

LOS GOMPHIDAE (INSECTA, ODONATA, ANISOPTERA) DEL CRETÁCICO INFERIOR DE ESPAÑA

Xavier MARTÍNEZ-DELCLÒS¹ y André NEL²

¹ Dept. Geologia dinàmica, Geofísica i Paleontologia, Fac. Geologia, Univ. Barcelona. 08071 Barcelona, España.

² Muséum National d'Histoire Naturelle, 8 rue Buffon. 75005 Paris, Francia.

ABSTRACT

Two species of Lower Cretaceous Gomphidae (Odonata, Anisoptera) found in lithographic limestones in Spain are described and compared with Recent and other fossil gomphids. One of these species, *Ilerdaegomphus pallerolae* (Gómez), is known from Montsec (Lleida/Lérida province) but redescribed; the other, *Ilerdaegomphus torcae*, is a new species found at Las Hoyas (Cuenca province).

Keywords: Insecta, Odonata, Gomphidae, n.sp., Lower Cretaceous, Spain.

RESUMEN

En este trabajo se estudian dos especies de gónfidos (Odonata, Anisoptera) encontradas en los yacimientos de calizas litográficas del Cretácico inferior de España. Una de estas especies, *Ilerdaegomphus pallerolae* (Gómez), es conocida de los yacimientos del Montsec (Provincia de Lleida) y ahora se redescubre; la segunda, *Ilerdaegomphus torcae*, es una nueva especie encontrada en el yacimiento de Las Hoyas (Provincia de Cuenca). Ambas especies son estudiadas y comparadas con el resto de gónfidos actuales y fósiles.

Palabras clave: Insecta, Odonata, Gomphidae, n.sp., Cretácico Inferior, España.

INTRODUCCIÓN

Los primeros gónfidos del registro fósil de España fueron dados a conocer por Martínez-Delclòs (1989a), tras la revisión de la especie *Palaeaeschna pallerolae* citada por Gómez (1979), en las calizas litográficas del Montsec (Lleida), y emplazada inicialmente entre los Aeshnidae. Martínez-Delclòs (1989a) estudió el ejemplar y emplazó la especie en el nuevo género *Ilerdaegomphus*, entre los gónfidos. Martínez-Delclòs (1989b) citó la presencia de individuos de esta familia en el yacimiento de Las Hoyas (Serranía de Cuenca) pero no realizó su descripción.

En el presente trabajo se aporta nuevos caracteres de la especie *I. pallerolae* y se establece la nueva especie *Ilerdaegomphus torcae* hallada en el yacimiento de Las Hoyas (Cuenca).

SISTEMÁTICA

Discusión: Meunier (1914) creó el género *Palaeaeschna* para una larva de odonato anisóptero de la familia Aeshnidae, *Palaeaeschna vidali*, encontrada en las calizas litográficas del Montsec (Provincia de Lleida). Gómez (1979) estableció la especie *P. pallerolae* para el odonato adulto que aquí se revisa y la adscribió al género *Palaeaeschna*, ya que opinaba que se trataba de la for-

ma adulta de *P. vidali*. En su trabajo, este autor omitió la descripción del ejemplar justificando que los caracteres que se podían observar en la fotografía del trabajo eran suficientemente claros. Gómez (1986) comentó de este ejemplar: "Este insecto posee la impresión de las alas muy tenue e incompleta, por lo que su comparación con los anisópteros actuales no es posible; es preferible, pues, colocar este ejemplar como un anisóptero, sin precisar género y especie." Martínez-Delclòs (1989a) describió la especie que fue emplazada en el género *Ilerdaegomphus*.

Orden ODONATA Fabricius, 1792
Suborden ANISOPTERA Selys, 1840
Superfamilia GOMPHOIDEA Brauer, 1856
Familia Gomphidae Brauer, 1856
Género *Ilerdaegomphus* Martínez-Delclòs, 1989
Ilerdaegomphus pallerolae Gómez (1979)
Figs. 1A-1B

Los signos que anteceden a la entrada de las referencias pertenecen a la nomenclatura abierta de acuerdo con Matthews (1973).

- v. 1979 *Palaeaeschna pallerolae* Gómez, 339, fig. 4.
- v. 1986 *Palaeaeschna pallerolae* Gómez; Gómez, 719, fig. 11.
- v. 1989a *Ilerdaegomphus pallerolae* (Gómez); Martínez-Delclòs, foto 1, figs. 1.

- v. 1991a *Ilerdaegomphus pallerolae* (Gómez); Martínez-Delclòs, 103, figs. 2 y 106, foto 5.
 v. 1991b *Ilerdaegomphus pallerolae* (Gómez); Martínez-Delclòs, 209-222, figs. 6.1.33-6.1.36, lám. 3, foto B.

Material: Martínez-Delclòs (1989a) describió la especie en función del holotipo figurado por Gómez (1979). Hoy se ha obtenido otro ejemplar, el LC-011-GDGP, que está depositado en el Dpt. de Geología dinàmica, Geofísica i Paleontologia, de la Universitat de Barcelona. Este ejemplar consta de placa y contraplaca, presenta bien conservadas las alas anteriores, la parte media-costal de las posteriores y la cabeza; el tórax y los primeros segmentos abdominales están comprimidos; el resto del cuerpo está ausente (Fig. 1A). La convexidad de las venas en el fósil no corresponde a la convexidad real de las alas del animal en posición dorsal. El holotipo (LP-0035-G/IEI), se encuentra en la colección J. E. Gómez, depositada en la Fundació Pública Institut d'Estudis Ilerdencs, en Lleida.

Descripción: En este apartado se incluyen sólo aquellos caracteres que no fueron observados en la descripción del holotipo (Martínez-Delclòs, 1989a) y que han sido estudiados en el nuevo ejemplar hallado (LC-011-GDGP), por tanto se complementa y redescrive la versión original.

Cabeza: Se presenta en los dos ejemplares aplastada en posición dorsal y las piezas ventrales no se aprecian. Todas las estructuras de la parte frontal (clípeo, labro, mandíbulas, etc.) están deformadas y proyectadas hacia delante de la cabeza. Este aspecto "prognato" de la cara no es un carácter de los Gomphidae, sino que es causado por el aplastamiento tafonómico del animal. La longitud de la cabeza es de 3,5 mm-3,8 mm (medida aproximada, ya que la parte anterior está deformada) y la anchura es de 3,7 mm-4,3 mm.

Todas las estructuras frontales están muy bien conservadas en ambos individuos. No se puede ver si el clípeo está dividido en un postclípeo y un antclípeo (se observa una estructura clípeo + labro). En cambio, toda la parte dorsal de la cabeza no ha sufrido grandes mermas, en particular los ojos están muy bien conservados (Fig. 1B). Las suturas que separan el occipucio del vértex y éste del front se han conservado. El vértex es estrecho y queda limitado lateralmente por los ojos (longitud del vértex 1 mm, anchura 1,5 mm). El vértex y el occipucio no presentan ninguna ornamentación particular, siendo el último más pequeño que el primero (longitud 0,2 mm y anchura 1,1 mm). El front está bien conservado y es igual de ancho que el vértex. En éste existen 3 ocelos bien marcados (ejemplar LC-011-GDGP), no alineados, la disposición de los cuales es comparable a la de los Gomphidae y tienen una medida de 0,2 mm. El ocelo medio está desplazado un poco hacia la parte facial. La cresta occipital no parece tener forma carenada (*Occipital crest typically not ridge-like* de Carle, 1986).

Los ojos son muy largos (1,5 mm), estrechos (1,2 mm) y separados 1,5 mm, por lo que es posible que sólo su parte dorsal sea visible. Son bastante más anchos y redondeados en la parte posterior, siendo en la anterior puntiagudos (Fig. 1B). **Tórax:** Recuerda al de los Anisoptera, con el protórax pequeño y el sintórax grueso y rechoncho. Al estar fosilizado en vista dorsal, es imposible conocer su altura real y, en consecuencia, es imposible de determinar las medidas de los ángulos que definen la proyección hacia delante, de la parte anterior del mesotórax. No obstante se puede medir la distancia entre el protórax y las inserciones de las alas anteriores (d(P,I): 3,2 mm-4 mm) y la distancia de la inserción de las alas anteriores al nacimiento del abdomen (d(I,A): 2,1 mm-3,2 mm). Las últimas medidas pueden estar modificadas

debido al aplastamiento tafonómico. Es imposible determinar si el tórax de esta especie era más bien "prognato" como en los Zygoptera y Anisoptera Gomphidae, o menos "prognato", como en los Libelluloidea. La longitud del tórax oscila entre los 5,2 mm y los 8 mm aproximadamente, a causa de la deformación (Fig. 1B).

Patás: Sólo pueden verse en el holotipo (ver Martínez-Delclòs, 1989a).

Alas: La nomenclatura de las venas se basa en el trabajo de Carle (1982). El ala anterior presenta las siguientes medidas: la longitud oscila entre 24,6 mm y 24,7 mm, la anchura a nivel del nodo 5,1 mm-6,2 mm, la distancia de la base al nodo 12,2 mm-12,5 mm, distancia del nodo al ápex 12,1 mm-12,3 mm y distancia del nodo al pterostigma 7,5 mm-8,5 mm. El ala posterior presenta las siguientes medidas: longitud entre 23,7 mm y 23,8 mm, anchura a nivel del nodo 7,1 mm, distancia de la base al nodo 11,9 mm-11,2 mm, distancia del nodo al ápex 11,9-12,4 mm y distancia del nodo al pterostigma 7,9 mm-8,3 mm.

Los árculos están bien conservados en todas las alas y son comparables a los del resto de Odonata. Es el clásico con la RP que aparece lejos del nacimiento de la RP+MA, al menos, a la misma distancia de la inflexión de la MA que de la R+MA. Tanto en las alas anteriores como en las posteriores, la MA y la RP se tocan basalmente; no obstante, en las alas anteriores las transversas localizadas en la parte ventral del árculo son más cortas que en las posteriores. Esta vena transversa es igual de gruesa que las transversas vecinas, aunque hay muy pocas entre las nervaduras longitudinales que rodean el árculo (la MA, la RP, la R+MA y la MP+CuA) (Fig. 1B).

El nodo está bien conservado y la organización y ornamentación de las venas que forman el margen costal son diferenciables. El nodo está formado por una vena transversa entre la ScP y el margen costal; está reforzado por la vena CP que se flexiona ventralmente y se dirige hacia la RA (Fig. 1B). La ScP pasa bajo esta transversa y la rodea distalmente para fusionarse con el margen costal, después del nodo. La estructura está reforzada por venas transversas entre la ScP y la RP. Existe una pequeña escisión nodal que en vida del animal fue muy débil. La ScP no atraviesa el nodo, sino que realiza una inflexión y se proyecta hacia el margen costal al cual se fusiona, para formar el margen costal postnodal.

Las venas oblicuas "O", una sobre cada ala, están mal conservadas. No obstante la del ala anterior izquierda es visible entre la R₃ y la IR₃ (Fig. 1B) a 1,5 mm del subnodo.

El campo antenodal presenta diversas venas antenodales, aunque no existe diferencia de relieve entre las principales y las secundarias. Entre la CP y la ScP aparecen, en las alas anteriores, diez antenodales y doce en las posteriores. Entre la ScP y la RA existen nueve transversas en las alas anteriores y once en las posteriores. La primera antenodal del ala anterior se encuentra a 2 mm de la base y es la única antes del árculo; la primera antenodal del ala posterior se encuentra a 1,2 mm de la base y aparecen cuatro antes del árculo (la cuarta se encuentra sobre éste). Existe una tendencia, en esta especie, a la uniformización de las antenodales principales y secundarias.

El campo postnodal contiene un número de venas transversas muy reducido: seis desde el nodo al pterostigma. Las transversas existentes entre la R₁ y la R₂ y las postnodales no están alineadas. Bajo las primeras postnodales, y entre la R₁ y la R₂, no se encuentra ninguna vena transversa, a diferencia de lo que ocurre con los actuales Aeshnidae, Gomphidae, Petaluridae, Cordulegastridae y Chlorogomphidae (seguramente no se han conservado).

En el ala anterior existe un pterostigma esclerotizado a 7,5 mm-8,5 mm del nodo que está limitado por dos venas transversas oblicuas gruesas. En ambas alas su longitud oscila entre 1,5 mm y 1,7 mm y su anchura entre 0,3 mm y 0,5 mm.

Bajo esta estructura, y entre la R y la R₂, aparece una vena oblicua en disposición anterior y otra en posición posterior de refuerzo, como ocurre en otras especies del grupo (Fig. 1B). Entre estas dos venas oblicuas y bajo el pterostigma hay tres venas transversas. En el ala posterior existe también un pterostigma esclerotizado a una distancia de 7,9 mm-8,3 mm del nodo. Tiene una longitud de 1,7 mm-2 mm, una anchura de

0,4 mm-0,5 mm y está limitado por dos transversas oblicuas. Apicalmente, los pterostigmas de ambas alas tienden a seguir la inclinación del margen del ala y la R₁.

Los hipertriángulos discoidales son idénticos en las cuatro alas y están atravesados por dos venas. La longitud del hipertriángulo, en las alas anteriores, es de 2,8 mm-3,2 mm y en las posteriores de 2 mm-2,7 mm; la anchura es de 0,2 mm-

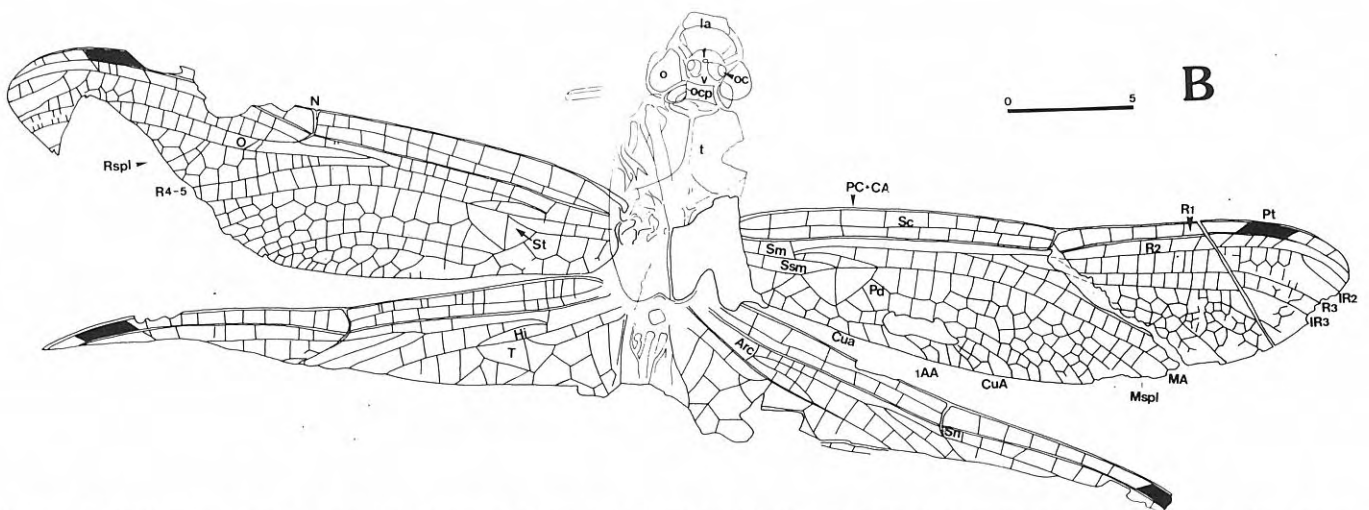
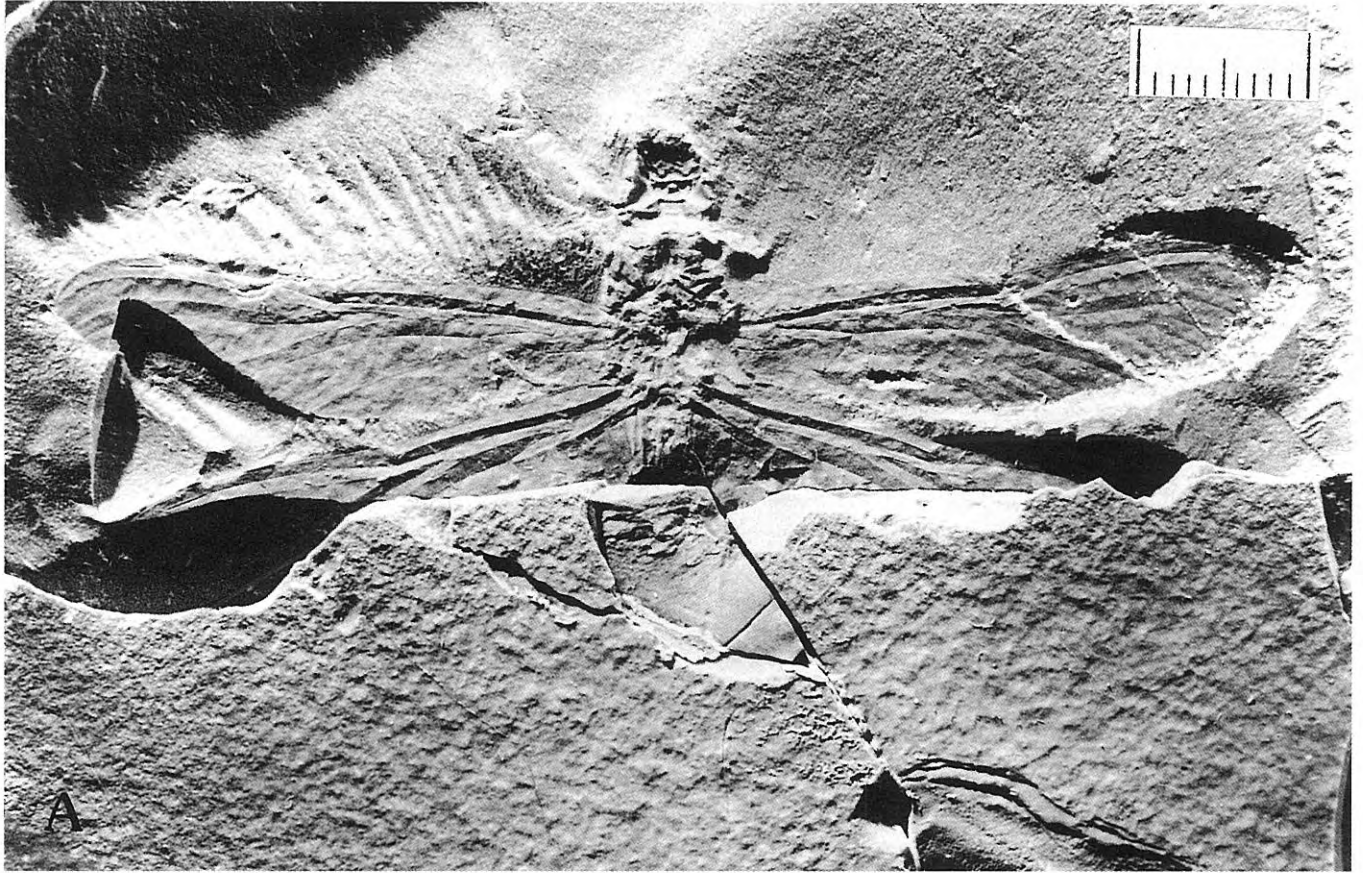


Figura 1. A) *Ilerdaegomphus pallerolae* (Gómez). Ejemplar LC-0011-GDGP. B) Dibujo del mismo ejemplar mostrando las diferentes estructuras corporales: (AA) primera anal, (ab) abdomen, (Cua) campo cubitoanal, (CuA) cubital anterior, (f) front., (Hi) hipertriángulo, (IR₂) intercalar de la R₂, (IR₃) intercalar de la R₃, (la) labro, (MA) medial anterior, (Msp) vena intercalar entre la MA y la CuP, (N) nodo, (o) ojo, (O) vena oblicua, (ocp) occipicio, (oc) ocelo, (Pd) campo postdiscoial, (Pt) pterostigma, (R₁-R₄₊₅) radiales, (Rspl) vena intercalar entre la IR₃ y la R₄₊₅, (PC+CA) margen costal, (Sc) subcostal, (Sm) campo medial, (Ssm) campo submedial, (Sn) subnodo, (St) campo subdiscoial y (T) triángulo discoial, (t) tórax, (tan) triángulo anal y (v) vértex. Escala gráfica en mm.

0,5 mm en las primeras y 0,4 mm-0,6 mm en las segundas. Los triángulos discoidales no son transversos y ninguno presenta celdas. Tienen una longitud de 1,3 mm-1,5 mm y una anchura de 1,5 mm-1,7 mm en las alas anteriores y una longitud de 1,1 mm-1,3 mm y una anchura de 1,8 mm-2,2 mm en las alas posteriores. El supratrígulo está muy bien definido, localizado en la parte anterior del triángulo (Fig. 1B). La parte ventral de estas dos estructuras discoidales forma un ángulo a partir del cual parte un tronco CuP+AA corto que a 4 mm de este punto se divide en una vena AA₁ y una CuP. En las alas posteriores el vértice ventral del triángulo no coincide con el del supratrígulo; existe una separación de 0,2 mm. Del vértice del triángulo sale la CuP y del vértice del supratrígulo la AA₁.

No se conoce completamente el campo cubitoanal del ala posterior. La CuP sale del vértice ventral del triángulo y toca el margen del ala a la altura del nodo. Existe una celda, antes de llegar al supratrígulo, con una vena perpendicular que sale del tronco CuP+AA, para formar el margen apical del triángulo anal. Este triángulo está dividido por tres celdas y recuerda al que presentan los machos de los Gomphidae, Aeshnidae, Cordulegasteridae y Corduliidae. En las alas anteriores el campo cubitoanal está poco desarrollado. La CuP y la AA se separan en un punto, lejos del vértice ventral del hipertriángulo. Una vez separadas ambas recorren paralelas el ala hasta tocar el margen a nivel del nodo; existe una hilera de celdas en la parte basal y cuatro en el margen alar. La vena AA se divide en diversas ramas entre las que existe una hilera de celdas. En la base del campo anal, entre la CuP+AA y el margen del ala, aparecen dos hileras de celdas muy grandes. El conjunto de estructuras del campo cubitoanal son semejantes a las de *Protolindenia aktassica* Pritykina, 1968. El bucle anal se encuentra mal definido, como ocurre actualmente en numerosos Gomphidae, los Petaluridae y los Liassogomphidae.

El campo postdiscoidal es estrecho (1,3 mm-1,7 mm en las alas anteriores y 1,2 mm-1,7 mm en las posteriores) y contienen un máximo de cuatro hileras de celdas las anteriores y dos hileras las posteriores (inmediatamente después de los triángulos discoidales). Sólo se conoce la Mspl de las alas anteriores; está bien definida y aparece una hilera de celdas entre ésta y la MA. No existe fusión de la Mspl con la MA, sino que ambas llegan al margen costal (la distancia entre ambas es de 0,5 mm). La MA es una nervadura muy recta y poco arqueada. La R₄₊₅ y la MA, de las alas anteriores, se mantienen paralelas a una distancia de 0,7 mm, apreciándose entre ambas una hilera de celdas.

En el campo radial la Rspl está bien definida y es simple. Existe un máximo de tres hileras de celdas entre esta vena y la IR₃; el espacio entre ambas es de 1,2 mm. La IR₃ es paralela a la R₃, se separan 0,5 mm y existe una hilera de celdas entre ellas. La IR₃ surge a 1,8 mm de la aparición de la R₄₊₅. La R₂ y la R₃ nacen en el mismo punto bajo el subnodo, a 2 mm de la IR₃.

Abdomen: Sólo puede verse completo en el holotipo (ver Martínez-Delclòs, 1989a). En el ejemplar LC-0011-GDGP, se observan los dos primeros segmentos abdominales. La ornamentación del abdomen de este fósil es muy parecida a la de numerosos gónfidos actuales y fue discutida en la descripción original.

Ilerdaegomphus torcae n.sp.

Figs. 2A, B; 3 y 4A, B

- v. 1989b Anisóptero; Martínez-Delclòs, 62, foto 5.
v. 1991b *Ilerdaegomphus torcae* Martínez-Delclòs *nomen nudum*, 223-236, figs. 6.1.36-6.1.39, lám. 3, fotos C y D.

Derivatio nominis: *torcae*, hace referencia al lugar geográfico, zona próxima al yacimiento, denominado "Las Torcas" (Provincia de Cuenca).

Estrato y localidad típicos: Localizada en el Episodio 2 de la Formación Calizas de la Huérguina, de edad Barremiense (Fregenal, 1991), en el yacimiento de "Las Hoyas", a 4 Km al NO del pueblo de La Cierva.

Diagnosis: Gónfido con dos venas antenodales principales, la primera muy próxima al árculo, estructuras discoidales sin venas transversas, campo entre la R₃ y la IR₃ y entre la R₄₊₅ y la MA con una hilera basal de transversas y tres o cuatro hileras distales, junto al margen alar. En las alas posteriores las venas RA y MA aparecen en el mismo punto, mientras que en las anteriores lo hacen separadamente. Nacimiento de la IR₃ lejos de la R₄₊₅. Campo medial con 6 transversas en el ala anterior y con 1-2 en la posterior. Espacio entre la CuP y la AA, con una hilera de celdas.

Material: Se tiene dos ejemplares, el holotipo es el ejemplar ADR-0038-I (Fig. 2A y 2B), del que se posee placa y contraplaca. El otro ejemplar es el ADR-0054-I (Fig. 3), del que también se tiene la placa y la contraplaca. El holotipo es un ejemplar completo y el paratipo está constituido por dos alas posteriores deformadas, ambos pertenecen y están depositados en la colección del Sr. Armando Díaz-Romeral en Cuenca. La venación de las alas del holotipo no se aprecia correctamente, aunque, a partir de los dos pares de alas, se ha podido reconstruir casi toda (Fig. 2B). El ejemplar ADR-0054-I son dos alas posteriores (Fig. 3), una de ellas muy deformada, que en principio se incluye en esta especie. La convexidad de las venas de los fósiles es la opuesta a la que le correspondería en posición dorsal.

Descripción: La descripción se basa en los dos ejemplares presentados.

Cabeza: Está desfigurada y presenta superpuestas las patas anteriores y medias.

Tórax: Parecido al de *I. pallerolae*. Se puede medir la distancia entre el protórax y las inserciones de las alas anteriores (d(P,I): 4,5 mm) y la distancia de inserción de las alas anteriores al nacimiento del abdomen (d(I,A): 2,8 mm). Estas últimas medidas pueden estar ligeramente modificadas por el aplastamiento. Es imposible determinar si el tórax era más o menos "prognato". La longitud aproximada del tórax es de 8 mm.

Patatas: Las patas del holotipo están desplazadas, a causa del aplastamiento, hacia delante y sólo pueden verse las anteriores y medias, que son alargadas y espinosas (pequeñas y juntas). La base de las patas no se observa. El fémur es la parte de la pata que presenta un desarrollo mayor; la tibia es más pequeña y más delgada que el fémur. En los tarsos no se diferencian los tarsómeros.

Alas: El ala anterior del holotipo presenta las siguientes medidas: longitud total 25,4 mm, anchura a nivel del nodo 5,5 mm, distancia de la base al nodo 14,8 mm, distancia del nodo al ápex 12,2 mm y distancia del nodo al pterostigma 8,5 mm. El ala posterior presenta las siguientes medidas: longitud del ala 24,2 mm-26,3 mm, anchura a nivel del nodo 5,7 mm-7,4 mm, anchura máxima entre 6 mm y 7,6 mm, distancia de la base al nodo 10,2 mm-11,3, distancia del nodo al ápex 13,5 mm-13,7 mm y distancia del nodo al pterostigma 8,2 mm-9,5 mm.

Ya se ha comentado que el paratipo de esta especie presenta las alas muy deformadas, por lo que algunas de las medidas han de tomarse con reservas. Para la descripción se ha utilizado exclusivamente el holotipo, aunque el paratipo se ha utilizado para observar la disposición de las venas.

Los árculos están bien conservados en todas las alas y son comparables al del resto de odonatos, especialmente a los

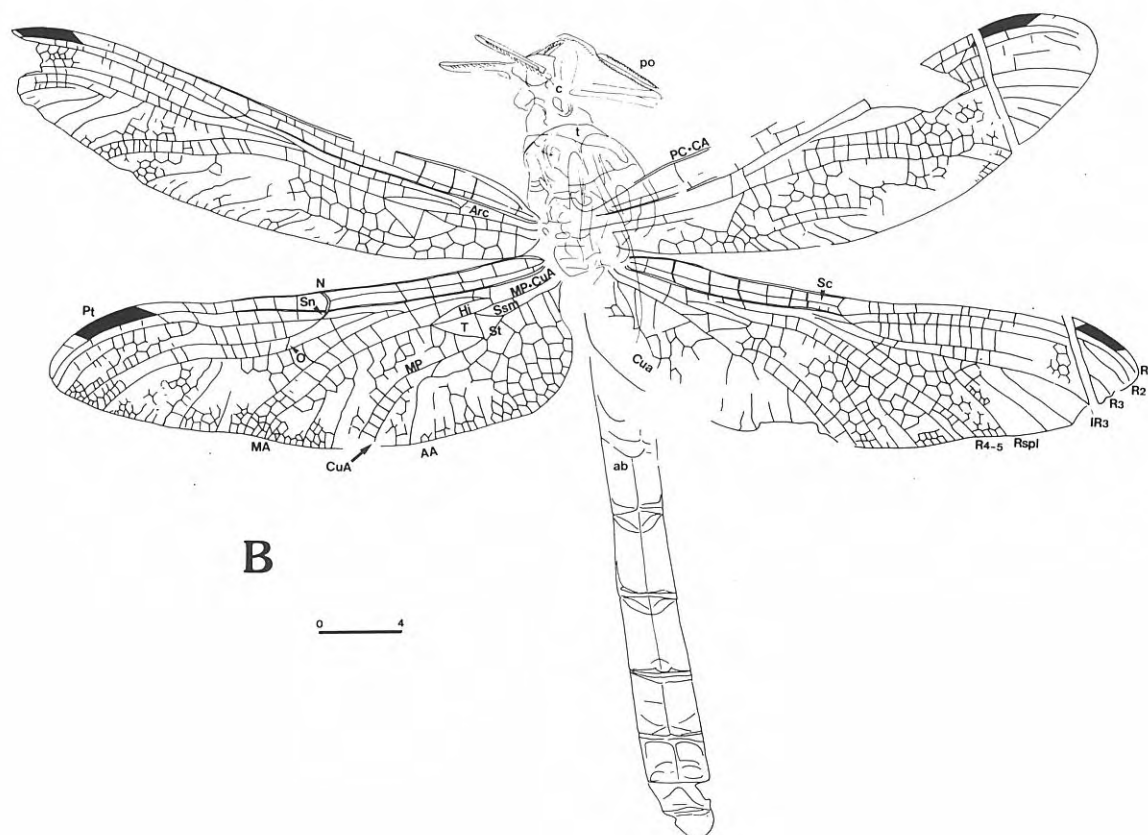


Figura 2. A) Holotipo de *Herdaegomphus torcae* n. sp. Ejemplar ADR-0038-I. B) Dibujo del mismo ejemplar mostrando las diferentes estructuras corporales: (Arc) árculo, (c) cabeza, (MP) medial posterior, (MP+CuA) tronco de la medial posterior y la cubital anterior, (po) pata. Para el resto de las siglas ver la figura 1. Escala gráfica en mm.

de *I. pallerolae*. En las alas anteriores la MA y la RP no se tocan basalmente, al contrario de lo que ocurre en las posteriores, donde ambas venas nacen en el mismo punto. En las anteriores, la transversa que constituye la parte ventral del árculo, es ligeramente más corta que en las posteriores, e igual de gruesa que las transversas vecinas (Fig. 2B).

El nodo es igual al de *I. pallerolae* (Fig. 2B).

Las venas oblicuas "O" están mal conservadas y sólo se observan en el holotipo. En el ala anterior izquierda se localiza entre la R_3 y la IR_3 y está situada a 2,2 mm del subnodo.

El campo antenodal de las alas anteriores presenta dos antenodales principales y once antenodales secundarias. La primera antenodal principal se encuentra a 3,2 mm de la base y a 0,4 mm del árculo. La segunda antenodal principal se distancia 2,9 mm de la primera, observándose entre ambas 3 antenodales secundarias. En las alas posteriores hay también dos antenodales principales, pero no tan marcadas. La primera de ellas aparece a 2,8 mm de la base del ala y a 0,6 mm del árculo. La segunda principal aparece a 1,7 mm de la primera y no existe ninguna antenodal secundaria entre ambas. Entre la CP y la ScP existen trece antenodales en las alas anteriores y siete en las posteriores. Entre la ScP y la RA hay once antenodales en las alas anteriores y nueve en las posteriores. La primera antenodal secundaria del ala anterior se encuentra a 1,3 mm de la base y es la única antes del árculo. La primera antenodal secundaria del ala posterior se encuentra a 1,1 mm, apareciendo una o dos antes del árculo.

El campo postnodal contiene seis-siete venas postnodales desde el nodo al pterostigma. Bajo las primeras postnodales, y entre la R_1 y la R_2 , se encuentran varias venas transversas, como en los actuales Aeshnidae, Gomphidae, Petaluridae, Cordulegastridae y Chlorogomphidae. El pterostigma está limitado por dos venas transversas oblicuas gruesas. Tiene 2,9 mm de longitud y 0,5 mm de anchura en las alas anteriores y 2,4 mm-3,2 mm de longitud y 0,4 mm-0,5 mm en las alas posteriores. Bajo el pterostigma, entre la R_1 y la R_2 , existe una vena oblicua en disposición anterior de refuerzo y dos-cinco venas transversas, como ocurre en otras especies del grupo. Apicalmente el pterostigma de ambas alas tiende a seguir la curvatura del margen del ala y de la R_1 .

Los hipertriángulos discoidales son ligeramente diferentes en los dos pares de alas y no están divididos por ninguna vena. La longitud del hipertriángulo en las alas anteriores es de 3,7 mm y en las posteriores de 2,7 mm-3,2 mm; la anchura es de 0,4 mm en las primeras y 0,6 mm en las segundas. La forma de los triángulos discoidales es diferente en los dos

pares de alas (Fig. 4A y 4B), son como los de *I. pallerolae* pero con una longitud de 2 mm y una anchura de 1,3 mm en las anteriores y una longitud de 2,2 mm y una anchura de 1,3 mm en las posteriores. El supratrígulo está bien definido y dispuesto en la parte anterior del triángulo. La parte ventral del subtriángulo está cerrada por una pequeña vena de 0,16 mm (Fig. 4B) que corresponde al inicio de la CuP. Está después de separarse de la CuP+AA, en la parte ventral del supratrígulo, toca el vértice ventral del triángulo, del que sale recta y se desplaza hacia la parte media del ala. La vena AA realiza una inflexión y se desplaza casi paralela a la CuP en el ala anterior. Esta estructura es igual en ambos pares de alas (Fig. 4A).

El campo cubitoanal se observa en los dos pares de alas. La AA_1 , nace del vértice del supratrígulo y sigue, paralela a la CuP hasta tocar el margen del ala. Entre ambas basalmente aparece una hilera de celdas que va incrementándose hasta cuatro en el margen del ala. El campo cubitoanal del ala posterior es similar al del ala anterior, pero presenta un campo anal más desarrollado. El tronco CuP+AA presenta al menos cinco venas simples que, juntamente con sus respectivas transversas, desarrollan un reticulado poco denso. No aparece el triángulo anal, debido seguramente, a que se trataba de una hembra. El campo anal está estructurado verticalmente por dos hileras de celdas en las alas anteriores y por cinco o seis hileras en las posteriores. El bucle anal se encuentra muy mal definido, como ocurre en *I. pallerolae*.

Los campos postdiscoidales son estrechos: 1,6 mm de anchura en las alas anteriores y 1,3 mm-1,7 mm en las posteriores y está ocupado por tres o cuatro hileras de celdas en las alas anteriores y por dos o tres hileras las posteriores (Fig. 4A y 4B), y se hacen progresivamente más anchos hacia el margen ventral (anchura en el margen ventral: 5,7 mm en las anteriores y 4,6 mm-7,3 mm en las posteriores) (Fig. 4A y 4B). La Mspl está bien definida en ambos pares de alas, con una hilera de celdas entre ésta y la MA en su base y cinco-seis junto al borde alar. El espacio entre la Mspl y la MA es de 2,2 mm en las alas anteriores y de 1,9 mm-2 mm en las posteriores. El recorrido de la MA es como en *I. pallerolae*. La R_{4+5} de las alas anteriores es paralela a la MA existiendo entre ambas una distancia de 0,7 mm-0,8 mm en las alas posteriores y de 0,6 mm en las anteriores. En ambos pares de alas existe una hilera de celdas en la parte basal y dos-tres en la parte apical.

El campo submedial presenta, en las alas anteriores, seis venas transversas y una en las posteriores. En el espacio

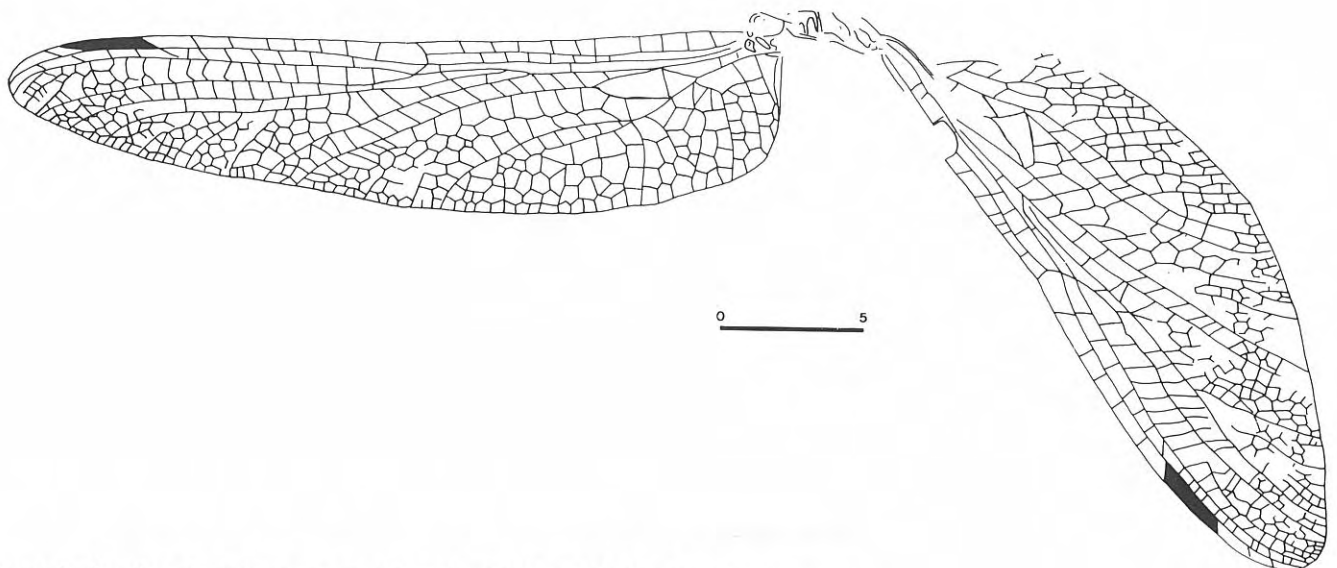


Figura 3. Paratipo de *I. torcae* n. sp. Ejemplar ADR-0054-I. Escala gráfica en mm.

medial existe una vena en las cuatro alas. El ala izquierda del ejemplar ADR-0054-1 presenta dos, pero siempre más próxima al árculo que a la base del ala (Fig. 3).

En el campo radial de ambos pares de alas existe una hilera basal de celdas y cinco o seis hileras próximas al margen del ala, entre la R_{sply} la IR_3 . La IR_3 es paralela a la R_3 y existe una separación entre ambas de 0,4 mm en las alas anteriores y 0,7 mm-1 mm en las posteriores. Entre ambas venas aparece una hilera de celdas en la parte basal y tres o cuatro hileras en el margen alar. La IR_3 aparece a 0,5 mm del nacimiento de la R_{4+5} en el ala anterior y a 0,9 mm-1,4 mm en el ala posterior. La R_2 que aparece en el mismo punto que la R_3 bajo el subnodo, como en *I. pallerolae*, aunque a 2,2 mm-2,5 mm de la IR_3 en las posteriores y a 3,1 mm en las anteriores.

Abdomen: En el holotipo el abdomen tiene 26,8 mm de longitud, 2,6 mm de anchura y se observan, al menos, ocho segmentos (Fig. 2B). La longitud de estos segmentos es variable, siendo del tercero al séptimo los más largos.

Discusión: La discusión se ha planteado en función de las diferentes estructuras observadas en las alas de las dos especies conocidas del género *Ilerdaegomphus* y, dentro de cada apartado, de nivel sistemático mayor a menor.

Árculo: el árculo de ambas especies es comparable al del resto de Odonata (= Zygoptera + "Anisozygoptera" + Anisoptera) (*sensu* Nel *et al.*, 1993).

Este se diferencia del de las especies *Nannogomphus bavaricus* Handlirsch (1908) y *Cordulagomphus tuberculatus* Carle y Wighton (1990), en ellas la RP y la MA no se dividen en el mismo punto, como pasa en *I. pallerolae* y en *Protolindenia aktassica*. No obstante, esta última especie lo hace más próxima de la RP+MA que de la MP+CuA, como tiene lugar entre individuos de los Liassogomphidae y los Heterophlebioidea fósiles

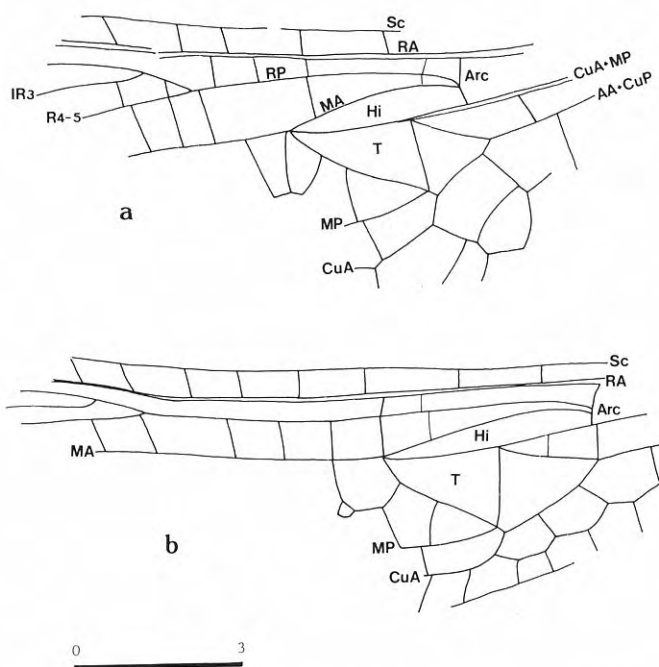


Figura 4. Estructuras discoidales del holotipo de *I. torcae* n. sp. A) Ala anterior izquierda. B) Ala posterior izquierda. Leyenda igual a la de la figura 1. Escala gráfica en mm.

(Nel, 1991). El árculo de *I. torcae* se diferencia del de *I. pallerolae* en que mientras en éste, en las cuatro alas, la RP y la MA se separan en el mismo sitio, en *I. torcae* en las alas anteriores se separa primero la RP y después la MA, y en las posteriores lo hacen del mismo lugar, como en *Priscogomphus subhercynicus* Shumann (1967) lo que los diferencia del resto de gónfidos fósiles.

Nodo y escisión nodal: el tipo de nodo que presentan las especies de *Ilerdaegomphus* es comparable al de todos los Odonata, a excepción de los Aeschniidae (Nel y Martínez-Delclòs, 1993). La escisión nodal es poco perceptible en las dos especies estudiadas, a diferencia de lo que ocurre con las especies actuales y fósiles como *Protolindenia deichmuelleri* Pritykina (1968) y *Gomphaeschnaoides obliqua* (Wighton, 1987), en las que existe una escisión bien marcada.

Venas antenodales: El número de transversas en el campo antenodal es de once a trece en *I. torcae*, dentro del número normal en comparación con otras especies de la familia y en particular con *I. pallerolae*, que tiene diez a doce.

En el campo postnodal existe un número más reducido de transversas, como los Cordulagomphinae y *Nannogomphus*.

Al contrario de lo que ocurre en la especie *I. pallerolae*, en *I. torcae* se puede diferenciar las venas antenodales principales de las antenodales secundarias; también evidentes en otras especies fósiles, como *C. tuberculatus* y la actual *Onychogomphus saundersi* Selys. No obstante, la distribución de antenodales secundarias en *I. pallerolae* coincide bastante con la de *I. torcae*, por lo que seguramente las antenodales principales también existieron en la especie del Montsec.

Estructuras discoidales: no todas o ninguna de las estructuras discoidales (triángulo, subtriángulo y supratríaungulo) presenta venas transversas. Mientras el supratríaungulo de *I. pallerolae* tiene una estructura similar a la de *Aphylla williamsoni* Gloyd con una o dos venas transversas, el de *I. torcae* es similar al de *Protolindenia wittei* (Giebel, 1860), *P. haekleri* y *G. obliqua*, sin venas transversas; éste es, por tanto, uno de los caracteres que diferencia las dos especies españolas. En ambas especies del género *Ilerdaegomphus* los cuatro supratríaungulos son similares a los de *C. tuberculatus* y *P. subhercynicus* y los cuatro triángulos tienen una forma y unas medidas similares. Esta característica también la comparten con *C. tuberculatus*, *P. subhercynicus* y *N. bavaricus*. Los supratríaungulos, también sin venas en ambas especies estudiadas, son ligeramente diferentes en las alas anteriores y en las posteriores, tanto de *I. pallerolae* como de *I. torcae*. Esta diferencia estructural es común entre las especies de gónfidos.

Pterostigma: es corto, está emplazado en la posición normal en ambas especies de *Ilerdaegomphus* y es parecido al que presentan todos los gónfidos fósiles, sobre todo a los individuos de la subfamilia Cordulagomphinae, que tienen una estructura similar, una vena abrazadora entre la R_1 y la R_2 (Carle y Wighton, 1990).

Campo submedial: el campo submedial presenta, en las alas anteriores, seis venas transversas y en las posteriores al menos una; este carácter diferencia *I. pallerolae* de *I. torcae*, que sólo presenta dos transversas en ambos pares de alas. En el espacio medial existe una vena en las cuatro alas de *I. torcae*, mientras que en *I. pallerolae*

existen dos en las alas anteriores y ninguna en las posteriores. El ala izquierda del ejemplar ADR-0054-I presenta dos transversas, pero siempre más próximas al árculo que a la base del ala.

Campos postdiscoidales: el género *Ilerdaegomphus* tiene en este campo, y en las cuatro alas, la Mspl como una ramificación distal de la MA. En las anteriores, entre ambas venas, existe un conjunto basal de venas transversas como en *Protolindenia*. En *C. tuberculatus* y en *I. torcae* el número de venas incrementa en dirección al margen alar en las cuatro alas, a diferencia de la especie *I. pallerolae*, en la que sólo se aprecia un conjunto en todo el recorrido.

Los campos postdiscoidales son estrechos, tanto en *I. torcae* como en *I. pallerolae*, con tres o cuatro celdas en las alas anteriores y dos o tres en las posteriores, inmediatamente después del triángulo discoidal y coinciden con los de *P. subhercynicus*, *P. haehleri* y *N. bavaricus*.

Campo radial: el campo existente entre la R_{4+5} y la IR_3 , donde se encuentra la Rspl, es bastante ancho en toda la familia.

Otra característica que diferencia *Ilerdaegomphus* de los géneros *Protolindenia*, *Priscogomphus* y *Nannogomphus* es que en este campo, en estos tres últimos géneros, la IR_3 nace mucho más próxima a la R_{4+5} , por contra, en el primero, en *Cordulagomphus* el nacimiento es más lejano, próximo el subnodo.

El campo radial es ligeramente diferente entre las dos especies españolas. En *I. torcae* la Rspl es una vena bastante desarrollada, sobre todo en el ala posterior, que emite al menos cuatro venas hacia el margen ventral, cubiertas de dos a cinco hileras de celdas; en cambio, en *I. pallerolae* la Rspl es una vena escasamente desarrollada que emite pocas venas hacia el margen ventral, cerradas por dos hileras de celdas. Tanto la R_{4+5} y la MA como la IR_3 y la R_3 son paralelas respectivamente en su recorrido, pero mientras que en *I. torcae* este campo presenta una hilera de celdas en la parte basal y tres-cuatro en la distal, como *C. tuberculatus*, *P. subhercynicus*, *P. aktassica* y el actual *Ophiogomphus carolus* Needham, en *I. pallerolae* se observa una hilera de celdas en todo el recorrido.

Campo cubitoanal: el campo cubitoanal de las dos especies de *Ilerdaegomphus* no difieren demasiado del resto de especies de la familia. Las alas anteriores de *I. torcae* se parecen mucho a las de *I. pallerolae* (existe una celda más bajo la CuP+AA, en *I. torcae*). Mientras que *I. pallerolae* se conoce sólo por individuos machos (presencia del triángulo anal), la especie *I. torcae* es sólo conocida por una hembra (ausencia del triángulo anal). El desarrollo del campo cubitoanal del ala anterior se parece al de las especies actuales *A. williamsoni* y *O. saundersis*, en las que las ramas de la vena AA no se diferencian de las intercalares.

AGRADECIMIENTOS

Al señor Armando Díaz-Romeral (Cuenca) y a la Fundación Pública Institut d'Estudis Ilerdencs por haber cedido el material para su estudio. A los correctores anónimos del trabajo y al Prof. Marcos Lamolda por sus consideraciones.

Este trabajo se ha realizado dentro del Proyecto de la DGICYT PB88-0174 y el de la CEE (Human Capital and Mobility) CHRX-CT93-1 0164.

BIBLIOGRAFÍA

- Carle, F. L. 1982. The wing vein homologies and phylogeny of the Odonata: a continuing debate. *Rapid Communications n.º 4 Societas Internationalis Odonatologica*, 66 pp. Utrecht.
- Carle, F. L. 1986. The classification, phylogeny, and biogeography of the Gomphidae (Anisoptera). I. Classification. *Odonatologica*, 15, 275-326.
- Carle, F. L. and Wighton, D. C. 1990. Odonata. In: Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. *Bulletin American Museum Natural History*, 195, 51-68.
- Fraser, F. C. 1957. *A reclassification of the order Odonata*. Royal Zoological Society New South Wales, Sydney, 133 pp.
- Fregenal, M. 1991. *El sistema lacustre de Las Hoyas (Cretácico inferior, Serranía de Cuenca): Estratigrafía y Sedimentología*. Tesis Licenciatura, 226 pp., Universidad Complutense de Madrid.
- Gómez, J. E. 1979. Un ave y otras especies fósiles nuevas de la biofacies de Santa María de Meyá (Lérida). *Boletín Geológico y Minero*, 90, 333-346.
- Gómez, J. E. 1986. Nuevos insectos fósiles de las calizas litográficas del Cretácico inferior del Montsec (Lérida). *Boletín Geológico y Minero*, 97, 717-736.
- Handlirsch, A. 1908. *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Handbuch für Paläontologen und Zoologen*, W. Engelmann Ed., Leipzig, ix+1430 pp.
- Martínez-Delclòs, X. 1989a. *Ilerdaegomphus* nom. nov. para el odonato adulto *Palaeaeschna pallerolae* del Cretácico inferior del Montsec (Cataluña, España). *Boletín Geológico y Minero*, 100, 187-192.
- Martínez-Delclòs, X. 1989b. Insectos del Cretácico inferior de Las Hoyas (Cuenca): In: *La Fauna del Pasado en Cuenca*. Serie "Actas Académicas", 1, Instituto "Juan de Valdés", Cuenca, 51-82.
- Martínez-Delclòs, X. 1991a. Insects from the lithographical limestones of the serra del Montsec. Lower Cretaceous of Catalonia, Spain. In: *The Lower Cretaceous Lithographic Limestones of Montsec (Cataluña, Spain): 10 years of Paleontological Expeditions*. X. Martínez-Delclòs coord., 91-110 (versión catalana) y 61-71 (versión inglesa).
- Martínez-Delclòs, X. 1991b. *Insectes hemimetàbols del Cretaci inferior d'Espanya. Tafonomia i Paleoautoecologia*. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona, 784 pp.
- Matthews, S. C. 1973. Notes on open nomenclature and on synonymy lists. *Palaeontology*, 16, 713-719.
- Meunier, F. 1914. Un blátido y una larva de odonato del Kimmeridgense de la Sierra del Montsec (Lérida). *Memorias Real Academia Ciencias y Artes de Barcelona*, 11, 121-126.
- Nel, A. 1991. *La Paléontologie, un outil performant en Sciences de la Terre*. Thèse de Doctoral, Univ. Reims-Champagne-Ardenne, 882 pp.
- Nel, A. et Martínez-Delclòs, X. 1993. Essai de révision des Aeschnidoidea (Odonata, Anisoptera). *Cahiers de Paléontologie*, CNRS, 1-99.
- Nel, A., Martínez-Delclòs, X., Paicheler, J. C. et Henrotay, M. 1993. Les "Anisozygoptera" fossiles. Phylogénie et classification (Odonata). *Martina*, n.º hors-série 3, 311 pp.

- Pritykina, L. N. 1968. Strekozy Karatau (Odonata). In: *Yurske nasekomye Karatau*. Rodendorf, B. (Ed.), Nauka, 26-55.
- Schumann, H. 1967. Fossilen Libellen (Odonata) aus dem Oberpliozän an Westlichen Harzand. *Ber. Naturhist. Ges. Hannover*, **111**, 31-45.

- Wighton, D. C. 1987. *Gomphaeschna obliqua* spec. nov., a new species of Gomphaeshninae from the Lower Cretaceous of Northeastern Brazil (Anisoptera, Aeshnidae). *Odonatologica*, **16**, 311-314.

Manuscrito recibido: 8 de octubre, 1993
Manuscrito aceptado: 14 de febrero, 1994

