

LOS PACHYNOLOPHINAE (EQUOIDEA, PERISSODACTYLA, MAMMALIA) DEL EOCENO DE LA CUENCA DEL DUERO (CASTILLA Y LEÓN, ESPAÑA).

MIGUEL ÁNGEL CUESTA RUIZ-COLMENARES (*)

RESUMEN.- En el presente trabajo se realiza el estudio sistemático de los Pachynolophinae (Equoidea, Perissodactyla, Mammalia) del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y León, España). Los restos pertenecientes a dicha subfamilia, menos abundantes que los de otros grupos de Perisodáctilos, están presentes en 7 yacimientos: Casaseca, Corrales, Jambrina y El Viso-Sanzoles (parte media del Eoceno medio, MP 13-14, provincia de Zamora), Caenes y San Morales (parte superior del Eoceno medio, MP 16, provincia de Salamanca) y Mazaterón (Eoceno medio-Eoceno superior, MP 16-17, provincia de Soria). El género *Pachynolophus* está presente en Casaseca y El Viso-Sanzoles, únicas localidades españolas aparte de las subpirenaicas. El género *Paranchilophus*, previamente sólo conocido en Llamaquique (Oviedo, España), está bien documentado en Mazaterón (*Paranchilophus remyi*) y representado, aunque por escaso material, en Caenes. En San Morales, con cf. *Anchilophus*, y en Jambrina y Corrales, con formas de atribución genérica dudosa, los Pachynolophinae están documentados por material muy fragmentario.

ABSTRACT.- In the current paper the systematic study of Pachynolophinae (Equoidea, Perissodactyla, Mammalia) of the Duero Basin (Castilla y León, Spain) is made. Remains belonging to this subfamily, less abundant than other Perissodactyla groups, are present in seven localities: Casaseca, Corrales, Jambrina and El Viso-Sanzoles (middle part of the middle Eocene, MP 13-14, Zamora province), Caenes and San Morales (upper part of the middle Eocene, MP 16, Salamanca province) and Mazaterón (middle Eocene-upper Eocene, MP 16-17, Soria province). *Pachynolophus* is present in Casaseca and El Viso-Sanzoles, which are the only Spanish localities for this genus with some which of the subpyrenean area. The genus *Paranchilophus*, previously only known in Llamaquique (Oviedo, España), is well documented in Mazaterón (*Paranchilophus remyi*) and poorly represented in Caenes. In San Morales, with cf. *Anchilophus*, and in Jambrina and Corrales, with forms of uncertain generic determination, Pachynolophinae are documented by very fragmentary remains.

(*): Departamento de Geología, Facultad de Ciencias, 37008 Salamanca.

Palabras clave: *Perissodactyla*, *Equoidea*, *Pachynolophinae*, Eoceno, Cuenca del Duero, Castilla y León.

Key words: *Perissodactyla*, *Equoidea*, *Pachynolophinae*, Eocene, Duero Basin, Castilla y León, Spain.

INTRODUCCIÓN

En la Cuenca del Duero los yacimientos de Vertebrados paleógenos se sitúan en tres áreas: suroccidental (Salamanca y Zamora), subcuenca del Almazán (Soria) y depresión de Amblés (Ávila). Al igual que el resto de afloramientos del Paleógeno continental se localizan en los bordes de dicha cuenca (fig.1; PORTERO *et al.*, 1982; JIMÉNEZ *et al.*, 1983) (para información geológica y geográfica y referencias bibliográficas ver: JIMÉNEZ, 1983; CORROCHANO & CARBALLEIRA, 1983; ALONSO-GAVILÁN, 1981; GUIADO *et al.*, 1988; ARMENTEROS *et al.*, 1989; GIL, 1992).

En el Eoceno se han reconocido (fig.2) cuatro conjuntos de yacimientos con Macromamíferos, en base fundamentalmente al estudio de las faunas de Perisodáctilos (CUESTA, 1991, 1992b, 1993a y b, y en prensa 1) y de acuerdo con la bioestratigrafía establecida para el Paleógeno continental europeo (SCHMIDT-KITTLER edit., 1987). Tales yacimientos comprenden el Eoceno medio, partes media y superior, posiblemente la parte inferior del Eoceno superior y el límite Eoceno superior-Oligoceno (ver JIMÉNEZ, 1992a para una revisión de las dataciones en la zona).

Los Mamíferos están invariablemente acompañados por abundantes restos de Reptiles (Quelonios y Cocodrilos fundamentalmente) y en algunos de ellos abundan también los Peces (información reciente y bibliográfica sobre tales grupos en: CUESTA, 1993a; DE LA PEÑA, 1992; JIMÉNEZ, 1992b; ORTEGA & BUSCALIONI, 1992). El conocimiento de los Mamíferos inicialmente fue muy escaso (MIQUEL, 1906; HERNÁNDEZ-PACHECO, 1915; ROMAN & ROYO, 1922; ROMAN, 1923; CRUSAFONT & TRUYOLS, 1957; JIMÉNEZ, 1970), pero en los últimos años se está avanzando de manera apreciable en su estudio. Aparte de Perisodáctilos, se han documentado los siguientes órdenes: Lipotiflos, Marsupiales (PELÁEZ-CAMPOMANES *et al.*, 1989), Primates (MOYÀ & KÖHLER, 1992), Creodontos (CUESTA, 1992a), Roedores (LÓPEZ, 1984; PELÁEZ-CAMPOMANES, 1992 y 1993, PELÁEZ-CAMPOMANES *et al.*, 1989) y Artiodáctilos (CUESTA, 1992c y en prensa 2). Los Perisodáctilos son los Mamíferos más abundantes y mejor conocidos (CUESTA, 1988, 1991, 1992b, 1993a y b, y en prensa 1; CUESTA, *et al.*, 1993; JIMÉNEZ *et al.*, 1989, 1994) y están presentes los grupos típicos del Eoceno de Europa occidental: *Palaeotheriidae*, *Pachynolophidae* (*Pachynolophinae* y *Plagiolophinae*), todos ellos *Equoidea*, así como *Lophiodontidae*.

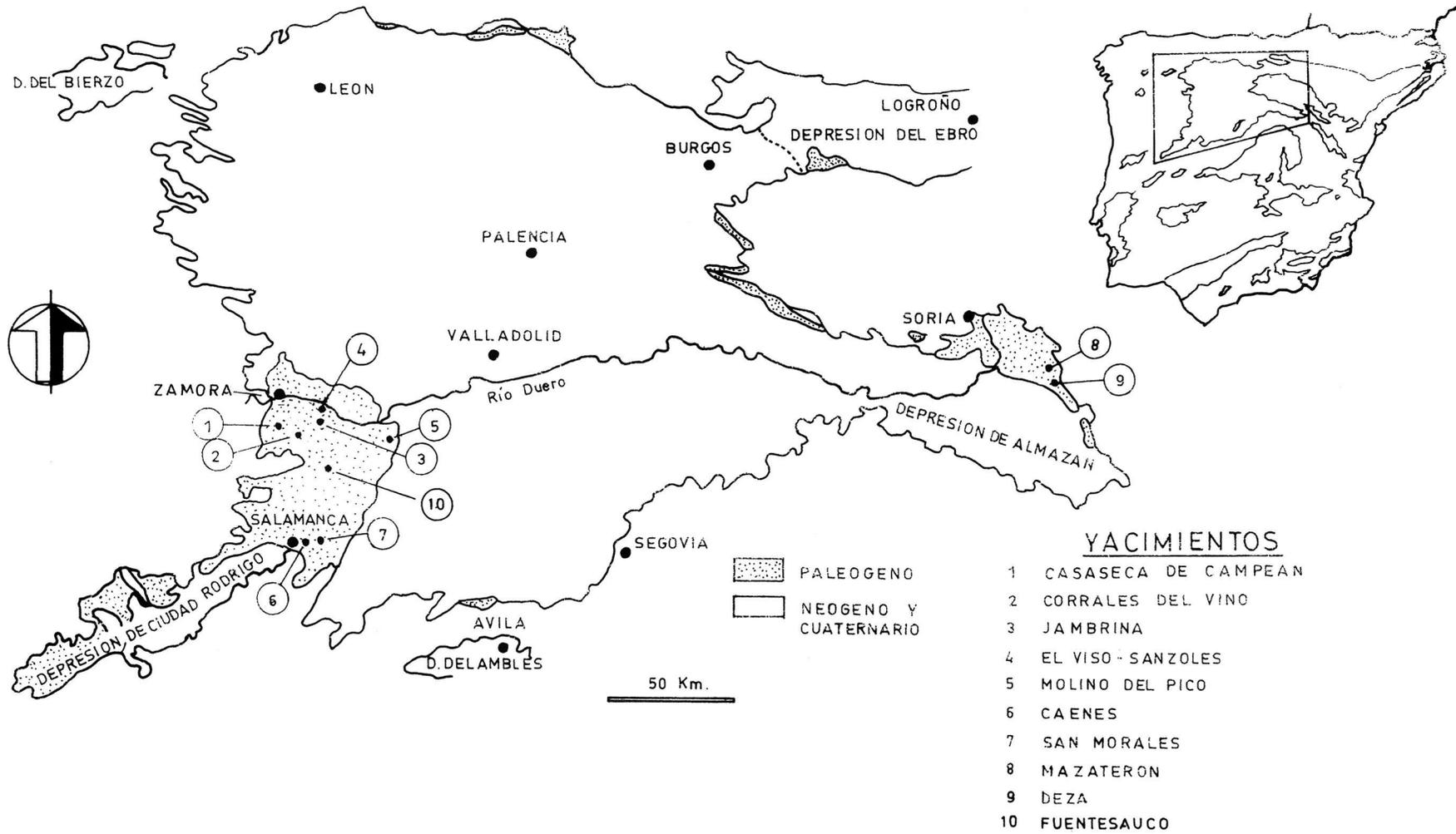


Figura 1: Localización geográfica de los yacimientos con *Perisodáctilos* en el Eoceno de la Cuenca del Duero; *Pachynolophinae* en 1, 2, 3, 4, 6, 7, y 8.

Con el estudio de los Pachynolophinae en este trabajo completamos el de los Perisodáctilos eocenos. El grupo ha sido encontrado en 7 de los 10 yacimientos paleógenos con Perisodáctilos (fig.1) y está representado por material menos abundante que otros grupos de Perisodáctilos, a pesar de lo cual ha podido determinarse la presencia de dos géneros y otras formas de atribución más dudosa. Exceptuando Maza-terón (subcuenca de Almazán, Soria) todos los yacimientos se sitúan en el afloramiento paleógeno suroccidental: Casaseca, Corrales, Jambrina y El Viso-Sanzoles en la provincia de Zamora, y Caenes y San Morales en la de Salamanca (fig.1).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden Perissodactyla Owen, 1848
 Superfamilia Equoidea Gray, 1821
 Familia Pachynolophidae Pavlow, 1888

Subfamilia Pachynolophinae Remy, 1976

Género tipo: *Pachynolophus* Pomel, 1847

Géneros incluidos: *Propachynolophus* (Lemoine, 1981)
Anchilophus Gervais, 1852
Paranchilophus Casanovas & Santafé, 1989
Lophiotherium Gervais, 1849
Propalaeotherium Gervais, 1849

Distribución: Parte superior del Eoceno inferior (MP 10) a parte superior del Eoceno superior (MP 20), Europa; *Propalaeotherium* en Asia (ZDANSKY, 1930).

Diagnosis: (basada fundamentalmente en SAVAGE *et al.*, 1965, pp.3-5)

Pachynolophidae de talla pequeña a mediana. Incisura naso-maxilar poco profunda. Fórmula dentaria 3/3 1/1 4-3/4-3 3/3. Diastema postcanino moderadamente largo a muy largo. A veces corto diastema P1/1-P2/2. Premolares no molarizados a con molarización variable. Dientes yugales superiores braquidontos, a veces semihipsodontos, de subbunodontos a marcadamente lofodontos. Cónulos intermedios variables. Dientes yugales superiores generalmente extendidos transversalmente, con lofos linguales dispuestos también bastante transversalmente. Dientes inferiores de braquilofoodontos a muy lofodontos. Metastílido individualizado o no en los molares inferiores. Hipoconúlido presente o no en M/1-2. Sin cemento coronario. Autopodio esbelto, desarrollado longitudinalmente (FRANZEN, 1968; REMY, 1972).

Discusión:

La filogenia y sistemática de los Equoidea eocenos han sido y son objeto de profundas controversias (comparar FRANZEN, 1989; HOOKER, 1989; REMY, 1976), existiendo una gran disparidad de agrupamientos sistemáticos (para una revisión histórica y estado actual ver PROTHERO & SCHOCH, 1989a y b; SCHOCH, 1989).

Recientemente (CUESTA, 1991, 1992b, y en prensa 1) hemos propuesto un nuevo agrupamiento sistemático para las formas europeas de Equoidea del Eoceno con dos familias:

— **Palaeotheriidae:** *Palaeotherium*, *Pseudopalaeotherium*, *Cantabrotherium* y *Franzenium*

— **Pachynolophidae:** Abarca el resto de formas, por lo que su contenido difiere del inicialmente considerado por su autor, PAVLOW (1888); la familia se divide en dos grupos, uno incluyendo los géneros más primitivos, relativamente braquidontos y que representan la radiación original de los Equoidea europeos (Pachynolophinae; Hyracotheriidae según DEPÉRET (1901), Equidae según SAVAGE *et al.* (1965)), y el otro con *Plagiolophus*, *Paraplagiolophus* y *Leptolophus* (Plagiolophinae, CUESTA, en prensa 1).

Tal esquema sistemático tiene como característica más innovadora el establecer una separación neta entre *Palaeotherium* (y géneros afines) y *Plagiolophus* (y otras formas afines, y agrupar estos últimos con el resto de géneros de Equoidea. Las bases de tal esquema han sido expuestos en CUESTA (1991 y en prensa 1).

Género *Pachynolophus* Pomel, 1847

Especie tipo: *P. duvali* Pomel, 1847

Especies incluidas¹:

P. livinierensis Savage, Russell & Louis, 1965

P. cesserasicus Gervais, 1849

P. cayluxi (Filhol), 1888

P. garimondi Remy, 1967

P. boixedatensis Crusafont & Remy, 1970

P. lavocati Remy, 1972

P. bretovensis Remy, 1988; *P. prevosti* ha sido invalidada por SAVAGE *et al.* (1965).

¹: Recientemente (CHECA, 1994) se ha establecido una nueva especie de *Pachynolophus*, a partir de material procedente del yacimiento de edad Eoceno inferior (MP 10) de Molí del Pont (Cuenca del Ebro, provincia de Tarragona, España).

Distribución: Parte superior del Eoceno inferior (MP 10) a Eoceno superior (MP 20); Europa occidental. La distribución temporal del género se ha ampliado recientemente (CHECA, 1994) al considerarse situados en el Eoceno inferior (MP 10) el yacimiento de La Boixedat y otros con *P. boixedatensis*.

Diagnosis: SAVAGE *et al.*, 1965 pp.34 y 88.

***Pachynolophus* sp.1**
(tabs.1-3; lám.I, figs.1 y 2)

Sinonimia: 1992 *Pachynolophus* sp.; CUESTA, tab.I, fig.10.

Localidad: Casaseca, Cuenca del Duero, sector suroccidental, provincia de Zamora (fig.1)

Edad: parte media del Eoceno medio, MP 13 o 14 (fig.2).

Material²:

- Nº 8383: serie P/1-3 y D/4 derecha
- Nº 8394, 8395, 8396: serie P/4 y M/2-3 derecha
- Nº 8384: M/3 derecho
- Nº 8382: M1-3/izquierdos

Descripción:

Serie P/1-3 y D/4 derecha, Nº 8383, Casaseca (lám.I, fig.1; tab.2).

P/1:

Birradicado y lateralmente comprimido, con una única cúspide (protocónido); de ella sale un paralófidio dirigido hacia delante; hacia atrás hay otra cresta que baja hacia el talónido, teniendo en su parte posterior una pequeña punta que se une con dicha cresta por una suave elevación del talónido.

P/2:

Comprimido lateralmente. Metacónido menor que el protocónido, ligeramente retrasado con respecto a él. Paralófidio más desarrollado que en el anterior, y ligeramente más arqueado lingualmente, continuándose con un cingulo que se une con la base del metacónido. Talónido más desarrollado, con un bajo hipocónido, situado casi en la posición central, en la parte pos-

²: El material estudiado, excepto los siglados como NM pertenecientes al Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, forma parte de la colección de la «Sala de las Tortugas» de la Universidad de Salamanca y el número asignado a cada pieza corresponde al número de catálogo de dicha colección.

Tabla 1. Dimensiones de molares superiores de *Pachynolophus*.

		M1/	M2/	M3/
<i>P. duvali</i>	L		9	8,9
	A		11	11,5
<i>P. livinierensis</i>	L	7,2	8,2	9,4
	A	9,2	10,7	11,3
<i>P. cesserasicus</i>	L	10,3	11,7	12
	A	11,7	13,8	14,2
<i>P. boixedatensis</i>	L	9,3	9,7	10,5
	A	11,3	12,2	12,8
<i>P. garimondi</i>	L	9,2	10,8	11,6
	A	10,6	11,8	11,9
<i>P. lavocati</i>	L	8,9	10,1	10,8
	A	10,6	11,9	11,9
<i>Pachynolophus</i> sp.1 Casaseca, Nº 8382	L	8,5	9,5	11,4
	A	10,4	11,2	11,9

P. duvali, según SAVAGE *et al.* (1965), M.C.Z.H.-5464.

P. livinierensis, según SAVAGE *et al.* (1965), M.S.N.L.-3068.

P. cesserasicus, según SAVAGE *et al.* (1965), M.S.N.L.-2977.

P. boixedatensis, según CRUSAFONT & REMY (1970).

P. garimondi, según REMY (1967), tipo.

P. lavocati, medidas sobre molde del tipo M.H.N.M.-1893.11.

Abreviaturas: A: anchura L: longitud

terior; de él sale un metalófidio muy bajo que lo une al metacónido, así como un incipiente hipolófidio apenas distinguible del cingulo, que rodea la cara lingual del talónido.

P/3:

Más ancho que el anterior y cónidos más destacados. Metacónido casi tan desarrollado como el protocónido, estando ambos más transversalmente alineados que en P/2. El paralófidio se recurva hacia la cara lingual, uniéndose por un ligero cingulo a la base del metacónido. El hipocónido está mucho más desarrollado que en P/2, aunque sigue siendo bastante más bajo que el trigónido. Metalófidio bajo e hipolófidio transformándose lingualmente en un reborde que llega casi al metacónido. Pequeño cingulo anterior en la cara externa del protocónido.

D/4:

Muy desgastado y roto a la altura del hipocónido. Molariforme, semejante a un M/1, pero menor.

Serie P/4 y M/2-3 derecha Nº 8394-6, Casaseca (lám.I, fig.2; tabs.2 y 3); M/3 derecho Nº 8384, Casaseca (tab.2).

P/4:

Lofodonto, con crestas agudas y relativamente altas. No molarizado, faltando el entocónido. Modelo semejante a P/3, aunque el contorno es más molariforme. Proto- y metacónido altos y perfectamente alineados transversalmente, con la misma altura. Paralófidio bien desa-

rollado, con pendiente pronunciada hacia el lado lingual. Al igual que en P/3 se aprecia un ligero cingulo en la parte antero-externa del protocónido. Hipocónido más bajo que proto- y metacónido, ocupando una posición más labial que en P/3. Metalófidio más bajo que protolófidio; hipolófidio recurvándose hacia la base de la cara interna del metacónido. Cingulo posterior oblicuo, semejante al hipoconúlido de M/2.

M/2:

Ligero desgaste. Lofodonto, con cúspides internas masivas, más altas que las externas. Paralófidio bien desarrollado transversalmente; de su extremo lingual parte un cingulo anterior que se extiende hacia la base del protocónido. Pequeño cingulo a la entrada del valle externo entre proto- e hipocónido; sin cingulo interno. Hipoconúlido alto.

M/3:

Sin desgaste. Lofodonto, con metacónido y entocónido más masivos (más bunodontos) que protocónido e hipocónido, éstos menos distinguibles de las crestas. Disminución progresiva de altura desde las cúspides anteriores hasta el hipoconúlido. Paralófidio y cingulos similares a M/2, con un pequeño cingulo en el lado externo entre hipocónido e hipoconúlido. Entocónido en posición algo retrasada respecto al hipocónido. En vista oclusal estrechamiento progresivo desde el lóbulo anterior al hipoconúlido. Cresta anterior del hipoconúlido dirigida directamente al entocónido; cresta posterior curvada hacia delante, llegando casi a la base del entocónido.

El M/3 N° 8384, no usado, es similar al descrito, aunque algo menor (tab.2).

Serie M1-3/ izquierda N° 8382, Casaseca (tab.1).

Elevado grado de desgaste. En conjunto acentuada heterodoncia en tamaño y forma. En cuanto al primero, crece marcadamente de M1/a M3/ (superficie de M1/= 88,4; superficie de M2/= 106,4; superficie de M3/= 135,6). El índice Sup. M1/ Sup. M3 igual a 153,3 es bastante elevado, reflejando una marcada diferencia de tamaño entre ambos molares. En cuanto a la forma, M3/ difiere de los otros dos, con contorno trapezoidal, con ectolofio más largo y mayor desarrollo del protolofio respecto al metalofio, desarrollándose el valle detrás del metalofio; en M1-2/ el contorno es más o menos cuadrado, (en M1/ la anchura es mayor que la longitud). En cuanto a los caracteres del ectolofio, hay que destacar el gran desarrollo del parastilo (aumentando de M1/ a M3/), redondeado y prominente, siendo externamente tan potente como la costilla del paracono. Ambos, parastilo y paracono, se disponen verticalmente, como el resto del ectolofio, salvo a la altura del metacono, donde se hunde ligeramente hacia el lado lingual, y sin marcarse ninguna costilla; ausencia de mesostilo. Tal morfología del ectolofio le da una forma ligeramente cóncava, acentuándose de M1/ a M3/, por el progresivo desarrollo del metastilo (muy pequeño en M1/, mejor desarrollado en M3/). Pequeño cingulo uniendo parastilo y paracono; falta el cingulo interno; puede aparecer un esbozo de cingulo anterior delante del protocono (M2/ y M3/), y ligeras trazas del metacono al metastilo; cingulo posterior (M3/) poco elevado.

Discusión:

Desde los primeros datos aportados por POMEL (1847, p.327) la historia del conocimiento del género *Pachynolophus* es una de las más complejas y confusas de todos los Equoidea europeos eocenos, cuestionándose incluso la validez del género (COOPER, 1932) y aún hoy es uno de los géneros peor conocidos. La sistemática intragenérica (DEPÉRET, 1901; SAVAGE *et al.*, 1965; REMY, 1967, 1972, 1988; CRUSAFONT & REMY, 1970; CHECA, 1991 y 1994) presenta considerables dificultades. La mayoría de las especies se basan en muy pocos ejemplares, a veces en uno solo, que

Tabla 2. Dimensiones de dientes inferiores de *Pachynolophus*.

		P/1	P/2	P/3	P/4	M/1	M/2	M/3	P/4/M/3
<i>P. duvali</i>	L				6,3+		7,4+	10,6+	0,59
	A				4,5		5,2	5,3	
<i>P. livinierensis</i>	L			6	6,5	7	7,8	12,6*	0,51
	A			3,8	4,4	5	5,5	6	
<i>P. boixedatensis</i>	L			7,5	7,7	9,1	9,9	15,1	0,50
	A			5	5,4	6,6	7,3	6,8	
<i>P. garimondi</i>	L					8,3	10,4	14,2	0,58
	A					6	7,1	6,5	
Nº 8383	L	5,7	6,9	7,1					
	A	2,5	3,1	4					
Nº 8394-6	L				7,4		10	13,6	0,54
	A				44,9		6,5	6	
Nº 8384	L							13,1	
	A							5,6	
Nº 8415	L				7,2	9,1	9,8	12,8	0,56
	A				4,6	5,8	6,3	5,8	
Nº 11011	L					9,5			
	A					6,2			

P. duvali, según SAVAGE *et al.* (1965), (+) sobre figura 17a en SAVAGE *et al.* (1965).

P. livinierensis, medido sobre N.M.B.Liv.-28, (*) media de M.S.N.L., 9243 y 9244.

P. boixedatensis, según CRUSAFONT & REMY (1970).

P. garimondi, según REMY (1967).

Nº 8383, 8384 y 8394-6: Casaseca; Nº 8415 y 11011: El Viso-Sanzoles.

Abreviaturas como en tabla 1.

incluso puede no ser una serie completa (por ejemplo *P. cayluxi*). De varias especies falta la dentición inferior (*P. cayluxi*, *P. cesserasicus*, *P. lavocati* y *P. bretovensis*); además la mayor parte de ellas sólo se han citado en su correspondiente localidad tipo. Por todo lo anterior resulta difícil establecer una sistemática adecuada dentro de este género, a pesar del intento de REMY (1972), cuyos criterios han sido criticados recientemente por CHECA (1991); más recientemente este último autor (CHECA, 1994) acepta las líneas evolutivas establecidas por REMY (1972).

Los caracteres dentarios del material de Casaseca, con dentición inferior lofodonta, premolares no molarizados, reducción de los metastílidos, y ausencia de los cíngulos labiales, corresponden al género *Pachynolophus*.

En las piezas inferiores la lofodondia y la altura de las crestas lo diferencian de *Lophiotherium* y *Propalaeotherium*; además en *Propalaeotherium* están normalmente muy desarrollados los cíngulos externos, se aprecia perfectamente el par metacónido-metastílido, y los molares, y especialmente los premolares son proporcionalmente más anchos. *Propachynolophus* es mucho más bunodonto y braquidonto. An-

chilophus y *Paranchilophus* son, por el contrario, más hipsodontos y lofodontos, y en el primero P/4 está más molarizado.

Dentro del género *Pachynolophus*, teniendo en cuenta la problemática en su sistemática intragenérica antes señalada, la escasez de material y las mayores dificultades que presenta la diferenciación de especies a partir de la dentición inferior, creemos conveniente, de momento, no asignar los ejemplares de Casaseca a ninguna de las especies reconocidas, y lo designamos como *Pachynolophus* sp.1. Realizando una somera comparación, *Pachynolophus* sp. 1 de Casaseca tiene una talla similar a *P. duvali*, *P. garimondi*, *P. lavocati* (tab.2). Por otro lado *P. cayluxi* y *P. cessereasicus* (de los cuales se desconoce la dentición inferior) son mayores, y *P. livinierensis* menor. Así mismo la dentición inferior no se conoce en *P. bretovensis*. *P. boixedatensis* de La Boixedat es más bunodonto y con premolares y molares más anchos (comparación directa). *P. livinierensis* presenta un grado de lofodoncia parecido, pero en M/3 el metastílido es patente, no observándose en Casaseca, teniendo éste un P/3 con un metacónido más desarrollado, al igual que el talónido. *P. garimondi* es algo más hipsodonto y con M/3 proporcionalmente mayor. *P. duvali* es más braquidonto, menos lofodonto, y con dientes proporcionalmente más anchos. Los premolares proporcionalmente alargados (sobre todo P/2-3) en nuestros ejemplares sólo son comparables a *P. livinierensis*. El desarrollo de M/3 (tab.3) es intermedio entre las formas del Eoceno medio e inferior *P. duvali* y *P. boixedatensis* y las del Eoceno superior (por ejemplo *P. garimondi*), al igual que en la lofodoncia, y es comparable a *P. livinierensis*.

En cuanto a la serie superior N° 8382 el elevado grado de desgaste impide realizar una comparación adecuada. No obstante puede asignarse a *Pachynolophus*, diferenciándose de *Lophiotherium* y *Propalaeotherium* por la ausencia de mesostilos, de *Propachynolophus* por la debilidad de los cingulos y el incremento de talla de M1/ a M3/, y de *Anchilophus* igualmente por la marcada heterodoncia de M1/ a M3/, aunque presenta ciertas semejanzas en la morfología del ectolofa con la línea *A. depere-ti-dumasi*. La talla (tab.1) es similar a las series inferiores del mismo yacimiento, y probablemente pertenezcan a la misma especie. Como características más notables señalamos:

- bastante heterodoncia, con un desarrollo de M3/ comparable a *P. livinierensis*, al cual también se parece por el contorno muy trapezoidal de M3/
- parastilo prominente y de contorno redondeado, distinto a la mayoría de las especies del género, sólo comparable a la línea *P. duvali-livinierensis*.

***Pachynolophus* sp. 2**
(tabs.2 y 3; lám.I, fig.3)

Sinonimia: 1992 *Pachynolophus* sp.; CUESTA, tab.I, fig.10.

Localidad: El Viso-Sanzoles, Cuenca del Duero, sector suroccidental, provincia de Zamora (fig.1)

Edad: parte media del Eoceno medio, MP 13 o 14 (fig.2).

Material:

Nº 8415: fragmento de hemimandíbula derecha con P/4-M/3 y alvéolos de P/1-3
 Nº 11011: M/1 o M/2 derecho

Descripción:

Fragmento de hemimandíbula derecha con P/4-M/3 y alvéolos de P/1-3 Nº 8415, El Viso-Sanzoles (lám.I, fig.3; tabs.2 y 3).

Rama horizontal de la mandíbula alta, con borde inferior cóncavo detrás de M/3, convexo hacia delante. P/1-3 cada uno con dos alvéolos; se aprecia la parte posterior del diastema post-canino, que baja hacia delante, no siendo horizontal. P/1-M/3= ca.54; M/1-3= 31; P/1-4= 24.

P/4:

Relativamente desgastado. No molarizado, aunque el contorno es ligeramente molari-forme. Trigónido algo más estrecho que el talónido, al igual que ocurre en M/1-2, pero bastante más elevado. Paralófidio dirigido lingualmente, descendiendo hasta unirse a un corto cingulo en la base del pequeño valle anterior. Proto- y metacónido bien alineados transversalmente, con el metacónido algo más elevado. Talónido bajo, con un bajo hipocónido en posición labial, del que parte un bajo metalófidio dirigido al medio de proto- y metacónido. No hay entocónido; en su lugar se observa un área baja ocupando toda la parte postero- interna del diente. Hipolófidio muy reducido. Ausencia de cingulo externo.

Tabla 3. Desarrollo de M/3 y P/4 en *Pachynolophus*.

	M/1-3	M/3	P/4	$\frac{M/3}{M/1-M/3} * 100$	$\frac{P/4}{M/3} * 100$
<i>P. duvali</i>	24,3*	10,6 *	7,4	43,6	69,8
<i>P. livinierensis</i>	27,6*	12,6	6,5	45,6	51,5
<i>P. boixedatensis</i>		15,1	7,7		50,9
<i>P. garimondi</i>	33*	15,4 *	8	46,6	51,9
<i>Pachynolophus</i> sp.1 y 2					
Casaseca Nº 8394-6		13,6	7,4		59,4
El Viso-S. Nº 8415	30,8	12,8	7,2	41,5	56,2

P. duvali (*), medidas aproximadas sobre figura 17a en SAVAGE *et al.* (1965).

P. livinierensis (*), medidas aproximadas sobre figura 19 en SAVAGE *et al.* (1965).

P. garimondi (*), medidas sobre molde del tipo.

El resto como en tabla 2.

M/1-2:

Bastante usados; no obstante, corona relativamente alta, sobre todo en el lado interno. La parte de los cónidos linguales está elevada sobre los cónidos labiales. Lóbulo posterior (talónido) algo más ancho que el anterior (mayor diferencia en M/1). Paralófidio poco desarrollado, al igual que el valle anterior, bien dirigido lingualmente. Se aprecia un corto cíngulo antero-interno en la base del valle anterior y uno insignificante en la base del valle posterior; cíngulo anterior que se prolonga algo en el lado externo, en el que se observa un corto cíngulo entre los dos lóbulos; cíngulo postero-interno asociado a un pequeño hipoconúlido, muy desgastado.

M/3:

Relativamente usado. Algo reducido respecto a M/2 en longitud y anchura, siendo más estrecho y con estrechamiento decreciente desde el lóbulo anterior al hipoconúlido. Cónidos externos más altos que los internos, con el metacónido como cúspide más elevada. Valles internos poco desarrollados. Paralófidio bajo, bien extendido transversalmente. Hipoconúlido relativamente corto, más bajo que el resto de cónidos, con cresta anterior dirigida al medio del hipolófidio; cresta posterior recurvada lingualmente. Ausencia de cíngulos internos (excepto uno corto en el valle anterior); cíngulo externo reducido, delante del protocónido y entre hipocónido e hipoconúlido.

M/1 o M/2 derecho N° 11011, El Viso-Sanzoles (tab.2).

Lofodonto, poco usado. Lóbulo posterior ligeramente más ancho que el anterior. El metacónido es la cúspide más elevada, no apreciándose el par metacónido-metastílido. Entocónido algo más alto que hipocónido. Paralófidio bajo, dirigido lingualmente, delimitando un valle anterior poco desarrollado. Valle posterior mayor, en V. Ausencia de cíngulo interno; cíngulo anterior que llega hasta la base del valle anterior; cíngulo posterior desde la parte posterior del hipocónido, ascendiendo a un hipoconúlido triangular.

Discusión:

El material de El Viso-Sanzoles (N° 8415 y N° 11011) es asignable al género *Pachynolophus* (*Pachynolophus* sp.2), con premolares no molarizados, relativa lofodoncia, reducción de los cíngulos externos y dientes no hipsodontos. La falta de metastílido y la lofodoncia lo diferencian de *Lophiotherium*, *Propalaeotherium* (los cíngulos externos están normalmente muy desarrollados) y *Propachynolophus*. La mayor hipsodoncia y lofodoncia más acentuada en *Anchilophus* y *Paranchilophus* los distinguen de las piezas de El Viso-Sanzoles. Por las mismas razones que en el caso anterior eludimos la determinación a nivel específico. La talla (del tipo *duvali-garimondi-lavocati*) es similar a *Pachynolophus* sp.1 de Casaseca (tab.2), y ambas son formas estrechamente relacionadas. Una serie de diferencias entre ambas muestran a la forma de El Viso-Sanzoles como algo más primitiva y sugieren la posibilidad de una edad anterior para dicho yacimiento:

- menor desarrollo relativo de M/3 respecto a los otros dos molares, tanto en anchura como en longitud (comparable a las formas del Eoceno medio, partes inferior y media, como *P. duvali*, siendo mayor en *P. boixedatensis*, ver tablas 2 y 3)
- mayor desarrollo de los cíngulos (el externo similar a *P. duvali*)
- cresta del hipoconúlido dirigida hacia el centro del hipolófidio
- mayor anchura relativa de los molares.

El escaso alargamiento relativo de M/3 respecto a los otros molares se aparta de la tendencia normal en la mayoría de las líneas del género (REMY, 1972), asemejándose sólo a *P. duvali*. En ambos parece que el incremento de la superficie masticatoria no se hace a expensas del alargamiento de M/2 y sobre todo M/3, sino por aumento de la anchura de M/1-2, estando M/3 proporcionalmente reducido.

Casaseca y El Viso-Sanzoles son las únicas localidades con *Pachynolophus* en España, aparte del área nororiental (zona subpirenaica y Cuenca del Ebro; CRUSAFONT y REMY, 1970; CHECA, 1994).

Género *Paranchilophus* Casanovas & Santafé, 1989.

Especie tipo: *Paranchilophus remyi* Casanovas & Santafé, 1989, única especie del género.

Localidad tipo: Antiguo yacimiento de Llamaquique (Oviedo, España).

Distribución: Parte superior del Eoceno medio y parte inferior del Eoceno superior; conocido sólo en la localidad tipo y en Mazaterón y Caenes (Cuenca del Duero).

Diagnosis: CASANOVAS & SANTAFÉ, 1989.

Modificaciones:

IPM sup.: 69-71,8

IPM inf.: 51,4-62,5

***Paranchilophus remyi* Casanovas & Santafé, 1989.**

(figs.3 y 4; tabs.4-7; lám.II, figs.1 y 2 y lám.III)

Sinonimia: 1992 *Paranchilophus remyi*; CUESTA, tab.I, figs. 1 y 10.

Localidad: Mazaterón, Cuenca del Duero, subcuenca de Almazán, provincia de Soria (fig.1).

Edad: parte inferior del Eoceno superior o parte superior del Eoceno medio, MP 16 o 17 (fig.2).

Material:

- Nº 11003: cráneo con M1-3/, restos de P4/ y C derechos, y P4/-M3/ izquierdos
- Nº 9217: maxilar con P4/-M1/ y restos de M2-3/ izquierdos y M1-3/ derechos.
- Nº 8580: serie D4/-M3/ derecha
- Nº 11000: serie izquierda con D4/-M3/
- Nº 11001: fragmento de maxilar derecho con D4/-M3/
- Nº 9214: M2-3/ izquierdos
- Nº 9215: fragmento de maxilar izquierdo con D3/-M3/ muy deteriorado
- Nº 9216: M2-3/ derechos
- Nº 11005: M3/ derecho
- Nº 9212: D4/ izquierdo
- Nº 9213: D4/ izquierdo
- Nº 8618: fragmento de M2/ (o M3/) izquierdo
- Nº 9207: hemimandíbula izquierda con P4-M/3, alvéolos de P/2-3 y sínfisis
- Nº 9208: fragmento de hemimandíbula derecha con P/3-M/2, mismo individuo que 9207
- Nº 9209: fragmento de hemimandíbula derecha con M/1 y D/3-4
- Nº 8594: fragmento de hemimandíbula izquierda con M/1-3
- Nº 11004: hemimandíbula derecha con sínfisis, P/2-M/3 y ambos caninos
- Nº 9211: D/4-M/1 derechos
- Nº 9274: M/1 izquierdo
- Nº 9275: M/1 derecho
- Nº 9264: M/2 izquierdo
- Nº 9266: M/2 derecho
- Nº 8616: M/2 derecho
- Nº 8624: M/2 izquierdo
- Nº 8611: M/3 derecho
- Nº 9898: M/3 izquierdo

Descripción:**Cráneo con M1-3/, restos de P4/ y C derechos, y P4/-M3/ izquierdos. Nº 11003.**

El cráneo está muy aplastado y deformado, siendo muy difícil su estudio detallado. El diastema postcanino es muy largo. Canino muy potente, sobresaliendo lateralmente respecto al cráneo; raíz saliente, de contorno elíptico, siendo el eje mayor el antero-posterior; corona rota, no rodeada por ningún cingulo basal.

Dentición superior: Nº 11003, 9217, 8580, 11000, 11001, 9214, 9215, 9216, 11005, 9212, 9213, 8618 (tabs.4 y 5, lám.II, figs.1 y 2).

En conjunto dentición muy lofodonta, bastante hipsodonta, especialmente los últimos molares que son heterodontos, con variación de forma y superficie de M1/ a M3/.

P4/:

Sólo conservado en 9217 (en esta pieza la pared externa está tapada por sedimento y la corona poco usada) y en 11003 (relativamente usado). Contorno triangular-trapezoidal. Ectolofio plano, sin costillas. Parastilo poco marcado; metastilo muy poco desarrollado; ausencia de mesostilo. Los dos conos externos están perfectamente separados; en vista lateral se indican en la pared externa por dos puntas. Protocono bien desarrollado, ocupando el ángulo interno, unido a la parte anterior del paracono por el protofofo; el paracónulo sólo es visible en 9217 (apenas usado). En la parte posterior del protocono se observa un hipocono menor y más bajo que él, poco separado, extendido hasta el cingulo postero-interno; de él parte una aguda cresta hasta el metastilo, delimitando una foseta posterior profunda, visible en las piezas usadas. El proto-

cono se une al metacono por un metalofo, limitando una foseta anterior profunda que en los dientes usados es mayor que la posterior. Sin cingulo externo; cingulo anterior presente, el interno sólo entre proto- e hipocono. De la parte anterior del metalofo, cerca del metacono, surge un abultamiento dirigido hacia delante, comparable al «crochet» observado en algunos molares de esta especie; en la pieza usada no se aprecia. Pared externa apenas inclinada lingualmente y poco mesio-distalmente.

M1/:

Contorno subcuadrangular, ligeramente trapezoidal. Ectolofo menos oblicuo hacia atrás que en M2/-3, aplanado, débilmente marcada la costilla del paracono; en la parte correspondiente al metacono el ectolofo se hunde ligeramente. Ectolofo algo curvado lingualmente, con conos externos más altos que los internos. Parastilo prominente, en vista oclusal de contorno cuadrado, dirigido hacia delante. Metastilo apenas desarrollado; sin mesostilo. Lofos linguales poco oblicuos respecto al ectolofo, paralelos entre sí, con el metalofo unido al ectolofo delante del metacono. Sin cingulo externo; cingulo anterior naciendo de la parte superior del parastilo, descendiendo hacia la base del protocono; cingulo interno inexistente, o formado por arrugas, o sólo esbozado a la salida del valle interno; cingulo posterior cortante, delimitando posteriormente una foseta posterior menor que en M2-3/.

Tabla 4. Dimensiones de piezas superiores de *P. remyi*, Mazaterón.

		11003	9217	8580	11000	11001	9216	9214	11002	9213
Diastema		25								
Indice		50								
P2/	L A									
P3/	L A									
P4/	L A	9 10	9,2 10,7							
M1/	L A	10,2 11,4	10,5 9,7	9,5 10	10,2 11,1					
M2/	L A	11,8 12,4	11,51 11,2	10 11	12 11	12 12	11,2 12,8	11 12		
M3/	L A	12,4 12,4	12,5 11,4	12 12	13 12	11,5	12,8	12,7 11	12,3 12,1	
P2/-M3/		50								
P2/-P4/		23								
M1/-M3/		32	33	29,5	32,8	31				
IPM		71,8								
D4/	L A				8,5 9	10 9				10 8,7

IPM: (P2-P4/M1-M3)*100.

El resto de abreviaturas como en tabla 1.

M2/:

Contorno más trapezoidal que M1/, más desarrollado antero-posteriormente, sobre todo el ectolofa. Hipsodoncia mayor. Ectolofa cóncavo mesio-distalmente debido a la mayor prominencia hacia delante y afuera del parastilo, hacia atrás del metastilo, y el ligero hundimiento del ectolofa a la altura del metacono; a veces puede ser más aplanado. La pared externa está curvada lingualmente, con conos externos más altos que los internos. Parastilo de contorno rectangular o triangular, más agudo que en M1/. Costilla del paracono más o menos marcada, nunca prominente. Lofos linguales más largos y más oblicuamente dispuestos que en M1/, con el metalofa algo más oblicuo que el protolofa. Paracónulo patente. Metalofa muy lofodonto (muy estrecho), unido al ectolofa por delante del metacono. Presencia de una protuberancia anterior («crochet») desde el metalofa (cerca de su punto de inserción al ectolofa) dirigida hacia delante. Cíngulo externo inexistente; el anterior bien desarrollado, sobre todo bajo el protocono, ascendiendo hacia el parastilo; cíngulo interno ausente o reducido a la salida del valle interno; cíngulo posterior agudo y cortante, con fuerte foseta posterior, más alargada que en M1/.

M3/:

Contorno trapezoidal, bastante más ancho en el lado anterior que en el posterior. El ectolofa (curvado lingualmente al igual que en M1-M2/) es muy oblicuo hacia atrás, cóncavo mesio-distalmente, con prominentes parastilo y metastilo (concavidad sobre todo a la altura del metacono). Costilla del paracono muy débilmente marcada. Lofos linguales algo más oblicuos que en M2/; metalofa proporcionalmente menos desarrollado que en M2/. Paracónulo bien visible. Hipocono menor que el protocono. «Crochet» bien desarrollado en la parte anterior del metalofa, observable en piezas poco usadas, pudiendo alcanzar la cara postero-interna del paracono. Cíngulos similares a M2/; hipostilo en el cíngulo posterior muy desarrollado y cortante, delimitando una profunda y alargada foseta posterior.

D4/:

Es molariforme, menor que M1/, con contorno más extendido longitudinalmente. Ectolofa bien desarrollado mesio-distalmente estando ligeramente marcada en la parte superior la costilla del paracono; a la altura del metacono ligera concavidad. Parastilo y metastilo salientes labialmente, y hacia delante y atrás respectivamente; sin mesostilo. Lofos linguales más cortos y más oblicuos que en M1/, marcándose el paracónulo. Sin cíngulo interno; el externo inexistente o observable bajo para- y metacono; cíngulos anterior y posterior presentes, junto a la foseta posterior.

Fragmentos de mandíbulas: N° 9207, 9208, 9209, 8594, 11004 (figs.3 y 4; lám.III).

Mandíbula delgada y grácil, engrosada a la altura de M/3. Diastema postcanino muy largo. Rama horizontal larga y baja, afilada hacia adelante; borde inferior plano o ligeramente convexo, cóncavo en la parte anterior). Sífnisis larga y estrecha, fuertemente hinchada hacia abajo en un caso (puede tratarse de un carácter individual, teniendo en cuenta que sólo disponemos de una sífnisis). Rama ascendente muy incompletamente conservada, delgada y con borde inferior cóncavo en su unión con la rama horizontal.

Dentición inferior: N° 9207, 9208, 9209, 8594, 11004, 9211, 9274, 9275, 9264, 9266, 8616, 8624, 8611, 9898 (figs.3 y 4; tabs.6 y 7; lám.III).**Caninos:**

Relativamente reducidos, aproximadamente del mismo tamaño que los incisivos, a juzgar por el tamaño de los alvéolos de éstos. Dirigidos hacia arriba (están truncados en sus puntas). Raíz recta; corona de sección ovalada con una cresta en la cara posterior.

P/2:

P/1 ausente, sin alvéolos. P/2 muy reducido. Contorno rectangular algo apuntado anteriormente. Trigónido ocupado casi totalmente por un poderoso protocónido; hacia delante muestra un reducido paralófidido dirigido hacia delante y ligeramente arqueado lingualmente, terminando en un parastílido apenas diferenciado de la masa del protocónido. En el ángulo postero-interno del protocónido se observa un débil metacónido apenas diferenciado de aquél, y en posición muy retrasada; una débil cresta une ambos cónidos. El talónido es muy reducido y mucho más bajo que el trigónido. El hipocónido es muy bajo, bien situado lingualmente; un bajo metalófidido parte de él y se dirige hacia delante hasta la parte posterior del trigónido. El hipolófidido es una baja cresta poco diferenciada de la masa del talónido, y alcanza el ángulo postero-interno. No está marcada la fosa del trigónido, sí la del talónido. Cíngulos interno y externo interrumpidos en la parte media, el anterior interrumpido bajo el parastílido. En general cíngulos poco marcados.

P/3:

Contorno alargado, menos reducido que P/2. Metacónido bien desarrollado, en posición retrasada respecto al protocónido, éste con la cara externa convexa. Paralófidido mejor desarrollado que en P/2, dirigido hacia delante y algo lingualmente, con parastílido en su unión con el cíngulo antero-interno. Talónido menos reducido que en P/2, pero menor y más bajo que el trigónido. Hipocónido bajo, bien situado en el lado lingual. Metalófidido ascendiendo a media altura sobre la cara postero-interna del metacónido. Hipolófidido reducido. Pequeños valles anterior y posterior. Cíngulo externo débil, discontinuo ascendiendo anteriormente sobre el paralófidido; cíngulo interno en los valles anterior y posterior, interrumpido bajo el metacónido.

Tabla 5. Dimensiones de la dentición superior de *P. remyi*.

		Mazaterón			Llamaquique (en CASANOVAS & SANTAFÉ, 1989)		
		n	m-M	\bar{X}	n	m-M	\bar{X}
P2/	L				2	6,5-6,6	6,55
	A				2	6-6,6	6,3
P3/	L				2	8,3-8,4	8,35
	A				2	8,5-8,7	8,6
P4/	L	2	9-9,2	9,1	2	9,4-9,4	9,4
	A	2	10-10,7	10,3	2	10,9-10,9	10,9
M1/	L	5	9,5-10,5	10	2	11,6-11,6	11,6
	A	5	9,7-11,4	10,5	2	12,1-12,2	12,15
M2/	L	7	10-12	11,3	2	13-13,5	13,25
	A	7	11-12,8	11,7	2	13,3-15	14,15
M3/	L	7	12-13	12,5	2	13-13,2	13,1
	A	7	11-12,4	11,7	2	13,4-13-5	13,45
P2/-P4/		1	23	23	1	24,5	24,5
M1/-M3/		5	29,5-33	31,6	1	35,5	35,5
IPM				71,8			69

Abreviaturas: m: mínimo. M: máximo. n: número de ejemplares. \bar{X} : media. (El resto como en tablas anteriores)

P/4:

Más molariforme que los anteriores, pero el talónido es aún menor y algo más bajo que el trigónido; éste es, por otro lado, más estrecho, con el paralófidio menos lingualmente dirigido que en los molares. El metacónido es la cúspide más alta y está aún algo retrasado respecto a la posición del protocónido. Entocónido presente. Valles internos reducidos. Unión metalófidio-metacónido como en P/3 y los molares. Cíngulo externo discontinuo, o reducido, ascendiendo anteriormente sobre el paralófidio; el posterior también ascendente; el interno reducido a la salida de los valles internos.

Molares muy hipsodontos, con altura creciente de M/1 a M/3.

M/1-2:

Altos paralófidio y parastáfido. El metacónido es la cúspide más alta, siguiéndole el entocónido. El metalófidio se une al metacónido no en posición lingual sino desplazado labialmente. Valles internos reducidos longitudinalmente, muy elevados sobre el cuello, por lo que en piezas relativamente usadas no se observan; el anterior es más elevado y algo más pequeño que el posterior; perfil transversal en V aguda. Cíngulos variables, el externo continuo, reducido; el interno generalmente reducido a la salida del valle posterior, o inexistente. El cíngulo anterior se eleva hacia el parastáfido, y el posterior se eleva hasta formar un pequeño hipoconúlido.

M/3:

Bien extendido antero-posteriormente, con estrechamiento progresivo de los lóbulos hacia atrás. La cúspide más alta es el metacónido, seguido del entocónido. Paralófidio alto, arqueado lingualmente, cortante en su borde interno (en los no desgastados). Unión metacónido-metalófidio similar a los anteriores. Valles internos más amplios que en M/1-2, con perfil en V, algo más elevado el anterior. Hipoconúlido alto, pero más bajo que el resto de los cónidos, con su cresta anterior ligeramente arqueada y unida al entocónido. Una débil cresta interna va desde la punta del hipoconúlido a la base posterior del entocónido, cerrando el valle del hipoconúlido. Cíngulo externo débil y variable en extensión, desde casi continuo hasta prácticamente inexistente; el interno reducido a las salidas de los valles internos o casi inexistente; el anterior elevado sobre el paralófidio.

Dentición inferior de leche: fragmento de hemimandíbula N° 9209, conserva D/3-4 y M/1.

D/3:

Bastante usado. Molariforme en cuanto a la presencia de los cónidos, pero de contorno alargado, con el lóbulo anterior más estrecho que el posterior. Paralófidio poco extendido transversalmente. Valle anterior más elevado y reducido que el posterior. Entocónido robusto. Cíngulo externo casi continuo, debilitado bajo el lóbulo posterior, anteriormente elevándose hasta el extremo lingual del paralófidio; cíngulo posterior presente, el interno limitado a la salida del valle anterior.

D/4:

Relativamente usado. Molariforme en su contorno pero con el lóbulo anterior claramente más estrecho que el posterior. Paralófidio más desarrollado transversalmente que el anterior. Cíngulos similares a D/3, el interno algo más débil y más interrumpido en el lóbulo posterior; el cíngulo posterior se eleva hasta formar un pequeño hipoconúlido cercano al entocónido.

Discusión:

En el establecimiento del género *Paranchilophus*, CASANOVAS & SANTAFÉ (1989) dejan claras sus estrechas afinidades con el género *Anchilophus*, con el que presenta mayores similitudes que con cualquier otro género de Pachynolophinae. Por otro lado una especial combinación de caracteres está a favor de su conservación como género independiente aunque cercano a *Anchilophus*: el primitivismo en los premolares (molarización menor a la observada en cualquier especie de *Anchilophus*) se asocia en un mismo animal con caracteres derivados como son la reducción del segmento premolar (con desaparición de P1), grandes hipsodoncia y lofodoncia, apareciendo además otros caracteres propios de otras líneas de Equoidea, como *Plagiolophus*, y desconocidos en *Anchilophus* como es la marcada heterodoncia en los molares (acentuado aumento de superficie de M1/ a M3/, diferencias de forma, contornos y oblicuidad de los lofos linguales). Una similar combinación de rasgos primitivos y evolucionados ha sido igualmente observada en otras formas de Perisodáctilos de Mazaterón y Llamaquique (*Plagiolophus*, *Franzenium*, *Cantabrotherium* y *Palaeotherium*; CASANOVAS & SANTAFÉ, 1989, 1991; CUESTA, 1991, 1992b, 1993a, en prensa 1).

CASANOVAS & SANTAFÉ (1989) han puesto de manifiesto las diferencias de *Paranchilophus* con las distintas especies de *Anchilophus*, teniendo en cuenta las líneas consideradas por STEHLIN (1905) y DEPÉRET (1917), así como las mayores afinidades

Tabla 6. Dimensiones de piezas inferiores de *P. remyi*, Mazaterón.

		9207	11004	8594	9208	9211	9274	9275	9264	9266	8616	9898	11005	8611
Diastema		33	33,5											
Índice		64,7	63,9											
P/2	L		5,7											
	A		3											
P/3	L		7,3		6,5									
	A		4,4		3,5									
P/4	L	8	8		8									
	A	5	5,2		5									
M/1	L	9	9	9,4	9	8,5	9,4	9	9,7			9,8		
	A	6	5,7	6,4	6	6	5,5	5,6	6,2			5,3		
M/2	L	10	10	11	10	10				10	10			
	A	6,2	6,3	6,7	6	5,9				6,3	6,3			
M/3	L	15	14,2	16									14,4	14,3
	A	5,5	5,6	6,5									6	5,5
P/2-M/3		51	52,4											
P/2-P/4		18	20											
M/1-M/3		35	32	31,5										
IPM		51,4	62,5											

(Abreviaturas como en tablas anteriores)

con la línea de *A. desmaresti*, la más lofodonta y con ectolofos aplanados; en especial la presencia en ambos de una protuberancia en los premolares y molares superiores delante del metalofos («crochet»; ver SAVAGE *et al.*, 1965, fig.41) sitúan a *Paranchilophus* cerca de aquella línea. Hemos podido observar en un *Anchilophus* de Robiac en principio asignado a *A. desmaresti* una estructura aún más parecida a la existente en *Paranchilophus*. No obstante *A. desmaresti* es más braquidonto, el P4/ es más molariforme, y el parastilo menos saliente.

La línea *radegondensis-gaudini* se aleja de *Paranchilophus* por:

- menores hipsodoncia y lofodoncia
- dientes yugales más desarrollados transversalmente, los superiores más anchos que largos
- pared externa en los molares superiores relativamente plegada, con las costillas de los conos externos bien marcadas
- parastilo pequeño y poco saliente
- cónulos gruesos y bien marcados en los lofos linguales.

Con relación a la línea *depereti-dumasi*, ésta es también menos lofodonta, siendo intermedia entre la línea anterior y la de *A. desmaresti*; las costillas de los conos externos están también más marcadas en esta línea.

La comparación directa del material de Mazaterón con las piezas de la localidad tipo del género (ver CASANOVAS & SANTAFÉ, 1989) muestra una gran coincidencia incluso a nivel de detalles (además los IPM son similares). Sin embargo se aprecian varias diferencias que nos pueden sugerir un nivel estratigráfico inferior para Mazaterón. Tales diferencias se encuentran fundamentalmente comparando la morfología de los P4. Así, P4/ de Llamaquique tiene:

- pared interna algo más larga.
- hipocono más separado del protocono; el metalofos no se une al protocono (como ocurre en Mazaterón) sino al hipocono, con lo cual se acerca más al modelo molar. No obstante el hipocono no está aún separado del protocono, existiendo una cresta baja entre ambos. Por otro lado P/4 aparece ligeramente menos molarizado en Mazaterón, con el paralófidio menos extendido lingualmente y el lóbulo posterior ligeramente más corto.

En cuanto a los molares, en Llamaquique no se observan indicios de paracónulo, el cual es visible en Mazaterón en piezas poco usadas o intactas.

En relación a las dimensiones (tabs.4-7) los ejemplares de Mazaterón son ligeramente menores que los de la localidad tipo. Las diferencias arriba indicadas no parecen en principio suficientes para implicar una diferenciación a nivel específico.

***Paranchilophus* sp.**
(tab.7; lám.I, fig.4)

Sinonimia: 1992 *Paranchilophus*; CUESTA, tab.I, fig.10.

Localidad: Caenes, Cuenca del Duero, sector suroccidental, provincia de Salamanca (fig.1).

Edad: parte superior del Eoceno medio, MP 16 (fig.2).

Material:

Nº 11030: hemimandíbula izquierda con M/1-3 y alvéolos de P/2-4

Nº 11032: M2/ o M3/ izquierdo

Nº 11031: M/2 izquierdo

Nº 8510: M/1 o M/2 izquierdo.

Tabla 7. Dimensiones de la dentición inferior de *Paranchilophus remyi* y *Paranchilophus* sp. (Caenes).

	Mazaterón				Caenes 11030	Llamaquique (en CASANOVAS & SANTAFE, 1989)		
		n	m-M	\bar{X}		n	m-M	\bar{X}
P/2	L	1	5,7	5,7		2	6,3-6,3	6,3
	A	1	3	3		2	3,1-3,1	3,1
P/3	L	2	6,5-7,3	6,9		4	7,7-8,2	7,9
	A	2	3,5-4,4	3,9		4	4,4-4,5	4,45
P/4	L	3	8-8	8		5	8,1-8,8	8,4
	A	3	5-5,2	5,06		5	5,6-6	5,8
M/1	L	8	8,5-9,7	9,1	7,5	7	9,7-10,2	9,9
	A	7	5,5-6,4	5,9	5	7	6,3-6,6	6,4
M/2	L	8	9,8-11	10,1	9	7	10,4-11,4	10,8
	A	8	5,3-6,7	6	5,5	7	6,9-7	6,95
M/3	L	5	14,2-16	14,7	12,5	7	15,1-16	15,6
	A	5	5,5-6,5	5,8	5	7	6,3-6,8	6,6
P/2-P/4		2	18-20	19	ca.18	1	24	24
M/1-M/3		3	31,5-35	32,8	29	1	36	36
IPM		2	51,4- 62,5		ca.62	1	66,6	

(Abreviaturas como en tabla 6)

Descripción:

Hemimandíbula izquierda con M/1-3 y alvéolos de P/2-4 N° 11030 (tab.7; lám.I, fig.4).

Mandíbula: Grácil en sus proporciones. Rama horizontal disminuyendo en altura de M/3 hacia delante (altura detrás de M/3=18,5; delante de P/4=16), borde inferior convexo, cóncavo en la unión con la rama ascendente. Foramen mentoniano debajo de la parte media de P/3. Falta la porción anterior de la mandíbula, observándose sólo el final del diastema postcanino. Rama ascendente delgada y grácil, bastante elevada sobre la serie yugal; borde anterior ligeramente inclinado hacia atrás. Apófisis coronoide rota en su parte superior, ancha en la base, aparentemente curvada hacia atrás. Escotadura sigmoidea relativamente estrecha. Cóndilo articular delgado, marcadamente inclinado hacia abajo en su parte interna, doblado en la mitad (en vista posterior se aprecia un cambio brusco en la pendiente del cóndilo). Talón muy desarrollado, sobrepasando ampliamente la vertical del cóndilo, delgado, con un reborde angular débil. Fosa mandibular poco marcada. Gran foramen mandibular en la cara interna.

Dentición inferior: Se observan los alvéolos de P/2-4, todos ellos con dos alvéolos por diente. Los de P/2 están algo reducidos, y el más anterior parcialmente fusionado al posterior. En todos ellos el anterior es algo menor. No hay alvéolos de P/1, comenzando la barra diastemática inmediatamente delante de P/2. P/4 debió ser casi del mismo tamaño que M/1. Molares con gradiente de abrasión bastante marcado. M/1 claramente menor que M/2, muy usado, con superficie de desgaste cercana al cuello. Se aprecia un tenue cíngulo en el lado labial, faltando completamente en el lingual. M/2 es mayor, tanto en longitud como en anchura, y con grado de desgaste algo menor. Cíngulo externo suave, interrumpido bajo el hipocónido. Cíngulo posterior presente; el interno reducido a uno muy pequeño bajo el valle anterior. M/3 con menor grado de desgaste que el anterior, bastante lofodonto y de anchura menor que M/2. Paralófidio bien dirigido lingualmente, delimitando un valle anterior en V. Metalófidio unido al metacónido en posición algo labial, éste es la cúspide más elevada. Hipoconúlido no muy extendido antero-posteriormente, con su cresta anterior alargada, unida directamente al entocónido. No se aprecia la cresta posterior (quizá debido al desgaste). Cíngulo externo débil, algo interrumpido bajo proto- e hipocónido; ausencia de cíngulos internos. Los molares inferiores aislados N° 8510 (L=10,2; A=5,8) y N° 11031 (L=9,9; A=6), son muy lofodontos y medianamente hipsodontos. El paralófidio es alto y agudo, bien dirigido lingualmente. Los cónidos anteriores son algo más altos que los posteriores, siendo el metacónido bastante más desarrollado que el entocónido. Valles internos en V. Se aprecia un pequeño hipoconúlido de forma triangular. Los cíngulos externos son tenues, pudiendo interrumpirse ligeramente bajo proto- e hipocónido; el interno o está ausente o sólo se observa bajo los valles internos.

Molar superior N° 11032.

Apenas usado, sólo ligeramente desgastado en el protolofio. Dos raíces externas separadas; dos internas fusionadas. Contorno trapezoidal, más ancho en el lado anterior que en el posterior. Modelo muy lofodonto, moderadamente hipsodonto. Ectolofio algo oblicuo hacia atrás, ligeramente inclinado hacia el lado lingual (cierre oclusal moderado), aplanado, con parastilo y metastilo prominentes hacia el exterior, pero bajos; en la parte superior de la pared externa se insinúa un incipiente mesostilo. Costilla del metacono muy levemente marcada, estándolo algo más la del paracono. Para- y metacono de la misma altura, más desarrollado hacia dentro el primero. Lofos internos poco oblicuos respecto al ectolofio, más oblicuo el metalofio. Proto-

lofo largo, más bajo en su unión al parastilo, con paracónulo no muy marcado. Protocono extendido labiolingualmente (no curvado hacia atrás como en *Paranchilophus remyi*). Hipocono similar en altura al protocono. Metalofa bastante corto, con la cresta anterior no uniéndose en su parte superior al ectolofa, acercándose hacia su base la parte interna del paracono. No se observa «crochet». Falta de cíngulo externo; cíngulo anterior elevado, el interno interrumpido bajo los conos internos; cíngulo posterior delimitando una foseta posterior.

Dimensiones: L=11,4, A=11,2.

Discusión:

Las semejanzas en la morfología mandibular y dentaria son suficientes como para asignarlo, en principio, al género *Paranchilophus*.

Las dimensiones (tab.7) de la mandíbula N^o 11030 son sólo ligeramente inferiores a los mínimos de *Paranchilophus remyi* de Mazaterón, al igual que los molares inferiores. Aparte de esto, numerosos caracteres morfológicos los asemejan:

- forma de la mandíbula, especialmente el talón
- lofodoncia
- índice IPM parecido, por lo que el segmento premolar tiene un grado de reducción similar
- falta de P/1
- morfología muy similar en los dientes yugales
- debilidad de los cíngulos externos
- carencia de cíngulos internos
- mismo tipo de unión metacónido-metalóido
- molares superiores marcadamente lofodontos, con contorno similar, al igual que los cíngulos y las costillas de la pared externa.

Sin embargo en Caenes se observan una serie de diferencias:

- talla algo menor
- hipsodoncia claramente menor
- M/3 proporcionalmente menos desarrollado, con el hipoconúlido más reducido
- costilla del metacono algo más marcada
- lofos internos en M superiores menos oblicuos, dispuestos más transversalmente
- falta de «crochet»
- protocono más desarrollado antero-posteriormente en *P. remyi*
- para- y metastilo más prominentes
- cíngulo posterior algo más elevado.

En resumen, la forma de Caenes presenta un estadio más primitivo que *Paranchilophus remyi* de Mazaterón de acuerdo con las diferencias señaladas, y en ciertos caracteres más próximo a *Anchilophus*, lo cual está de acuerdo con la posición estratigráfica de Caenes que parece ser más baja que Mazaterón.

cf. *Anchilophus*
(lám.II, fig.3)

Sinonimia:

1970 *Palaeotherium minus*; JIMÉNEZ, p.280, fig.96

1971 *Palaeotherium minus*; JIMÉNEZ.

1992 cf. *Anchilophus*; CUESTA, tab.I, fig.10.

Localidad: San Morales, Cuenca del Duero, sector suroccidental, provincia de Salamanca (fig.1).

Edad: parte superior del Eoceno medio, MP 16 (fig.2).

Material:

Nº 8584: fragmento de maxilar izquierdo con P4/-M1/.

Descripción:

Fragmento de maxilar izquierdo con P4/-M1/ Nº 8584 (lám.II, fig.3).

Marcada diferencia de tamaño de P4/ a M1/.

P4/:

Poco usado. Tendencia incompleta a la molarización. Contorno trapezoidal, más ancho en el lado anterior que en el posterior, longitud mayor del lado externo, ángulos internos redondeados, los externos angulosos por la presencia de unos agudos pero poco salientes para- y metastilo. Pared externa bien desarrollada, aplanada, muy ligeramente convexa anteroposteriormente y ligeramente arqueada lingualmente, sin mesostilo. Costilla del paracono ligeramente marcada, la del metacono casi inapreciable. Para- y metacono perfectamente separados, de altura similar. Protofofo bien desarrollado, con paracónulo apenas marcado lateralmente. Protocono robusto, ocupando el ángulo antero-interno, acercándose en altura a la de los conos externos. El contorno de la pieza es molariforme, pero el hipocono está muy poco diferenciado, y poco desarrollado el metalofo. El hipocono está unido al protocono, siendo mucho más bajo y menor que éste, uniéndose al cóngulo en el ángulo postero-interno. Existe una cresta central (metalofa) entre la parte anterior del metacono y el par hipocono- protocono, quedando delimitada una profunda foseta detrás del protofofo. Cóngulo externo tenue, con arrugas, a veces interrumpido, ascendiendo sobre para- y metastilo; cóngulo anterior elevado, el interno interrumpido bajo el gran protocono, elevándose en punta en el ángulo postero-interno, en su unión con el hipocono; cóngulo posterior cortante, delimitando una foseta posterior.

M1/:

Grado avanzado de desgaste. Contorno trapezoidal, más cuadrado que P4/. Ectolofo alto a pesar del desgaste, más aplanado antero-posteriormente, con para- y metastilo igualmente agudos y poco prominentes. Se marcan por igual las costillas de para- y metacono, más hacia arriba, debilitándose hacia la base de la pieza. Para- y metacono proporcionalmente más separados que en el anterior, de altura similar. Lofos internos dispuestos bastante transversalmente, sobre todo el protofofo, siendo el metalofo más corto y oblicuo. Cóngulo externo similar a P4/, algo más marcado, interrumpido detrás de la costilla del paracono; cóngulo anterior parcialmente desgastado, delante del protocono; el interno sólo entre proto- e hipocono; cóngulo con desgaste hasta el nivel de la foseta posterior.

Dimensiones:

	P4/	M1/
Longitud	8,5	10,4
Anchura	8	10

Discusión:

Esta pieza fué inicialmente determinada como *Palaeotherium minus*, en base a sus dimensiones (JIMÉNEZ, 1970, p.280, fig.96), apareciendo como tal en varias publicaciones posteriores. Como señalan CRUSAFONT & CASANOVAS (1973) y CASANOVAS (1975) el nombre *Palaeotherium minus* debe ser sustituido por *Plagiolophus minor*, al cual corresponden varias referencias sobre material de ciertos yacimientos de la Cuenca del Duero, el cual se ha perdido en la actualidad: Aldealengua, Cabrerizos, Aldearrubia y San Morales (MIQUEL, 1906; CRUSAFONT & TRUYOLS, 1957; CRUSAFONT, MELÉNDEZ & TRUYOLS, 1960). La morfología del ectolofa, carente de mesostilo, y la disposición transversal de los lofos internos (protolofa y metalofa), lo diferencian, entre otras características, tanto de Palaeotheriidae como de Plagiolophinae, siendo la propia de Pachynolophinae. La carencia de mesostilos lo descartan igualmente como *Propalaeotherium* y *Lophiotherium*; la lofodancia y la altura de la pared externa lo separan, por otra parte, de *Propachynolophus*. La tendencia a la molarización de P4/ (aún incompleta) y el aplanamiento y altura de la pared externa lo diferencian de *Pachynolophus*, correspondiendo mejor con el grupo *Anchilophus-Paranchilophus*; no obstante no se asocia, en principio, con ninguna de las especies establecidas en ambos géneros. En efecto, las tres líneas reconocidas dentro del género *Anchilophus* (ver *Paranchilophus remyi*), cuyas especies menores son de talla similar a nuestro ejemplar, presentan una serie de diferencias:

- *A. desmaresti*: tiene la pared externa casi plana, es más braquidonta y la molarización es mayor.
- *A. gaudini-radegondensis*: los dientes superiores son más anchos que largos y la molarización es menor.
- *A. depereti-dumasi*: presentan un fuerte parastilo y mayor molarización en P4/. No obstante la morfología del ectolofa se corresponde mejor con la línea *gaudini-radegondensis*. Por otra parte, el grado de molarización de P4/ es comparable a *Paranchilophus remyi* de Mazaterón (de talla similar), pero el ejemplar de San Morales es menos lofodonta, menos hipsodonta, con costillas externas más marcadas y P4/ algo más primitivo, con el hipocono algo menos individualizado del protocono. No se descartan relaciones con *Paranchilophus*, presente en Mazaterón y posiblemente con *Paranchilophus* sp. del cercano yacimiento de Caenes.

Pachynolophinae indet.1

Sinonimia: 1992 Pachynolophinae indet.; CUESTA, tab.I.

Localidad: Jambrina, Cuenca del Duero, sector suroccidental, provincia de Zamora (fig.1).

Edad: parte media del Eoceno medio, MP 13 o 14 (fig.2).

Material:

Nº 9280: M/1 o M/2 derecho.

Descripción y discusión:

Pieza de pequeña talla, deteriorada en el lóbulo posterior, apenas usada. Modelo lofodonto. Las cúspides más altas son metacónido y entocónido. Paralófidio bajo pero bien extendido hacia el lado lingual. Valles internos en V. No se observa metastí-lido. Cíngulos muy reducidos, sólo presentes en la parte anterior. Muestra grandes semejanzas con *Pachynolophus* sp.1 de Casaseca.

Dimensiones: L= 8,5; A= 5,4.

Pachynolophinae indet.2

Sinonimia: 1992 Pachynolophinae indet.; CUESTA, tab.I.

Localidad: Corrales, Cuenca del Duero, sector suroccidental, provincia de Zamora (fig.1).

Edad: parte media del Eoceno medio, MP 13 o 14 (fig.2).

Material:

Nº 8412: M/1 o M/2 derecho.

Descripción y discusión:

El grado de lofodoncia y la braquidoncia corresponden a Pachynolophinae. Las cúspides más elevadas son metacónido y entocónido. El cíngulo externo es incompleto y el interno es prácticamente inexistente; el posterior se eleva hacia un pequeño hipoconúlido. Muestra similitudes con *Pachynolophus* sp.2 de El Viso-Sanzoles.

Dimensiones: L=10; A=6,6.

Pachynolophidae indet.

Sinonimia:

1923 *Chasmothorium minimum*; ROMAN, lám.1, figs.5 y 6.

1992 Pachynolophidae indet.; CUESTA, tab.I.

Localidad: Corrales, Cuenca del Duero, sector suroccidental, provincia de Zamora (fig.1).

Edad: parte media del Eoceno medio, MP 13 o 14 (fig.2).

Material:

NM-19037-75: P4/ o P3/ derecho.

Descripción:

P4/ o P3/ derecho, apenas usado; L=11,5; A=14. Contorno cuadrado, algo más ancho que largo; cara externa recta, la interna más redondeada; lados anterior y posterior paralelos. No molarizado. Ectolofa relativamente alto, marcándose en él las costillas de paracono y metacono. El cíngulo externo es fuerte y cortante, presentando un surco en la parte media y de él ascienden el parastilo y el metastilo, éstos bien desarrollados y salientes labialmente. Paracono y metacono próximos, de altura similar. El protocono ocupa en el lado interno una posición adelantada (ángulo antero-interno), poseyendo en su parte posterior un esbozo de hipocono totalmente fusionado a él y ligeramente extendido hacia atrás. El protolofa es una cresta aguda que llega hasta la zona de unión paracono-parastilo; en este protolofa se marca un paracónulo, especialmente en la cara posterior. Una pequeña cresta en forma de C, con la concavidad hacia delante une el metacono con el par protocono-hipocono, y delimita una pequeña foseta en la parte central del diente. La parte posterior está ocupada en su mayor parte por una depresión aplanada, delimitada posteriormente por el cortante cíngulo posterior. Cíngulos anterior e interno fuertes y continuos.

Discusión:

Esta pieza fue estudiada y figurada por ROMAN (1923, pp.15-17, lám.1, figs.5 y 6) el cual la consideró como P2/ perteneciente a *Chasmothorium minimum*. Esta determinación se basaba, para dicho autor, en la gran aproximación de los dos conos externos y en el cíngulo basal «delgado y continuo», aproximándolo a la especie *Ch. minimum* por su talla. La cercanía de los dos conos externos se observa en varios géneros de Perisodáctilos eocenos, e incluso en *Paraplagiolophus* y *Plagiolophus* la fusión aún es más estrecha. Igualmente no es un carácter diagnóstico la presencia de un cíngulo basal continuo. Por el contrario, las características de esta pieza corresponden más a un Equoidea que a un «Ceratomorpha». El contorno, el modelo lofodonto, la morfología del ectolofa junto con la forma de parastilo y metastilo pertenecen sin duda a un Pachynolophidae no teniendo relación con *Hyrachyus minimum* (= *Ch. minimum*) ni con las especies relacionadas con él, *H. modestus* (= *H. stehlini*) y *Ch. cartieri*. En concreto *Hyrachyus* se diferencia de nuestro ejemplar por:

- parastilo ampliamente fusionado con el paracono.
- mayor convexidad de las costillas de para- y metacono.
- ausencia de todo indicio de paracónulo
- protolofos reducido y bajo en su unión al paracono.
- metalofos mucho más desarrollado, con metacónulo prominente.

Ch. cartieri, por su parte, es de mayor talla y posee premolares totalmente molarizados.

Dentro de Pachynolophidae se acerca al género *Propalaeotherium* (*Propachynolophus* y *Lophiotherium* son más bunodontos, *Pachynolophus* tiene premolares superiores triangulares), siendo de talla similar a *Prop. isselanum*. No obstante el contorno es más cuadrado, el ectolofos es más alto, las crestas más agudas, el parastilo menos prominente y los conos externos más cercanos que en las especies del género *Propalaeotherium*. Presenta por otro lado similitudes con Plagiolophinae primitivos (*Paraplagiolophus* y *Plagiolophus* del Eoceno medio).

BIOESTRATIGRAFÍA Y BIOGEOGRAFÍA

El estudio de los Pachynolophinae ha contribuido, en combinación con el resto de Perisodáctilos, al conocimiento bioestratigráfico del Eoceno de la Cuenca del Duero (CUESTA, 1991, 1992b, 1993a y b). Teniendo en cuenta todo ello los yacimientos con Pachynolophinae se agrupan como sigue (fig.2):

* **Eoceno medio, parte media (MP 13-14):** Casaseca, Corrales, El Viso-Sanzoles, Jambrina. Se caracterizan por la presencia de Pachynolophinae primitivos, con un grado de primitivismo similar a las formas del Eoceno medio europeo. *Pachynolophus* sp., presente en Casaseca y El Viso-Sanzoles tiene unas características intermedias entre los *Pachynolophus* más primitivos del Eoceno medio y los últimos representantes del género en el Eoceno superior de Europa. La asociación de estas formas con Plagiolophinae muy primitivos, muy escasos Palaeotheriidae y abundantes Lophiodontidae, especialmente variados en Casaseca, es la que encontramos en los yacimientos europeos de la parte media del Eoceno medio (MP 13-14), como Geiseltal, Bouxwiller, Egerkingen, Issel y Cuenca de París (FRANZEN & HAUBOLD, 1986a y b; JAEGER, 1971; RAT, 1946 y 1965; HARTENBERGER, 1970; DEDIEU, 1976, 1977a y b).

* **Eoceno medio, parte superior (MP 16):** Caenes y San Morales. Escasos restos que corresponden a formas más evolucionadas de Pachynolophinae, poco relacionadas con las europeas (*Paranchilophus*, cf. *Anchilophus*). Su asociación con *Plagiolophus* más evolucionados que en los yacimientos anteriores, Palaeotheriidae, ambos hipsoodontos, y Lophiodontidae corresponde a la parte superior del Eoceno medio; asociaciones similares encontramos en Robiac, Le Bretou o Creech Barrow (SUDRE, 1969; REMY, 1988; HOOKER, 1986).

		NIVEL DE REFERENCIA	LOCALIDADES ESTUDIADAS	
E O C E N O	OLIGOCENO			
	SUPERIOR	HEADONIENSE	MP20 ST. CAPRAISE	MOLINO DEL PICO
			MP19 ESCAMPS	
			MP18 LA DEBRUGE	
			MP17 FONS 4	
	MEDIO	RHENANIENSE	MP16 ROBIAC	FUENTESAUCA BABILAFUENTE CAENES * SAN MORALES * MAZATERON DEZA
			MP15 LA LIVINIERE 2	
			MP14 EGERKINGEN	
			MP13 GEISELTAL OMK	
			MP12 GEISELTAL UMK	
			MP11 GEISELTAL UK	
			MP10 GRAUVES	
			MP 8-9 AVENAY	
	INFERIOR	NEUSTRIENSE	MP7 DORMAAL	

Figura 2: Posición cronoestratigráfica de los yacimientos de Mamíferos del Eoceno de la Cuenca del Duero, teniendo en cuenta los niveles de SCHMIDT-KITTLER (1987); * = yacimientos con Pachynolophinae.

* **Eoceno superior, parte inferior o final del Eoceno medio (MP 17-16?):** Mazaterón. Como Pachynolophinae existe sólo la forma endémica *Paranchilophus remyi*, junto con abundantes Palaeotheriidae y Plagiolophinae, todos muy hipsodontos y ausencia, por el momento, de Lophiodontidae; todas ellas son formas que tienen poca relación con las europeas. La falta de Lophiodontidae y la marcada hipsodoncia de todas estas formas lo situarían en el Eoceno superior; la presencia de *Paranchilophus remyi* no aporta novedades a la edad, pues Llamaquique, localidad tipo, puede pertenecer bien al final del Eoceno inferior, bien al inicio del Eoceno superior (CASANOVAS *et al.*, 1991). Sin embargo las similitudes faunísticas con Caenes, el primitivismo observado en muchas características de las distintas formas del yacimiento y la presencia del género *Leptolophus*, que en Francia se conoce sólo en MP 15-16, abogarían por situarlo al final del Eoceno medio. Hay que tener en cuenta además que *Paranchilophus remyi* de Mazaterón presenta características algo más primitivas, especialmente en P4, que en Llamaquique.

Desde un punto de vista biogeográfico el estudio de las faunas de Perisodáctilos ha supuesto una importante aportación (CUESTA, 1991, 1992b). En el Eoceno medio, parte media, no se han observado diferencias importantes con las faunas coetáneas de Europa occidental; en el caso de Pachynolophinae tenemos el género *Pachynolophus* que es relativamente frecuente en Europa. Por el contrario en las faunas más modernas de Caenes, San Morales y sobre todo de Mazaterón los Perisodáctilos están claramente diferenciados de los del resto de Europa occidental e incluso de los de la región subpirenaica. Existen varios géneros endémicos, *Cantabrotherium*, *Franzenium*, ambos Palaeotheriidae, y en Pachynolophinae *Paranchilophus*; también hay varias formas exclusivas a nivel específico (*Plagiolophus mazateronensis*, *Palaeotherium giganteum*). Fuera de la Cuenca del Duero sólo existen formas similares en Llamaquique (Oviedo) y Huérmeces del Cerro (Guadalajara). MOYÀ y KÖHLER (1992) en Primates y PELÁEZ-CAMPOMANES (1992) en Roedores han puesto también de manifiesto diferencias claras con el resto de Europa. Para explicar el endemismo de estas faunas se ha aducido la existencia de alguna barrera geográfica (posible insularidad?) entre parte de la Península Ibérica y el resto de Europa occidental. Por otro lado es de destacar la generalización de la hipsodoncia en Perisodáctilos y Roedores, indicio de unas especiales condiciones ecológicas.

CONCLUSIONES

A partir del material fósil recientemente recolectado, los Pachynolophinae, si bien menos abundantes que otros grupos de Perisodáctilos, han sido determinados en 7 yacimientos del Eoceno de la Cuenca del Duero, lo que ha supuesto un avance al conocimiento del grupo en esta zona.

El estudio conjunto de las faunas de Vertebrados y particularmente de las asociaciones de Perisodáctilos ha permitido establecer la edad de estos yacimientos:

- Eoceno medio, parte media (MP 13-14): Casaseca, Corrales, El Viso-Sanzoles, Jambrina.
- Eoceno medio, parte superior (MP 16): Caenes, San Morales.
- Eoceno medio-Eoceno superior (MP 16-17): Mazaterón.

El género *Pachynolophus* está presente en Casaseca y El Viso-Sanzoles, que aparte de algunos yacimientos del área nororiental (Cataluña y Aragón), son las únicas localidades españolas para este género. La lofodoncia, grado de heterodoncia y desarrollo relativo de M3 sitúan a estas formas en una posición intermedia entre las especies primitivas del Eoceno inferior y medio (*P. duvali*, *P. boixedatensis*) y las finales del Eoceno superior (*P. garimondi*, *P. lavocati*).

En Corrales y Jambrina, el escaso material atribuible a Pachynolophinae no ha permitido su determinación genérica. El material de Corrales inicialmente determinado como *Chasmotherium minimum* (ROMAN, 1923) es atribuible a un Pachynolophidae.

El inicialmente determinado como *Palaeotherium minus* en San Morales (JIMÉNEZ, 1970) presenta mayores afinidades con el género *Anchilophus*, separándose de todas las especies de este género por el primitivismo del P4/.

En Mazaterón existe abundante material atribuible a *Paranchilophus remyi*; las diferencias con el material de la localidad tipo para el género y la especie (Llamaquique, Oviedo) se cifran fundamentalmente en el mayor primitivismo de P4 en Mazaterón. Aparte de estas dos localidades el género sólo es conocido, con escaso material, en Caenes.

Las marcadas peculiaridades biogeográficas de los Perisodáctilos de Caenes, San Morales y especialmente Mazaterón se manifiestan en el caso de Pachynolophinae por la presencia del género endémico *Paranchilophus* en Caenes y Mazaterón.

AGRADECIMIENTOS

A los Doctores EMILIANO JIMÉNEZ (Universidad de Salamanca) y JORGE MORALES (Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid), directores de mi tesis doctoral, por su inestimable contribución a mi formación paleontológica, por su ayuda y aliento en todo momento.

A los Doctores MARÍA LOURDES CASANOVAS y JOSÉ VICENTE SANTAFÉ-LLOPIS, del Museo Provincial de Paleontología «Miguel Crusafont» de Sabadell (Barcelona), por su ayuda y colaboración esenciales para el desarrollo de este trabajo. Igualmente les agradezco su colaboración a los Doctores SALVADOR MOYÁ y LUIS CHECA.

A las siguientes personas e instituciones extranjeras:

Museum National d'Histoire Naturelle, Paris: L.GINSBURG, F.DE BROIN, Monsieur MOULIN

Naturhistorisches Museum, Basel: B.ENGESESSER, J.HÜRZELER, F.WIEDENMAYER

Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier: J.REMY, J.SUDRE

Département de Sciences de la Terre, Université Claude Bernard, Lyon: P.MEIN, Madame SIRVANNE

Musée Guimet, Lyon: M.PHILIPPE

Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main: J.L.FRANZEN

A todos ellos les agradezco su acogida y todas las facilidades que me dispensaron para poder estudiar sus respectivas colecciones y consultar sus bibliotecas, así como sus interesantes sugerencias.

A ÁNGEL CUESTA, que realizó los dibujos y por su ayuda moral.

Al personal de restauración y fotografía del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid.

A la Universidad de Salamanca, Junta de Castilla y León y SANTIAGO JIMÉNEZ (Iberdrola) por su colaboración en las excavaciones.

Al equipo de E. JIMÉNEZ y especialmente a SANTIAGO MARTÍN, SANTIAGO GIL, JAVIER ORTEGA y BENITO FINCIAS.

Mi agradecimiento muy especial a las gentes de Mazaterón (Soria).

A CARLA LAUBE, LAURENT DESIRÉE y PILAR SEGURA por su cordial acogida en mis visitas a Paris y Basilea.

BIBLIOGRAFÍA

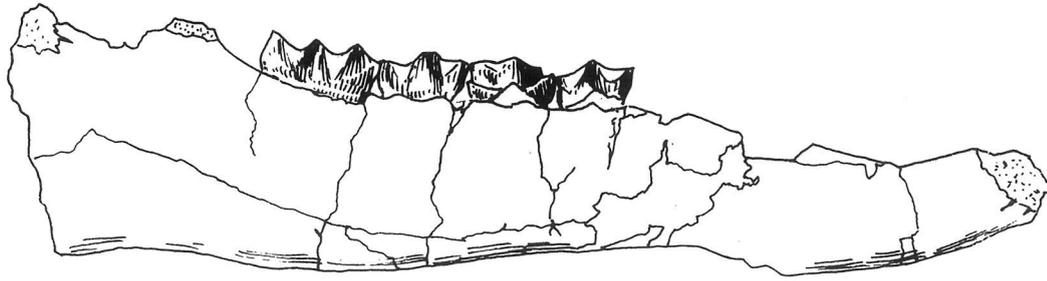
ALONSO-GAVILÁN, G. (1981): *Estratigrafía y Sedimentología del Paleógeno del borde SO de la Cuenca del Duero (Provincia de Salamanca)*. Tesis Doctoral, Univ.Salamanca: 1-435.

ARMENTEROS, I., DABRIO, C.J., GUIADO, R. & SÁNCHEZ DE VEGA, A. (1989): Megasecuencias sedimentarias del Terciario del borde oriental de la cuenca de Almazán (Soria- Zaragoza). *Stydia Geol.Salmanticensia*, vol.esp. 5: 107-127.

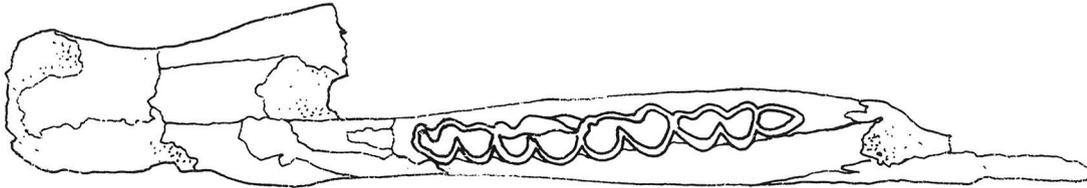
CASANOVAS-CLADELLAS, M.L. (1975): Estratigrafía y Paleontología del yacimiento ludiense de Roc de Santa (Area del Noguera-Pallaresa). *Paleontologia i Evolució*, 10: 1-158.

CASANOVAS-CLADELLAS, M.L.; JIMÉNEZ FUENTES, E.; MARTÍN CLOSAS, C.; MOYÀ SOLÀ, S.; SANTAFÉ LLOPIS, J.V. & TRUYOLS SANTOJA, J. (1991): Consideraciones sobre la edad del yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España). In: *El yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España) y su contenido paleontológico* (Coords. M.L. CASANOVAS, J.V.SANTAFÉ & J. TRUYOLS). *Boletín de Ciencias de la Naturaleza, Inst.de Est. Asturianos*, 41: 253-261.

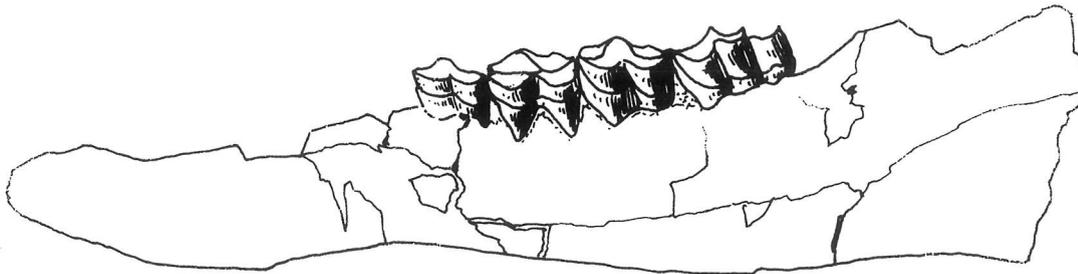
CASANOVAS-CLADELLAS, M.L. & SANTAFÉ-LLOPIS, J.V. (1989): Dos nuevos Paleotéridos (Perissodactyla, Mammalia) del yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo). *Trabajos de Geología*, 18: 337-352.



A



B



C

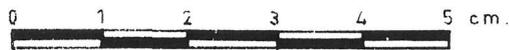
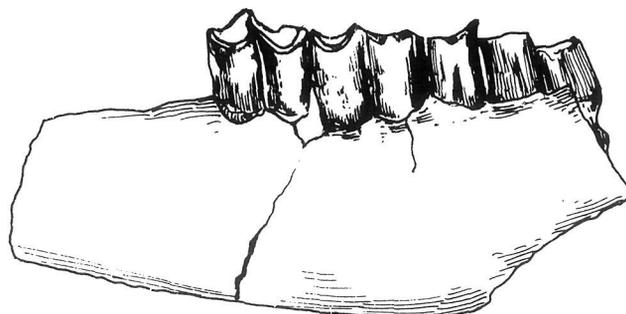
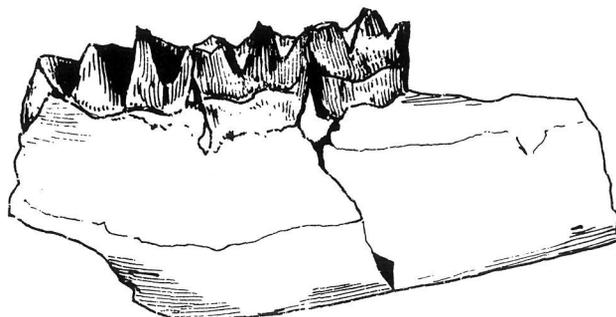


Figura 3: *Paranchylophus remyi*, Mazaterón; hemimandíbula izquierda con P/4-M/3, alvéolos de P/2-3 y sínfisis (Nº 9207). A.Vista lateral interna. B.Vista oclusal. C.Vista lateral externa.

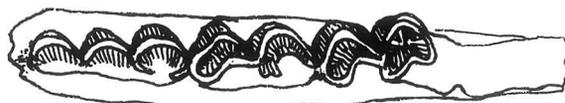
- CASANOVAS-CLADELLAS, M.L. & SANTAFÉ-LLOPIS, J.V. (1991): Los Paleotéridos (Perissodactyla, Mammalia) de Llamaquique (Oviedo, España). In: *El yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España) y su contenido paleontológico* (Coords. M.L. CASANOVAS, J.V. SANTAFÉ & J. TRUYOLS). *Boletín de Ciencias de la Naturaleza, Inst. de Est. Asturianos*, **41**: 101-188.
- CHECA, L. (1991): Sobre la existencia de alometrías y su implicación taxonómica en el caso de algunos paleohípidos del Eoceno. *Rev. Esp. Paleont.*, nº **extraord. 1991**: 41-46.
- CHECA, L. (1994): *Los Perisodáctilos (Ungulata, Mammalia) del Eoceno Catalán*. Tesis Doctoral, Fac. Biología, Univ. Barcelona, 2 vols.
- COOPER, C.F. (1932): The genus *Hyracotherium*. A revision and description of new specimens found in England. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **B, 221**: 431-448.
- CORROCHANO, A. & CARBALLEIRA, A. (1983): Las depresiones del borde suroccidental de la Cuenca del Duero. In: *Libro Jubilar de J.M Rios, Geología de España, vol.2*. IGME: 513-521.
- CRUSAFONT, M. & CASANOVAS-CLADELLAS, L. (1973): *Mammalia Tertiaria Hispaniae. Fossilium Catalogus I: Animalia*. Westphal., Junk, W.s Gravenhage, **121**: 1-198.
- CRUSAFONT-PAIRÓ, M.; MELÉNDEZ, B. & TRUYOLS, J. (1960): El yacimiento de Vertebrados de Huérmeces del Cerro (Guadalajara) y su significado cronoestratigráfico. *Est. Geol.*, **16**: 243-254.
- CRUSAFONT-PAIRÓ, M. & REMY, J.A. (1970): Les Equoidea (Perissodactyla) de l'Eocène pré-axial pyrénéen espagnol. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, **42 (2)**: 428-434.
- CRUSAFONT-PAIRÓ, M. & TRUYOLS, J. (1957): Algunas precisiones sobre la edad y extensión del Paleógeno de las provincias de Salamanca y Zamora. *Curs. y Conf. Inst. Lucas Mallada*, **9**: 83-85.
- CUESTA, M.A. (1988): Perisodáctilos del Eoceno de la Cuenca del Duero. *IV Jornadas de Paleontología, Resúmenes de las comunicaciones*, Salamanca: 34.
- CUESTA, M.A. (1991): *Perisodáctilos del Eoceno de la Cuenca del Duero*. Tesis Doctoral, Fac. Biología, Univ. Salamanca, **2 vols.**, texto 1-322.
- CUESTA, M.A. (1992a): Creodontos del Paleógeno de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (Coord. E. JIMÉNEZ). Museo de Salamanca: 101-104.
- CUESTA, M.A. (1992b): Perisodáctilos del Paleógeno de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (Coord. E. JIMÉNEZ). Museo de Salamanca: 111-120.
- CUESTA, M.A. (1992c): Nota preliminar sobre los Artiodáctilos del yacimiento de Mazaterón (Eoceno superior, Soria). *VIII Jornadas de Paleontología, Resúmenes de las comunicaciones*, Barcelona: 41-42.
- CUESTA, M.A. (1993a): Los Palaeotheriidae (Perissodactyla, Mammalia) del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y León, España). *Est. Geol.*, **49 (1/2)**: 87-109.



A



B



C



Figura 4: *Paranchylophus remyi*, Mazaterón; fragmento de hemimandíbula izquierda con M1/1-3 (Nº 8594).
 A.Vista lateral externa. B.Vista lateral interna. C.Vista oclusal.

- CUESTA, M.A. (1993b): Los Lophiodontidae (Perissodactyla, Mammalia) del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y León, España). *Studia Geol.Salmanticensia*, **29**: 23-65.
- CUESTA, M.A. (**en prensa 1**): Los Plagiolophinae nov.subfam. (Perissodactyla, Mammalia) del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y León, España). *Est.Geol.*
- CUESTA, M.A. (**en prensa 2**): Cuatro formas de Artiodactyla del yacimiento Eoceno de Mazarerón (Soria, Cuenca del Duero, España). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*.
- CUESTA, M.A.; JIMÉNEZ, E. & GIL, S. (1993): Fuentesauco: nuevo yacimiento de Vertebrados en el límite Eoceno medio-Eoceno superior, de la provincia de Zamora. *IX jornadas de Paleontología, Resúmenes de las comunicaciones*, Málaga: 91-92.
- DE LA PEÑA, A. (1992): Peces fósiles de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (Coord. E. JIMÉNEZ). Museo de Salamanca: 43-45.
- DEDIEU, P. (1976): *Les Tapiroidea (Mammalia, Perissodactyla) du gisement lutétien d'Issel (Aude)*. Tes.Doc. 3º ciclo, Univ.Poitiers: 1-179.
- DEDIEU, P. (1977a): Le Tapiroidea à dentadure rhinocérotoide du gisement lutétien d'Issel (Aude): *Paralophiodon isselensis* (Fischer, 1829). *Bull.Soc.Hist.Nat. Toulouse*, **113 (1-2)**: 32-39.
- DEDIEU, P. (1977b): Sur la systématique des Tapiroidea (Mammalia) de l'Eocène européen. *C.R.Acad.Sc.Paris*, **D**: 2219-2222.

LAMINA I →

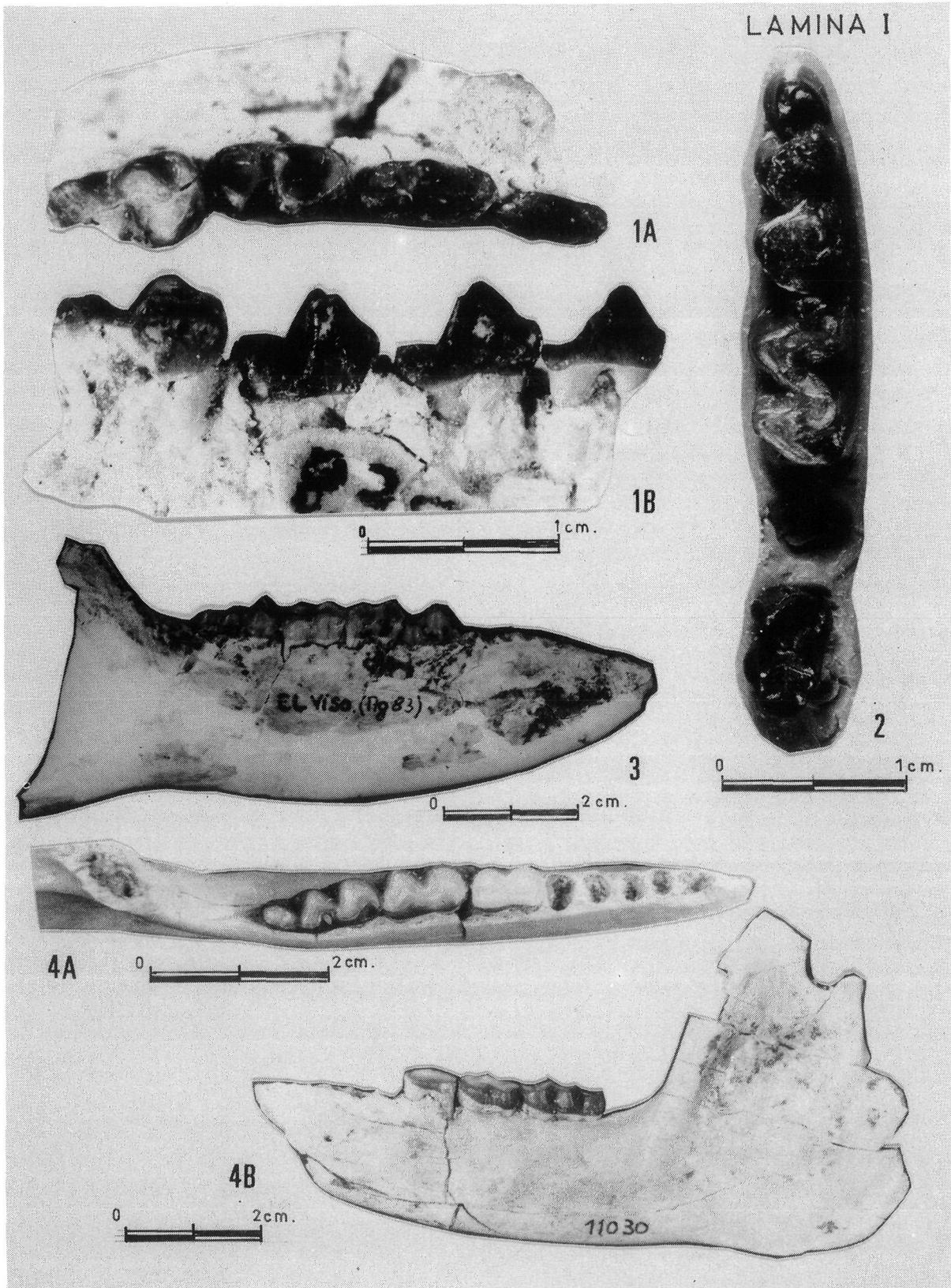
→

**Fig.1. *Pachynolophus* sp.1, Casaseca; serie P/1-3 y D/4 derechos (Nº 8383).
A.Vista oclusal. B.Vista lateral externa**

**Fig.2. *Pachynolophus* sp.1, Casaseca; P/4 y M/2-3 derechos (Nº 8394-6).
Vista oclusal.**

**Fig.3. *Pachynolophus* sp.2, El Viso-Sanzoles; fragmento de hemimandíbula
derecha con P/4-M/3 (Nº 8415). Vista lateral externa.**

**Fig.4. *Paranchilophus* sp., Caenes; hemimandíbula izquierda con M/1-3 y
alvéolos de P/2-4 (Nº 11030). A.Vista oclusal. B.Vista lateral externa.**

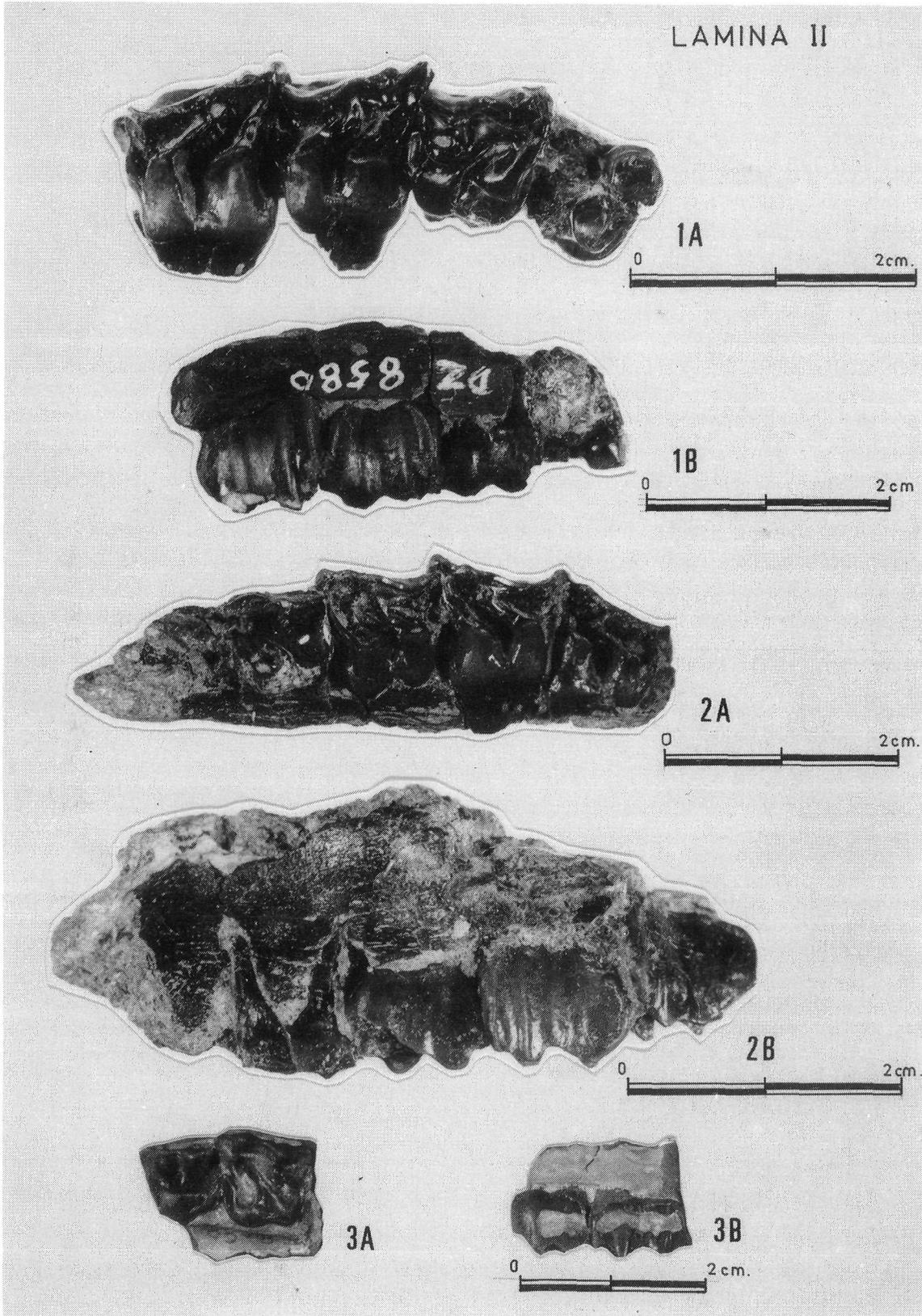


- DEPÉRET, Ch. (1901): Révision des formes européens de la famille des Hyracothéridés. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (4) **1**: 199-225.
- DEPÉRET, Ch. (1917): Monographie de la faune de mammifères fossiles du Ludien inférieur d'Euzèz-les-Bains (Gard). *Annales de l'Université de Lyon (Sciences, Médecine.)*, **40**: 1-274.
- FRANZEN, J.L. (1968): *Revision der Gattung Palaeotherium Cuvier, 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia)*. Tesis Doctoral, Univ.Freiburg, **2 vols.**: 1-181.
- FRANZEN, J.L. (1989): Origin and systematic position of the Palaeotheriidae. *In: The Evolution of the Perissodactyls* (Eds. D.R. PROTHERO & R.M.SCHOCH). Oxford Univ. Press, New York: 102-108.
- FRANZEN, J.L. & HAUBOLD, H. (1986a): The Middle Eocene of European Mammalian Stratigraphy. Definition of the Geiseltalian. *Modern Geology*, **10**: 159-170.
- FRANZEN, J.L. & HAUBOLD, H. (1986b): Revision der Equoidea aus den Eozänen Braunkohlen des Geiseltales bei Halle. *Palaeovertebrata*, **16** (1): 1-34.
- GIL, S. (1992): Yacimientos de Vertebrados paleógenos de Castilla y León. *In: Vertebrados fósiles de Castilla y León* (Coord. E. JIMÉNEZ). Museo de Salamanca: 27-37.
- GUISADO, R., ARMENTEROS, I. y DABRIO, C.J. (1988): Sedimentación continental paleógena entre Almazul y Deza (Cuenca de Almazán Oriental, Soria). *Studia Geol.Salmanticensia*, **25**: 67-85.
- HARTENBERGER, J.L. (1970): Les Mammifères d'Egerkingen et l'histoire des faunes de l'Eocène d'Europe. *Extrait.Bull.Soc.Geol.Fr.*, sér.7, **12**: 886-893.
- HERNÁNDEZ-PACHECO, E. (1915): Estratigrafía y Paleontología del Mioceno de Palencia. *Mem. Com. Inv. Paleont. Prehist.*, **5**: 1-295.

LAMINA II →

→

- Fig.1. *Paranchilophus remyi*, Mazaterón; serie derecha con D4/-M3/ (Nº 8580). A.Vista oclusal. B.Vista lateral externa.**
- Fig.2. *Paranchylophus remyi*, Mazaterón; serie D4/-M3/ izquierda (Nº 11000). A.Vista oclusal. B.Vista lateral externa.**
- Fig.3. cf. *Anchilophus*, San Morales; fragmento de maxilar izquierdo con P4/-M1/ (Nº 8584). A.Vista oclusal. B.Vista lateral externa.**



- HOOKER, J.J. (1986): Bartonian Mammals (middle/late Eocene) of the Hampshire Basin, southern England. *Bull.Br.Mus.Nat.Hist.*, **39** (4): 1-478.
- HOOKER, J.J. (1989): Character polarities in early perissodactyls and their significance for *Hyracotherium* and infraordinal relationships. In: *The Evolution of the Perissodactyls* (Eds. D.R. PROTHERO & R.M. SCHOCH). Oxford Univ. Press, New York: 79-101.
- JAEGER, J.J. (1971): La faune de mammifères lutétiens de Bouxwiller (Bas Rhin) et sa contribution à l'élaboration d'une échelle de zones biochronologiques de l'Eocène européen. *Bull.Serv.Carte Géol.Als.Lor.*, **24** (2-3): 93-105.
- JIMÉNEZ, E. (1970): *Estratigrafía y Paleontología del borde suroccidental de la Cuenca del Duero*. Tesis Doctoral, Univ.Salamanca: 1-323.
- JIMÉNEZ, E. (1971): Estratigrafía y Paleontología del borde suroccidental de la Cuenca del Duero. *Resum.Tesis Doct., Ciencias 1969-1970 (Acta Salmanticensia Ciencias 37)*: 43-72.
- JIMÉNEZ, E. (1983): Síntesis del Paleógeno Continental de la Cuenca del Duero. In: *Libro Jubilar de J.M Rios, Geología de España, vol.2*. IGME: 103-106.
- JIMÉNEZ, E. (1992a): Las dataciones del Paleógeno de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (Coord. E. JIMÉNEZ). Museo de Salamanca: 39-42.
- JIMÉNEZ, E. (1992b): Quelonios fósiles de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (Coord. E. JIMÉNEZ). Museo de Salamanca: 71-100.
- JIMÉNEZ, E; CORROCHANO, A. & ALONSO-GAVILÁN, G. (1983): El Paleógeno de la Cuenca del Duero. In: *Libro Jubilar de J.M Rios, Geología de España, vol.2*. IGME: 489-494.

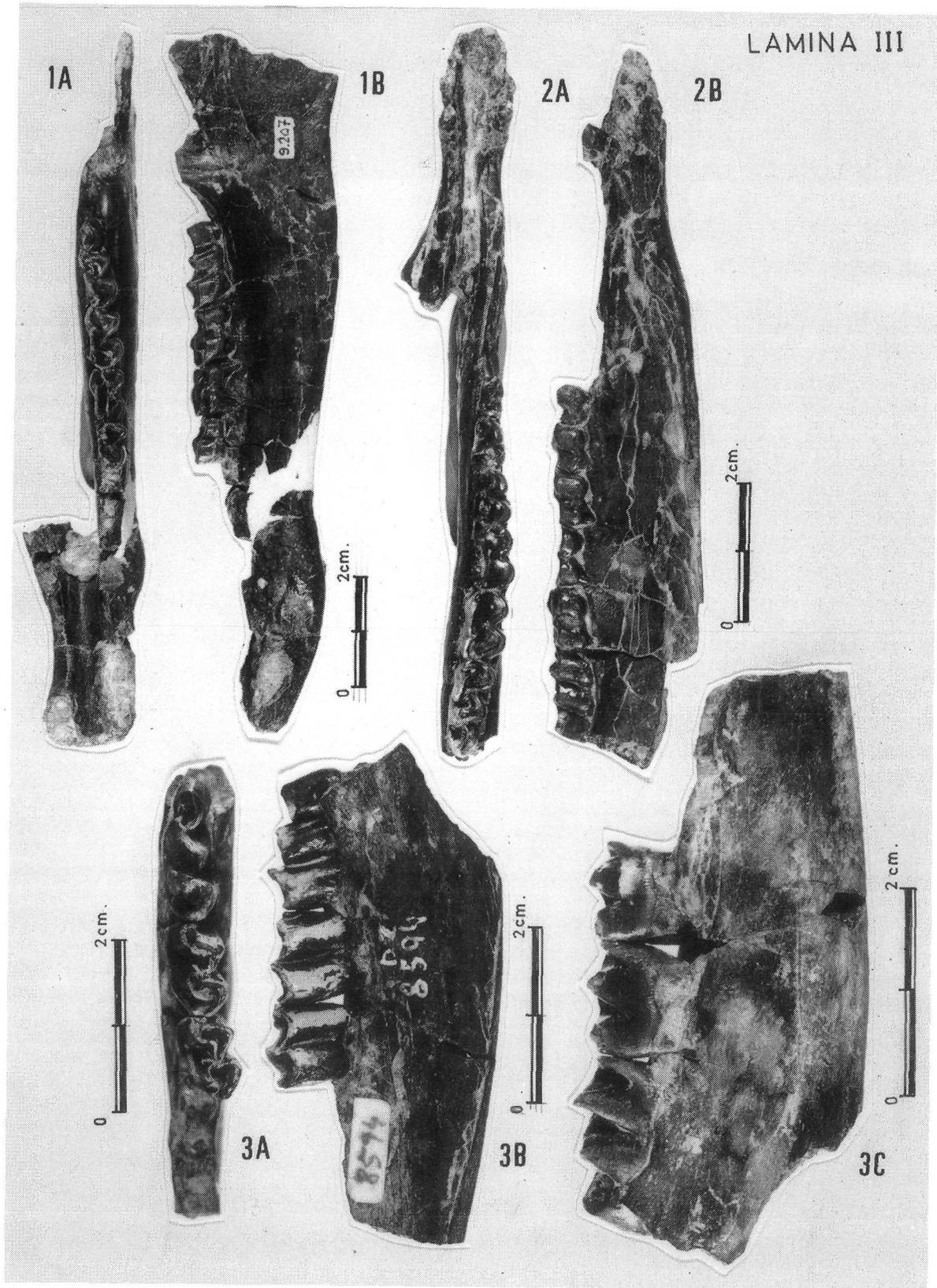
LAMINA III →

→

Fig.1. *Paranchylophus remyi*, Mazaterón; hemimandíbula izquierda con P/4-M/3, alvéolos de P/2-3 y sínfisis (Nº 9207). A.Vista oclusal. B.Vista lateral externa.

Fig.2. *Paranchylophus remyi*, Mazaterón; hemimandíbula derecha con P/2-M/3, caninos y sínfisis (Nº 11004). A.Vista oclusal. B.Vista lateral externa.

Fig.3. *Paranchylophus remyi*, Mazaterón; fragmento de hemimandíbula izquierda con M/1-3 (Nº 8594). A.Vista oclusal. B.Vista lateral externa. C.Vista lateral interna.



- JIMÉNEZ, E.; CUESTA, M.A. & GIL, S. (1994): Vertebrados fósiles del Eoceno de Fuentesauco (Zamora). *Stvdia Geol. Salmanticensia*, **29**: 7-21.
- JIMÉNEZ, E.; CUESTA, M.A.; MARTÍN, S.; MULAS, E.; PÉREZ, E. & JIMÉNEZ, S. (1989): Primera nota sobre los vertebrados del Eoceno Superior de Mazaterón y Deza (Soria). *Stvdia Geol. Salmanticensia*, **vol.esp. 5**: 59-66.
- LÓPEZ, N. (1984): Memoria explicativa del Mapa Geológico 1:50.000, Hoja 479 (Peñaranda de Bracamonte). Plan Magna, IGME.
- MIQUEL, M. (1906): Restos fósiles de Vertebrados encontrados en San Morales (Salamanca). *Bol.R.Soc.Esp.Hist.Nat.*, **6**: 352-357.
- MOYÀ-SOLÀ, S. & KÖHLER, M. (1992): Primates del Paleógeno de Castilla y León: Una introducción. *In: Vertebrados fósiles de Castilla y León* (Coord. E. JIMÉNEZ). Museo de Salamanca: 121-125.
- ORTEGA, F.J. y BUSCALIONI, A.D. (1992): Cocodrilos fósiles de Castilla y León. *In: Vertebrados fósiles de Castilla y León* (Coord. E. JIMÉNEZ). Museo de Salamanca: 59-70.
- PAVLOW, M. (1887-1888): Etudes sur l'Histoire Paléontologique des ongulés en Amerique et en Europe. *Extrait Bull.Soc.Impér.Nat. Moscou*: 1-80.
- PELÁEZ-CAMPOMANES, P. (1992): Los Roedores del Paleógeno de Castilla y León. *In: Vertebrados fósiles de Castilla y León* (Coord. E. JIMÉNEZ). Museo de Salamanca: 105-109.
- PELÁEZ-CAMPOMANES, P. (1993): *Micromamíferos del Paleógeno Continental Español: Sistemática, Biocronología y Paleoecología*. Tesis Doctoral, Fac. Ciencias Biológicas, Univ. Complutense, Madrid, texto 1-388.
- PELÁEZ-CAMPOMANES, P.; DE LA PEÑA, A. & LÓPEZ, N. (1989): Primeras faunas de micromamíferos del Paleógeno de la Cuenca del Duero. *Stvdia Geol.Salmant.*, **vol.esp. 5**: 135-157.
- POMEL, A. (1847): Note sur les mammifères et les reptiles fossiles des terrains éocènes de Paris, inférieurs au dépôt gypseux. *Arch.Sc.Phys.Nat.Genève*, **4**: 326-330.
- PORTERO, J.M.; OLMO, P.; RAMÍREZ, J. & VARGAS, I. (1982): Síntesis del Terciario continental de la Cuenca del Duero. 1ª Reunión de la Geología de la Cuenca del Duero, Salamanca, 1979, IGME, **1**: 11-40.
- PROTHERO, D.R. & SCHOCH, R.M. (1989a): Origin and evolution of the Perissodactyla: summary and syntesis. *In: The Evolution of the Perissodactyls* (Eds. D.R. PROTHERO & R.M. SCHOCH), Oxford Univ.Press, New York: 504-529.
- PROTHERO, D.R. & SCHOCH, R.M. (1989b): Classification of the Perissodactyla. *In: The Evolution of the Perissodactyls* (Eds. D.R. PROTHERO & R.M. SCHOCH). Oxford Univ. Press, New York: 530-537.
- RAT, P. (1946): *Les gisements et la sucesion des faunes de Mammifères dans l'Eocène du bassin de Paris*. Dipl. Est. Sup., Paris: 1-52.

- RAT, P. (1965): La sucession stratigraphique des Mammifères dans l'Eocène du Bassin de Paris. *Bull.Soc.Géol.Fr.*, (7) 7 (2): 248-2
- REMY, J.A. (1967): Les Palaeotheriidae (Perissodactyla) de la faune de mammifères de Fons 1 (Eocène supérieur). *Palaeovertebrata*, 1 (1): 1-46.
- REMY, J.A. (1972): Étude du crane de *Pachynolophus lavocati* n.sp. (Perissodactyla, Palaeotheriidae) des Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, 5: 45-78.
- REMY, J.A. (1976): *Étude comparative des structures dentaires chez les Palaeotheriidae et divers autres Périssodactyles fossiles*. Thèse 3^e cycle, Univ.Strasbourg 1, 3: 1-207.
- REMY, J.A. (1988): Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Eocène supérieur. VIII Perissodactyles. *Palaeontographica*, A, 205: 155-172.
- ROMAN, M.F. (1923): Algunos dientes de Lofiodóntidos descubiertos en España. *Com. Inv. Paleont. Prehist.*, 33: 1-22.
- ROMAN, M.F. & ROYO, J. (1922): Sur l'existence des mammifères lutétiens dans le bassin du Douro (Espagne). *C.R.Acad.Sc.Paris*, 175: 1221-1223.
- SAVAGE, D.E.; RUSSELL, E.D. & LOUIS, P. (1965): European Eocene Equidae (Perissodactyla). *Univ. California Publ. Geol. Sci.*, 56: 1-94.
- SCHMIDT-KITTLER, N. edit. (1987): International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene. *Münchner Geowiss.Abh.*, 10: 1-311.
- SCHOCH, R.M. (1989): A brief historical review of perissodactyl classification. *In: The Evolution of the Perissodactyls* (Eds. D.R. PROTHERO & R.M. SCHOCH). Oxford Univ. Press, New York: 13-23.
- STEHLIN, H.G. (1905): Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Critischer Catalog der Materialien. *Abh. Schweiz. Paläont. Ges.*, 32: 447-595.
- SUDRE, J. (1969): Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères. *Palaeovertebrata*, 2 (3): 95-156.
- ZDANSKY, O. (1930): Die alttertiären Chinas nebst stratigraphischen Bemerkungen. *Pal.Sin.*, C, 6 (2): 1-87.

(ARTÍCULO RECIBIDO EL 30-MAYO, 1994)

(ADMITIDO EL 11-JULIO, 1994)