Contributions in Marine Mammal Paleontology Honoring Frank C. Whitmore Jr.*: San Diego, Proceedings of the San Diego Society of Natural History, 29, 239-268.
- Muizon, C., 1991, A new Ziphiidae from the early Miocene of Washington State (USA) and phylogenetic analysis of the major groups of odontocetes: *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 4(12), 279-326.
- Muñiz, F., Haro, J., Castilla, E., López, M.A., Quintero, M.C., Martín, M., Jesús, P., Martos, C., Toscano, A., 2006, Intervenciones paleontológicas sobre restos de cetáceos mysticetos del Plioceno de la provincia de Huelva, SO de España: *Anuario Arqueológico de Andalucía*, 2043-2066.
- Muñiz, F., Toscano, A., Sánchez, A., Esperante, R., Korestky, I., 2008, Bioerosión producida por necrófagos marinos en restos óseos del Plioceno Inferior de Huelva (SO España), en *Libro de Actas XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Sevilla, Sociedad Española de Paleontología*, 47-48.
- Muñiz, F., Toscano, A., Bromley, R.G., Esperante, R., 2009, Excepcional

- caso de interacción trófica entre tiburones hexanchiformes y una ballena Balaenoptera en el Plioceno inferior de Huelva (SO de España), en Libro de Actas de las XXV Jornadas de la Sociedad española de Paleontología, Ronda (Málaga), Sociedad Española de Paleontología, 242-244.
- Paleobiology Database, 2012, Scaldicetus (en línea): <http://paleodb.org/?a=checkTaxonInfo&taxon_no=36900&is_real_user=1>. Acceso libre. Consulta: Junio 2013.
- Pérez, L.M., Cione, A.L., Cozzuol, M., Varela, A.N., 2011. A sperm whale (Cetacea: Physteroidea) from the Parana Formation (Late Miocene) of Entre Rios, Argentina, Environment and taphonomy: Ameghiniana 48(4), 648-654
- Pérez-Asensio, J.N., Aguirre, J., Schmiedl, G., Civis, J., 2012, Messinian paleoenvironmental evolution in the lower Guadalquivir Basin (SW Spain) based on benthic foraminifera: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 326-328, 135-151.
- Reeves, R., Notarbartolo di Sciara, G., 2006, The status and distribution of cetaceans in the Black Sea and Mediterranean Sea: Malaga, IUCN Centre for Mediterranean Cooperation, 137 pp.
- Rico-García, A., Civis, J., González-Delgado, J.A., 2005, Asociaciones de bivalvos y foraminíferos de los depósitos messinienses de Gibralfón (Huelva, SO España), en XXI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Sevilla, Sociedad Española de Paleontología, 101-102.
- Ruiz, F., González-Regalado, M.L., 1996, Les ostracodes du golfe Mio-Pliocene du Sud-Ouest de l'Espagne: Revue de Micropaléontologie, 39, 137-151.
- Sendra, J.R., 2004, Un paleontólogo halla un diente de cachalote de 10 millones de años (en línea), <<http://www.bajoelagua.com/articulos/vida-marina/909.htm>>. Acceso libre, consulta: 12 de enero de 2012.
- Sierro, F.J., Civis, J., 1987, Los foraminíferos bentónicos en la sección de Gibralfón (Formación "Arcillas de Gibralfón", Huelva), en Civis, J. (ed.), Paleontología del Neógeno de Huelva (W Cuenca del Guadalquivir): Salamanca, Universidad de Salamanca, 55-64.
- Toscano, A., 2010, Vertebrados marinos del Neógeno del Suroeste de España: Una contribución al Patrimonio Paleobiológico: Huelva, Universidad de Huelva, Trabajo de investigación fin de máster (inédito), 122 pp.
- Toscano, A., Abad, M., García-García, E.X.M., González-Regalado, M.L., Ruiz, F., Prudencio, M.I., Dias, M.I., 2009, Datos preliminares sobre la Ictiofauna de la Formación "Arcillas de Gibralfón" (Huelva, SO de España): Studia Geologica Salmanticensis, 45(2), 129-138.
- Toscano, A., Abad, M., García, E.X., Ruiz, F. González-Regalado, M.L., 2011, First occurrence of Chimaeroid Fishes (Chondrichthyes, Holocephali) in the Neogene of the Iberian Peninsula, en Climate changes, bioevents and geochronology in the Atlantic and Mediterranean over the last 23 Myr, en RCMNS-RCANS Colloquium, Salamanca, Spain, Abstract Book: Universidad de Salamanca y Ministerio de Ciencia e Innovación, 212-213.
- Van Deirse, A.B., 1931, De fossiele en recente Cetacea van Nederland, i-ix, 1-304, abf. 1-39.
- Whitmore, F.C., Kaltenbach, J.A., 2008, Neogene Cetacea of the Lee Creek Phosphate Mine, North Carolina: Virginia Museum of Natural History Special Publication, 14, 181-269.

Manuscrito recibido: Junio 14, 2012

Manuscrito corregido recibido: Marzo 8, 2013

Manuscrito aceptado: Marzo 11, 2013