

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

M. A. Cuesta Ruiz-Colmenares *

RESUMEN

El estudio sistemático de los Palaeotheriidae (Perissodactyla, Mammalia) del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y León, España) ha permitido identificar tres nuevas especies: *Palaeotherium giganteum* nov. sp., *Cantabrotherium casanovasae* nov. sp. y *Franzenium durense* nov. sp., todas ellas del yacimiento de Mazaterón (Eoceno medio-Eoceno superior, MP16-17, subcuenca de Almazán, Soria). *Franzenium durense* nov. sp. está también presente en Caenes (Eoceno medio, MP16, área suroccidental, Salamanca). Las formas descritas presentan una especial combinación de caracteres primitivos, principalmente en los premolares, con molarización prácticamente nula, y caracteres derivados, destacando una acusada hipsodoncia; tal combinación es desconocida en el resto de especies de la familia. Biogeográficamente, muestran un acusado carácter endémico, con independencia casi completa de Europa occidental y del área subpirenaica, y sólo en algunos yacimientos peninsulares, Llamaquique (Oviedo) y Huérmeces del Cerro (Guadalajara), existen formas similares.

En otros tres yacimientos, situados en el área suroccidental, Casaseca de Campeán (Eoceno medio, MP13-14, Zamora), Molino del Pico (Eoceno superior-Oligoceno, Zamora) y San Morales (Eoceno medio, MP16, Salamanca) los Palaeotheriidae son muy raros y el escaso material encontrado no permite su identificación a nivel genérico.

Palabras clave: *Palaeotheriidae*, *Eoceno*, *Cuenca del Duero*, *España*.

ABSTRACT

The systematic study of the Palaeotheriidae (Perissodactyla, Mammalia) of the Eocene of the Duero Basin (Castilla y León, Spain) has permitted to identify 3 new species: *Palaeotherium giganteum* nov. sp., *Cantabrotherium casanovasae* nov. sp. and *Franzenium durense* nov. sp., all of the Mazaterón bed (middle Eocene-upper Eocene, MP16-17, Almazán subbasin, Soria). *Franzenium durense* nov. sp. is present also in Caenes (middle Eocene, MP16, southoccidental area, Salamanca). The described forms display a special combination of primitive characters, mainly in the premolars, with almost void molarization, and derived characters, detaching a strong hipsodonty; such combination is not known in the other species of the Family. In a biogeographical order this fauna shows a strong endemic character, with a almost complete independence of the occidental Europe and subpyrenean area, and only some peninsular beds, Llamaquique (Oviedo) and Huérmeces del Cerro (Guadalajara) have similar forms.

In 3 other beds, situated in the southoccidental area, Casaseca de Campeán (middle Eocene, MP13-14, Zamora), Molino del Pico (upper Eocene-Oligocene, Zamora) and San Morales (Middle Eocene, MP16, Salamanca) the Palaeotheriidae are very rares and the limited material doesn't have to permit the identification at the generic level.

Key words: *Palaeotheriidae*, *Eocene*, *Duero basin*, *Spain*.

* Departamento de Geología. Facultad de Ciencias. Universidad de Salamanca. 37008 Salamanca.

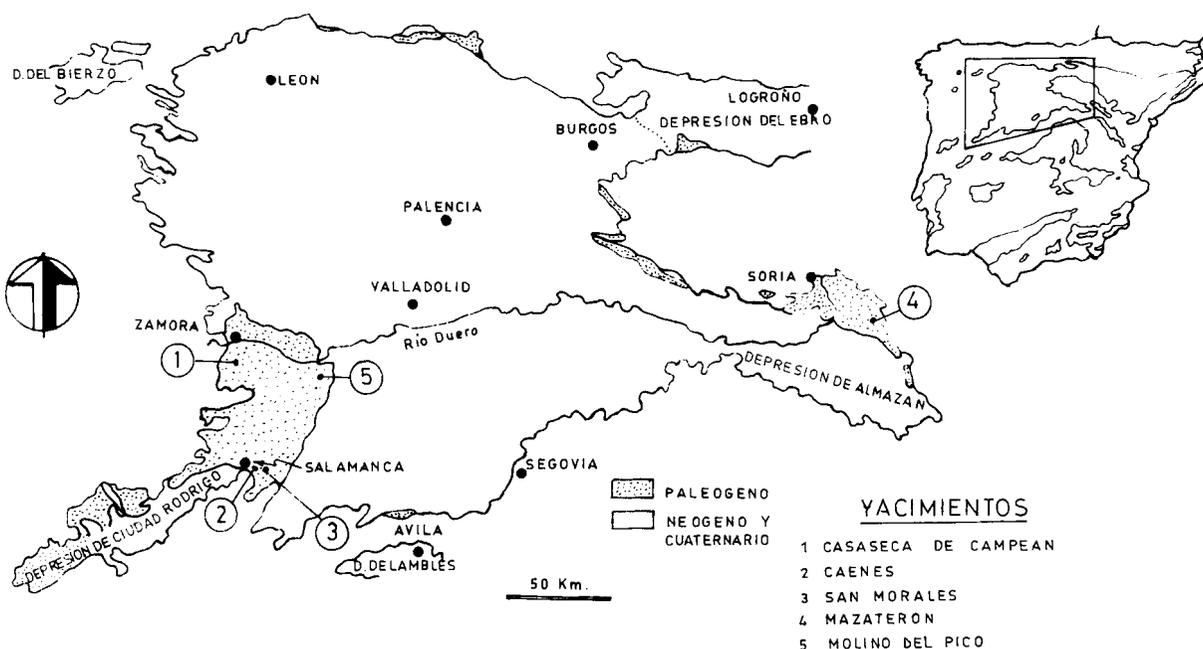


Fig. 1.—Localización geográfica de los yacimientos con Palaeotheriidae en la Cuenca del Duero.

Introducción

El conocimiento de los mamíferos paleógenos y, en particular, de los Perisodáctilos ha sido francamente pobre hasta hace muy pocos años en la Cuenca del Duero, a pesar de que la presencia de vertebrados paleógenos es conocida en la zona desde el siglo pasado (Vilanova, 1873). Las referencias sobre Perisodáctilos se reducen a algunos datos sobre los Lofiodóntidos del yacimiento zamorano de Corrales (Hernández-Pacheco, 1915; Román y Royo, 1922; Román, 1923) y a simples citas de algunos Paleotéridos: Miquel (1906) señala *Paloplotherium minus* en San Morales (Salamanca), Crusafont y Truyols (1957) citan algunos *Palaeotherium* en Sanzoles (Zamora) y en ciertas localidades de los alrededores de Salamanca; Jiménez (1970) resume en su tesis doctoral todos estos hallazgos. A este muy escaso conocimiento del grupo hay que añadir el hecho de que casi todas las piezas a las que hacen referencia se hallan perdidas en la actualidad. En los últimos años, a partir de los primeros trabajos sobre los reptiles eocenos de Salamanca y Zamora de Jiménez (1968, 1970, 1971a y b, 1975a, 1977) y de otros de índole estratigráfica y geológica (Jiménez, 1972, 1973, 1974, 1975b; Corrochano, 1974, 1977, 1979) el conocimiento del Paleógeno de la Cuenca del Duero en el sector suroccidental se ha ampliado considerablemente.

Por su parte en la subcuenca de Almazán (área oriental, Soria) el conocimiento es mucho más reciente (Guisado *et al.*, 1988; Armenteros *et al.*, 1989). Todo ello ha contribuido al hallazgo de nuevos yacimientos paleontológicos, y de las diversas campañas de excavación llevadas a cabo en ellos y en las localidades clásicas ha resultado un importante material paleontológico de reptiles, peces y diversos grupos de mamíferos, cuyo estudio se ha abordado recientemente.

Yacimientos estudiados: situación y faunas

Los restos estudiados pertenecientes a Palaeotheriidae han sido encontrados en cinco (fig. 1) de los nueve yacimientos con Perisodáctilos (Cuesta, 1991, 1992b), si bien sólo en el de Mazaterón el material es abundante, estando el grupo bien diversificado. La posición estratigráfica de los yacimientos (fig. 2) se ha realizado recientemente en base al estudio de Perisodáctilos (Cuesta, 1991, 1992b), comprendiendo el Eoceno medio, partes media y superior, posiblemente la parte inferior del Eoceno superior, y el límite Eoceno superior-Oligoceno. Excepto Mazaterón, los yacimientos estudiados se sitúan en el llamado afloramiento paleógeno suroccidental: Casaseca, Caenes, San Morales, Molino del Pico (Portero *et al.*, 1982; Jiménez, 1983a; Jiménez *et al.*, 1983). Este

afloramiento forma una banda de dirección N-S de 100 km de longitud por 50 km de anchura, extendiéndose por las provincias de Salamanca y Zamora. Se han descrito numerosas unidades que abarcan desde el llamado Preluteciense (Jiménez, 1970) hasta el Oligoceno inferior (para más información y referencias bibliográficas ver: Portero *et al.*, 1982; Jiménez, 1983a; Jiménez *et al.*, 1983; Corrochano y Carballeira, 1983; Alonso-Gavilán, 1981). Mazaterón es el único yacimiento con Palaeotheriidae situado en la subcuenca de Almazán, en el borde oriental de la Cuenca del Duero. Aquí el Paleógeno forma una potente serie adosada a la rama occidental de la cordillera Ibérica (ver referencias en Guisado *et al.*, 1988 y Armenteros *et al.*, 1989). Para información sobre localización geográfica y geológica de los yacimientos ver Gil (1992); para una revisión de las distintas dataciones ver Jiménez (1992a).

Las faunas encontradas en estos yacimientos se caracterizan por la abundancia de restos de Quelonios y cocodrilos (Jiménez, 1968, 1970, 1971a y b, 1975a, 1977, 1978, 1982, 1983b, 1984, 1986, 1992b; Jiménez y Jambрина, 1984; Jiménez *et al.*, 1987, 1989; Martín de Jesús, 1986; Martín de Jesús *et al.*, 1987; Mulas *et al.*, 1988; Del Prado, 1986; Ortega, 1990; Ortega y Buscalioni, 1992). Son frecuentes también los peces (Gaudant, 1984; De la Peña, 1992). Los mamíferos son en general menos numerosos que los reptiles, siendo los Perisodáctilos el grupo dominante (Cuesta, 1988, 1991, 1992b; Jiménez *et al.*, 1989), estando presentes tanto Equoidea (Palaeotheriidae y Pachynolophidae) como Lophiodontidae.

En Mazaterón los Palaeotheriidae son especialmente ricos, con tres formas descritas en este trabajo, habiendo sido determinadas otras cuatro formas de Perisodáctilos: *Plagiolophus* nov. sp. 2, *Plagiolophus* sp., *Leptolophus* sp. y *Paranchilophus remyi* (Cuesta, 1991, 1992b). La composición de la fauna de Perisodáctilos del yacimiento, con tres Paleotéridos, 3 Plagiolofinos y un solo Pachynolofino (y la ausencia por el momento de Lofiodóntidos), siendo todos muy hipsodontos, es la típica del Eoceno superior europeo, si bien los numerosos caracteres primitivos de estas formas los aproximan a las especies del Eoceno medio. Peláez-Campomanes *et al.* (1989), han situado el yacimiento de Miñana (en realidad es otro punto fosilífero del mismo nivel) en MP17 y la fauna de Perisodáctilos de Mazaterón no está en desacuerdo con esta edad; no obstante no se puede descartar una edad anterior (MP16); la presencia del género *Leptolophus* abogaría por esto último.

En el resto de yacimientos los Paleotéridos están representados por muy escaso material.

En Casaseca se han determinado, aparte de Palaeotheriidae, abundantes Lofiodóntidos (tres formas), *Pachynolophus* sp. y un *Plagiolophus* muy pri-

		NIVEL DE REFERENCIA	CUENCA DEL DUERO		
E O C E N O	O L I G.				
		S U P E R I O R	MP 20 St. CAPRAISE	MOLINO DEL PICO	
			MP 19 ESCAMPS		
			MP 18 LA DEBRUGE		
	MP 17 FONS 4				
	M E D I O	R H E N A N I E N S E	MP 16 ROBIAC	B A B I L A F U E N T E C A E N E S S A N M O R A L E S M A Z A T E R O N	
			MP 15 LA LIVINIERE 2		
			MP 14 EGERKINGEN		
			MP 13 GEISELTAL OMK		
		I N F E R I O R	N E U S T R I E N S E	MP 12 GEISELTAL UMK	C A S A S E C A J A M B R I N A C O R R A L E S E L V I S O S A N Z O L E S
				MP 11 GEISELTAL UK	
				MP 10 GRAUVES	
MPS-9 AVENAY					
		MP 7 DORMAAL			

Fig. 2.—Posición cronoestratigráfica de los yacimientos de Mamíferos del Eoceno de la Cuenca del Duero, teniendo en cuenta los niveles de Schmidt-Kittler (1987) y a partir de Peláez-Campomanes *et al.* (1989).

mitivo. Tal combinación es característica de la parte media del Eoceno medio (Cuesta, 1991, 1992b).

En Caenes y San Morales los Perisodáctilos se caracterizan por la coexistencia de Lofiodóntidos (menos diversificados que en Casaseca), con líneas de Equoidea más modernas e hipsodontas, tanto Palaeotheriidae como *Plagiolophus*. Por otro lado, la presencia de *Paranchilophus*, *Plagiolophus* nov. sp. 2 y *Franzenium durensis* nov. sp. en Caenes lo rela-

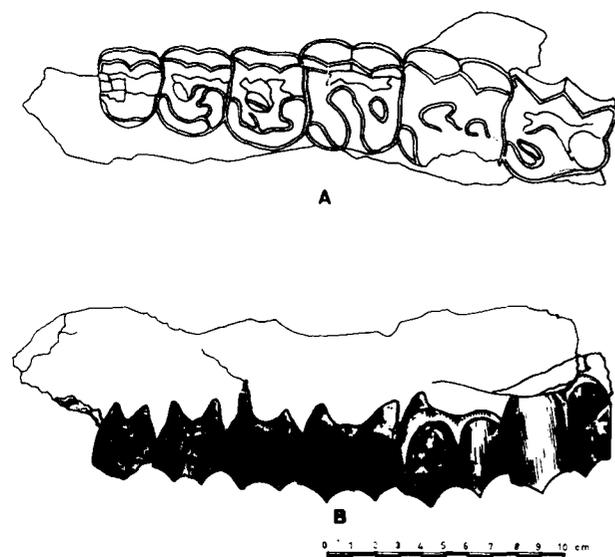


Fig. 3.—*Palaeotherium giganteum* nov. sp.; maxilar izquierdo con P2/-M3/ (holotipo, n.º 11.019); Mazaterón (subcuenca de Almazán, Cuenca del Duero, Soria, España), Eoceno medio-Eoceno superior (MP16-17). a) Vista oclusal. b) Vista labial.

cionan muy estrechamente con Mazaterón y Llamaquique (Cuesta, 1991, 1992b).

En Molino del Pico los Perisodáctilos son muy mal conocidos, existiendo, además de Palaeotheriidae, un *Plagiolophus* con gruesa capa de cemento, con similitudes con las especies de dicho género de la transición Eoceno superior-Oligoceno (Cuesta, 1991, 1992b), edades sugeridas por Jiménez (1983a) y Jiménez *et al.* (1983).

Está también presentes en uno u otro yacimiento otros órdenes de mamíferos, cuyo estudio se encuentra en fase inicial: artiodáctilos, roedores, primates, creodontos, lipotiflos y marsupiales (Cuesta, 1992a; López, 1982; Moya y Köhler, 1992; Peláez-Campomanes, 1992; Peláez-Campomanes *et al.*, 1989).

Paleontología sistemática

Sistemática adoptada

El estudio reciente de los Equoidea eocenos de la Cuenca del Duero, así como la revisión sistemática de las formas europeas nos ha conducido a proponer y adoptar una nueva agrupación sistemática de todas estas formas (Cuesta, 1991, 1992b). Consideramos, según esto, que la familia Palaeotheriidae Bonaparte, 1850, queda restringida al género *Palaeotherium* Cuvier, 1804 y los géneros más directamente relacionados con él: *Pseudopalaeotherium* Franzen, 1972, *Cantabrotherium* Casanovas y Santafé, 1987 y *Franzenium* Casanovas y Santafé, 1989, los dos últimos endémicos de la Península Ibérica. *Plagiolophus* Pomel, 1847 y sus afines

Paraplagiolophus Depéret, 1917 y *Leptolophus* Remy, 1965, clásicamente asociados a *Palaeotherium*, son agrupados con el resto de géneros de Equoidea eocenos europeos en la Familia Pachynolophidae Pavlow, 1888.

Orden PERISSODACTYLA. Owen, 1848.
Superfamilia EQUOIDEA. Gray, 1821.
Familia PALAEOTHERIIDAE. Bonaparte, 1850.
Género *Palaeotherium*. Cuvier, 1804.

Especie tipo: *Palaeotherium magnum*. Cuvier, 1804. Montmatre, Eoceno superior.

Especies incluidas:

P. eocaenum. Gervais, 1875.
P. siderolithicum (Pictet y Humbert, 1869) Franzen, 1968.
P. lautricense. Stehlin, 1904a.
P. ruetimeyeri. Stehlin, 1904b.
P. pomeli. Franzen, 1968.
P. castrense. Noulet, 1863.
P. medium. Cuvier, 1804.
P. crassum. Cuvier, 1805.
P. renevieri. Stehlin, 1904b.
P. muehlbergi. Stehlin, 1904b.
P. curtum. Cuvier, 1812.
P. duvali. Pomel, 1853.
P. crusafonti. Casanovas, 1975.
P. llamaquiquense. Casanovas y Santafé, 1991.
P. giganteum nov. sp.

Distribución: Parte media del Eoceno medio (MP13) a Estampiense inferior (MP21), Europa occidental.

Diagnosis: Franzen (1968, pág. 16).

Palaeotherium giganteum nov. sp. (fig. 3; láms. 1 y 2; tablas 1-6).

Sinonimia: *

Derivatio nominis: por su tamaño, siendo la especie mayor del género.

Holotipo: Maxilar izquierdo con P2/-M3/ (n.º 11.019) ¹.

Paratipo: Fragmento de hemimandíbula izquierda con P2/-M3/ (n.º 9.234).

Otro material: n.º 11.020: fragmento de maxilar izquierdo con M1/ y M2/; n.º 9.238: mandíbula con ambas ramas, con P2/-M3/; n.º 9.231: fragmento de hemimandíbula derecha con M1-2 y P/4 emergente; n.º 9.263: hemimandíbula derecha con P2/-M3.

Localidad tipo: Yacimiento de Mazaterón (Cuenca del Duero, Subcuenca de Almazán, Soria), parte superior del Eoceno medio o parte inferior del Eoceno superior (MP16-17).

Distribución: Especie sólo conocida en la localidad tipo

Diagnosis: La especie de *Palaeotherium* de mayor talla hasta ahora conocida (L.e. P2/-M3=217, L.m. P2/-M3=213) ². Diastema postcanino reducido. IPM semejante a *P. castrense* (IPM L.e. = 63,9 e IPM L.m. = 67,7). Premolares superiores primiti-

* *Palaeotherium* sp.; Jiménez *et al.*, 1989.

Palaeotherium nov. sp.; Cuesta, 1992b, figs. 5, 6 y 10.

¹ El material estudiado está depositado en la «Sala de las Torugas» (Universidad de Salamanca), correspondiendo la numeración de cada pieza al número de catálogo de dicha sala. Parte de este material ha sido recopilado desde 1968 por el Dr. Emiliano Jiménez Fuentes, de la Universidad de Salamanca, y su equipo de colaboradores, contribuyendo numerosas personas y entidades; el material de Mazaterón fue extraído en las excavaciones dirigidas por E. Jiménez en 1989 y 1990, subvencionadas por la Junta de Castilla y León.

² H: altura.

Índice diastemático: diastema/serie yugal * 100; diastema = C-D1 o C-P2.

Índice de hipsodancia (índice de altura: IH) = H/L * 100.

IPM: premolares/molares * 100.

Para el resto de las abreviaturas utilizadas ver tablas.

Tabla 1.—Dimensiones de la dentición superior de *P. giganteum* nov. sp. y *P. llamaquiquense*

	<i>P. giganteum</i> nov. sp., Mazaterón						<i>P. llamaquiquense</i> (en CASANOVAS y SANTAFE, 1992)			
	Holotipo, N.º 11019			N.º 11020			NM 43036 (75)			
	P2/	P3/	P4/	M1/	M2/	M3/	M2/	M3/	P4/	M1/
L.....	25	29	32	45	49	50	40		ca. 35	ca. 48
A.....	33	38,5	43	48,5	51	48	48	47	ca. 42,2	
d1.....				58	ca. 59	57	59	ca. 56	ca. 44,3	
d2.....				48,5	51	50	47			
d1*d2.....				2.813	3.009	2.850				

Las medidas dentarias y mandibulares se basan en FRANZEN (1968).

Abreviaturas

- A = anchura.
 ca. = aproximadamente.
 d1 = diagonal del ángulo antero-externo al postero-interno.
 d2 = diagonal del ángulo antero-interno al postero-externo.
 L = longitud.

vos, con contorno en U y molarización prácticamente nula. Ectolofa³ liso, aplanado, sin mesostilo; parastilo débil, creciendo de P2/ a P4/. Cíngulo externo cortante, en W, engrosado a la altura de las raíces. P2/ sin individualización de los dos conos externos. Hipocono apenas desarrollado en P2/-P4/, unido al cíngulo postero-interno. Protocono unido al metacono por una cresta, delimitando una foseta interna; también existe una foseta posterior. Cíngulo interno poderoso y continuo. Base de la corona sobresaliendo lingualmente. Premolares relativamente hipsodontos.

Molares superiores de contorno cuadrado-trapezoidal a trapezoidal, alargándose de M1/ a M3/, éste de superficie algo reducida respecto a M2/. Gradación marcada de hipsodoncia de M1/ a M3/, este último muy hipsodonto. Cíngulo externo fuerte, reforzándose de M1/ a M3/, y elevándose sobre el mesostilo. Parastilo, mesostilo y metastilo reforzándose igualmente de M1/ a M3/. Caras externas del ectolofa haciéndose más cóncavas longitudinalmente de M1/ a M3/, moderadamente curvadas hacia el lado lingual. Para- y metacono mucho más altos que proto- e hipocono. Protocono robusto y redondeado, mucho mayor que el hipocono, éste reduciéndose en M3/. Profundas fosetas interna y posterior. Cíngulo interno interrumpido a la altura de los conos internos.

Premolares inferiores igualmente muy primitivos, con escasa molarización excepto P4/; P2-3 con una marcada cresta en la cara posterior del protocónido. Gran hipsodoncia en toda la serie, incrementándose en los últimos molares. Hipoconúlido de M3/ extendido longitudinalmente, poco arqueado lingualmente. Cíngulos muy desarrollados, engrosados en los ángulos externos e internos.

Descripción: *Holotipo:* maxilar izquierdo con P2/-M3/, n.º 11.019 (fig. 3; lám. 1, fig. 1; tablas 1-3).

Se conservan dos alveolos correspondientes a D1/. A la vista de la inserción del canino, que se conserva parcialmente, el diastema debió de ser extremadamente corto. La parte anterior del arco zigomático se encuentra sobre M2/.

P2/: Relativamente usado; deteriorados parte del metalofa y protolofa. Contorno en U, desarrollado transversalmente, con el lado anterior ligeramente oblicuo hacia atrás. Ectolofa liso, lige-

ramente convexo, sin mesostilo, con parastilo apenas marcado, sin separación neta de los dos conos externos. Pared externa más alta que el protocono; éste es macizo y unido completamente al ectolofa por un protolofa y un metalofa, delimitando todos ellos una foseta interna completamente cerrada. El protocono tiene una posición ligeramente adelantada, con un indicio de hipocono en su parte posterior que se une a una elevación del cíngulo postero-interno. Sin cónulos intermediarios. Cíngulo externo cortante, engrosado a nivel de las dos raíces, en W; cíngulo interno fuerte y continuo. Base de la corona sobresaliendo lingualmente.

P3/: Relativamente desgastado. En líneas generales semejante a P2/. Contorno en U más marcado, con caras anterior y posterior más paralelas. Ectolofa más aplanado, sin mesostilo, con costilla del paracono muy ligeramente marcada. Parastilo mayor pero muy poco prominente. Los dos conos externos están claramente separados. Protocono robusto e igualmente unido al ectolofa; foseta interna profunda. Sin cónulos intermediarios (hay un ligero indicio de metacónulo). Esbozo de hipocono con desarrollo similar a P2/. Foseta entre el metalofa y cíngulo posterior. Cíngulo externo similar a P2/; cíngulo interno fuerte y continuo. Estrías en la cara interna del protocono. Base de la corona sobresaliendo lingualmente.

P4/: Contorno semejante a P3/, más cuadrado. Modelo semejante a éste, con parastilo algo más prominente y protocono algo más extendido longitudinalmente. Por lo demás muy parecido al anterior, aunque mayor.

M1/: Con grado avanzado de desgaste. Contorno cuadrado-trapezoidal, más ancho que largo, con cara interna algo más corta que la externa. En la vista lateral moderadamente hipsodonto. Mesostilo no muy marcado, naciendo debajo del cíngulo externo; parastilo prominente, dirigido hacia delante, metastilo muy reducido. Caras externas anterior y posterior del ectolofa relativamente aplanadas, muy ligeramente cóncavas longitudinalmente, apenas curvadas hacia el lado lingual. Parte interna más baja que la externa. Protocono mucho más grande que el hipocono. Protolofa y metalofa dispuestos transversalmente, con una profunda foseta entre ambos; metalofa corto y estrecho con un pequeño saliente en su cara anterior. Hipocono unido al cíngulo postero-interno. Foseta posterior. Cíngulo externo grueso, en W, adelgazándose hacia el parastilo y el metastilo; cíngulo interno interrumpido a la altura de proto- e hipocono. Base de la corona apenas sobresaliendo lingualmente.

³ Para la nomenclatura de los elementos dentarios ver Savage *et al.* (1965); se emplea el término paracónulo en lugar de protocónulo, habiéndose generalizado recientemente el uso del primero.

Tabla 2.—Dimensiones de las series dentarias superiores de *Palaeotherium* y *Cantabrotherium*

		P2/-M3/		M1/-M3/		P2/-P4/		IPM	
		L.e.	L.m.	L.e.	L.m.	L.e.	L.m.	L.e.	L.m.
<i>P. castrense</i> (en FRANZEN, 1968)									
Robiac	FLY 6535 der	150	148	94,2	90,6	60	58,9	63,7	65
Robiac	FLY 6535 sin	152	150	96,5	92,5	59,9	58,5	62,1	63,2
Robiac	FLY 4706	152,8	148,3	96,8	88,6	62,4	60,9	64,5	68,7
<i>P. magnum</i> (en FRANZEN, 1968)									
Montmartre	MPA A.C. 2813	201,7	200,3	114,4		86,3		75,4	
Livry	MPA 1872-228	208,6	202	123	116	90,6	88,3	71,2	71,9
La Débruge	MPA 1872-21	203,1	197,6	115,44	110,8	92	88	79,2	79,4
<i>P. giganteum</i> nov. sp., Mazaterón									
Holotipo	N.º 11.019	217	213	136	127	87	86	63,9	67,7
<i>C. casanovasae</i> nov. sp., Mazaterón									
Holotipo	N.º 9.229			100	96				

Medidas como en tabla 1.

Abreviaturas

- der. = derecho.
 IPM = $(P2-P4 / M1-M3) \cdot 100$ o $(D1-P4 / M1-M3) \cdot 100$.
 L.e. = longitud en el lado externo.
 L.m. = longitud en la línea media.
 sin. = izquierdo.

Tabla 3.—Anchura en dientes superiores de *Palaeotherium*

	<i>P. castrense</i> (en FRANZEN, 1968)			<i>P. magnum</i> (en FRANZEN, 1968)	<i>P. llamaquiense</i> (en CASANOVAS y SANTAFE, 1992)	<i>P. giganteum</i> nov. sp. holotipo
	n	m-M	\bar{X}	m-M	NM 43036 (75)	N.º 11.019
P2/	4	22,7-25	23,6	25,5-35,1		33
P3/	4	27-30,9	28,7	28,1-38		38,5
P4/	4	29,9-36,1	32,6	19,9-41,6	42,2	43
M1/	4	30,2-34,7	32,4	30,9-41,6		48,5
M2/	2	36,3-36,4	36,35	33,4-43,9		51
M3/	1	34,6	34,6	37,2-51,3		48

Medidas como en tabla 1.

Abreviaturas

- m = mínimo.
 M = máximo.
 n = número de ejemplares.
 \bar{X} = media.

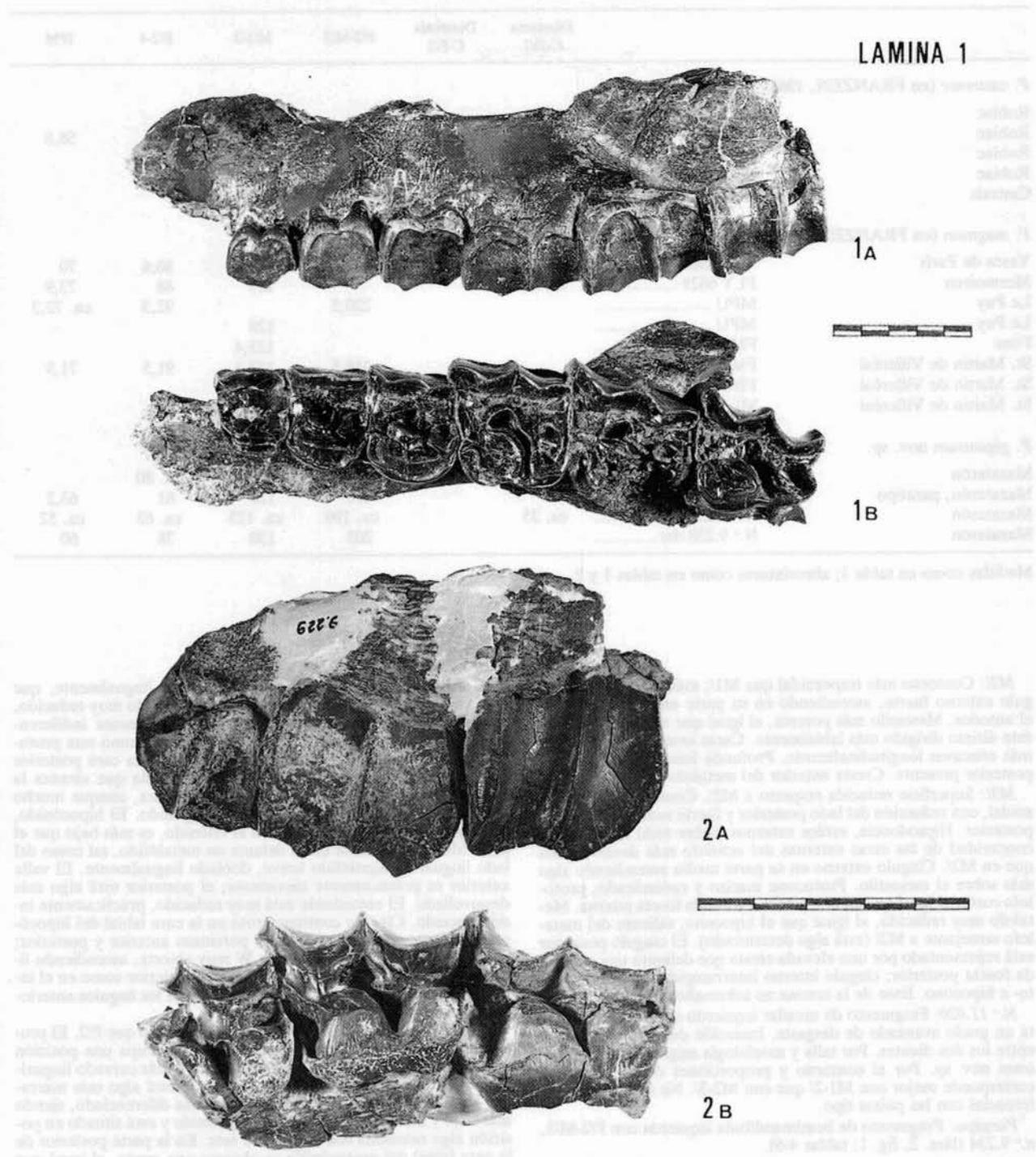


Lámina 1

- 1.—*Palaeotherium giganteum* nov. sp.; maxilar izquierdo con P2/M3/ (holotipo, n.º 11.019); Mazaterón (subcuenca de Almazán, Cuenca del Duero, Soria, España), Eoceno medio-Eoceno superior (MP16-17). a) Vista labial. b) Vista oclusal.
- 2.—*Cantabrotherium casanovasae* nov. sp.; fragmento de maxilar izquierdo con M1/M3/ (holotipo, n.º 9.229); Mazaterón (subcuenca de Almazán, Cuenca del Duero, Soria, España), Eoceno medio-Eoceno superior (MP16-17). a) Vista labial. b) Vista oclusal.

Tabla 4.—Dimensiones de las series dentarias inferiores de *Palaeotherium*

		Diastema C-D/1	Diastema C-P/2	P/2-M/3	M/1-3	P/2-4	IPM
<i>P. castrense</i> (en FRANZEN, 1968)							
Robiac	FLY 4701				100,2		
Robiac	FLY 4700		ca. 19,7	159	100,4	59	58,8
Robiac	FLY 5013				100,5		
Robiac	FLY 4703				106,4		
Castrais	LCA				98,7		
<i>P. magnum</i> (en FRANZEN, 1968)							
Yesos de París	MPA 2821			209,4	123,7	86,6	70
Mormoiron	FLY 6629	ca. 38			119	88	73,9
Le Puy	MPU			220,5		92,3	ca. 72,3
Le Puy	MPU				128		
Fons	FMO 3066				123,4		
St. Martin de Villeréal	FMA			218,5	127,3	91,5	71,9
St. Martin de Villeréal	FBO			ca. 217			
St. Martin de Villeréal	MLY My 99				119,5		
<i>P. giganteum</i> nov. sp.							
Mazaterón	N.º 9.263			ca. 225	ca. 148	ca. 80	
Mazaterón, paratipo	N.º 9.234			210	128	81	63,2
Mazaterón	N.º 9.238 sin	ca. 35		ca. 190	ca. 125	ca. 65	ca. 52
Mazaterón	N.º 9.238 der			205	130	78	60

Medidas como en tabla 1; abreviaturas como en tablas 1 y 2.

M2/: Contorno más trapezoidal que *M1/*; más hipsodonto. Cíngulo externo fuerte, ascendiendo en su parte media más que en el anterior. Mesostilo más potente, al igual que meta- y parastilo, éste último dirigido más labialmente. Caras externas del ectolofa más cóncavas longitudinalmente. Profunda foseta central, foseta posterior presente. Cresta anterior del metalofa más marcada.

M3/: Superficie reducida respecto a *M2/*. Contorno más trapezoidal, con reducción del lado posterior y fuerte reducción del lofo posterior. Hipsodoncia, estilos externos (sobre todo mesostilo) y concavidad de las caras externas del ectolofa más desarrollados que en *M2/*. Cíngulo externo en su parte media ascendiendo algo más sobre el mesostilo. Protocono macizo y redondeado; protolofo corto, al igual que en *M1/* y *M2/*. Profunda foseta interna. Metalofa muy reducido, al igual que el hipocono; saliente del metalofa semejante a *M2/* (está algo deteriorado). El cíngulo posterior está representado por una elevada cresta que delimita una profunda foseta posterior; cíngulo interno interrumpido a nivel de proto- e hipocono. Base de la corona no sobresaliendo lingualmente.

N.º 11.020: Fragmento de maxilar izquierdo con *M1-2/*. Presenta un grado avanzado de desgaste. Inserción del arco zigomático entre los dos dientes. Por talla y morfología asignable a *P. giganteum* nov. sp. Por el contorno y proporciones de las piezas se corresponde mejor con *M1-2/* que con *M2-3/*. No se observan diferencias con las piezas tipo.

Paratipo: Fragmento de hemimandíbula izquierda con *P/2-M/3*, n.º 9.234 (lám. 2, fig. 1; tablas 4-6).

Es la serie mejor conservada de las piezas inferiores, con *P/2-M/3* apenas usados. En conjunto gran hipsodoncia, creciente hacia los últimos molares y premolares primitivos poco molarizados salvo *P/4*.

P/2: No desgastado. Muy reducido en tamaño y estructura. El cónido más sobresaliente es el protocónido, que ocupa una posición central en el talónido. De él sale un paralófidio corto, aunque

alto, dirigido hacia delante, apenas curvado lingualmente, que baja verticalmente hasta el cíngulo, con parastilido muy reducido, prácticamente inexistente. Metacónido prácticamente indiferenciado de la masa del protocónido, apareciendo como una protuberancia en el lado lingual de protocónido. En la cara posterior del protocónido aparece una prominente costilla que alcanza la base del hipocónido, del cual sale también otra, aunque mucho más reducida. Talónido menor que el trigónido. El hipocónido, que ocupa una posición central en el talónido, es más bajo que el protocónido y presenta hacia delante un metalófidio, así como del lado lingual un hipolófidio breve, doblado lingualmente. El valle anterior es prácticamente inexistente; el posterior está algo más desarrollado. El entocónido está muy reducido, prácticamente indiferenciado. Cíngulo continuo (roto en la cara labial del hipocónido), fuerte, ascendiendo en sus porciones anterior y posterior; el cíngulo interno tiene forma de W muy abierta, ascendiendo ligeramente en la parte central. Tanto en el exterior como en el interior el cíngulo se encuentra engrosado hacia los ángulos anteriores y posteriores.

P/3: Ligeramente usado. Está más desarrollado que *P/2*. El protocónido tiene un desarrollo parecido, pero ocupa una posición más labial y de él sale un paralófidio mayor y más curvado lingualmente. El valle anterior es similar, aunque está algo más marcado. El metacónido se encuentra mucho más diferenciado, siendo más bajo y menos masivo que el protocónido y está situado en posición algo retrasada con respecto a éste. En la parte posterior de la cara labial del protocónido se observa una cresta, al igual que en *P/2*, pero algo más aguda. El talónido está más desarrollado que en *P/2*, aunque el hipocónido sigue siendo más bajo que el protocónido, y ya ocupa una posición más labial; paralelamente el metalófidio está más desarrollado y dispuesto más transversalmente. Aparece un entocónido menor y más bajo que el hipocónido. El valle posterior es mayor que el *P/2*, y en V cerrada. Cíngulos muy desarrollados semejantes a *P/2*.

Tabla 5.—Dimensiones de premolares inferiores de *Palaeotherium*

		P/2			P/3			P/4		
		L	A1	A2	L	A1	A2	L	A1	A2
<i>P. giganteum</i> nov. sp.										
Mazaterón, paratipo	N.º 9.234.....	25	15,9	15	28	19	19	30,5	20,5	21,7
Mazaterón	N.º 9.238 sin									
Mazaterón	N.º 9.238 der	26								
Mazaterón	N.º 9.231.....									
Mazaterón	N.º 9.263.....				29	19		31	21	22
<i>P. castrense</i> (en FRANZEN, 1968)										
Robiac	FLY 4700.....		11,3	13,4		14,7	16,5		16,8	17,9
Robiac	FLY 4703.....					15,6	16,2		18,4	18,9
Castrais	LCA					14,2	15,2		16,9	17
Castrais	MTO.....					12,9	14,2			
Egerkingen	MBA Ec 387									
Egerkingen	MBA Ec 448								16,7	17,5
Egerkingen	MBA Ec 443		10,8	11,8						
<i>P. magnum</i> (en FRANZEN, 1968)										
St. Martin de Villeréal	FMA 43.....		15,6	16,7		19	19,3		21	20,7
St. Martin de Villeréal	MBO sin.....		16,4	16,6		20,5	19,8		22,7	21,7
La Débruge	MLY 232		16,3			20,1			21,6	
Mormorion	FLY 6629.....		14,1			18,4				

Medidas como en tabla 1.

Abreviaturas

A1 = anchura del lóbulo anterior.

A2 = anchura del lóbulo posterior.

El resto como en tablas 1 y 2.

P/4: Muy hipsodonto; relativamente usado. Más molariforme que *P/3*, y claramente menor que *M/1*. En el trigónido el protocónido y el metacónido (en este caso es la cúspide más alta) tienen un desarrollo similar y están alineados más transversalmente, al igual que el paralófidio. Falta la cresta posterior del protocónido presente en *P/2-3*. El talónido está más desarrollado, con hipocónido similar al protocónido e hipolófidio que alcanza a un entocónido más patente, aunque menos que los demás cónidos. Valle posterior en U más profunda que en *P/3*. Cíngulos semejantes a los otros premolares.

Molares: Algo deteriorados del lado lingual. Muy hipsodontos; *M/1-2* relativamente usados. Coronas macizas con valles internos reducidos. Longitud e hipsodonia crecientes de *M/1* a *M/3*. Lóbulos anterior y posterior separados por un profundo surco casi vertical. Unión metacónido-metalófidio típica del género *Palaeotherium* (metastilido fusionado al metacónido). Sin hipoconúlido en *M/1-2*. Cíngulo externo alto y poderoso, ascendiendo en las caras anterior y posterior, engrosado en los ángulos anterior y posterior, externo e interno. *M/3* muy hipsodonto, con el hipoconúlido incompletamente emergido en este ejemplar; este hipoconúlido es más bajo que los otros dos lóbulos y está dirigido hacia atrás, sólo ligeramente arqueado lingualmente.

N.º 9.238: Mandíbula con las ramas de ambos lados y *P/2-M/3* bastante deteriorados (tablas 4-6).

No se conserva la región de la sínfisis, estando preservado en la rama izquierda el diastema, que es breve y tiene un valor normal para el género (tabla 4); dicho diastema forma una concavidad profunda entre la región del canino y los premolares.

La rama horizontal es muy alta, con escasa variación de altura en toda su longitud. En vista lateral el borde inferior es convexo, ligeramente cóncavo bajo la parte posterior de *M/3*.

La rama ascendente es relativamente baja en relación a la gran altura de la rama horizontal. El borde anterior es perpendicular a la serie dentaria. El proceso coronoides está deteriorado en su extremo, al igual que la escotadura sigmoidea y el cóndilo articular. El talón sobresale moderadamente hacia atrás y no hacia abajo. El borde de la parte posterior de la rama ascendente está engrosado respecto al resto, que es relativamente delgado.

En cuanto a la dentición, el grado de desgaste es mayor que *9.234* y su morfología coincide completamente con ésta, si bien las crestas de la parte posterior del protocónido de *P/2-3* son algo menos agudas.

N.º 9.263: Hemimandíbula derecha con *P/3-M/3* y restos de *P/2* (lám. 2, fig. 2; tablas 4-6); serie premolar bastante deteriorada.

En la mandíbula falta la porción anterior desde *P/2*. La rama horizontal presenta una disminución de altura más acentuada que *9.238*, perteneciendo a un individuo de mayor edad, a juzgar por el mayor uso de los dientes yugales. El borde inferior es recto. Existe un fuerte engrosamiento detrás de *M/3*. En la rama ascendente falta casi toda la región anterior, no conservándose el proceso coronoides; éste debió ser estrecho, siendo la escotadura sigmoidea relativamente ancha; el cóndilo articular está bien desarrollado transversalmente, en posición relativamente baja respecto a la rama horizontal. El borde posterior de la rama ascendente está algo más extendido hacia atrás que en *9.238* y también está en-

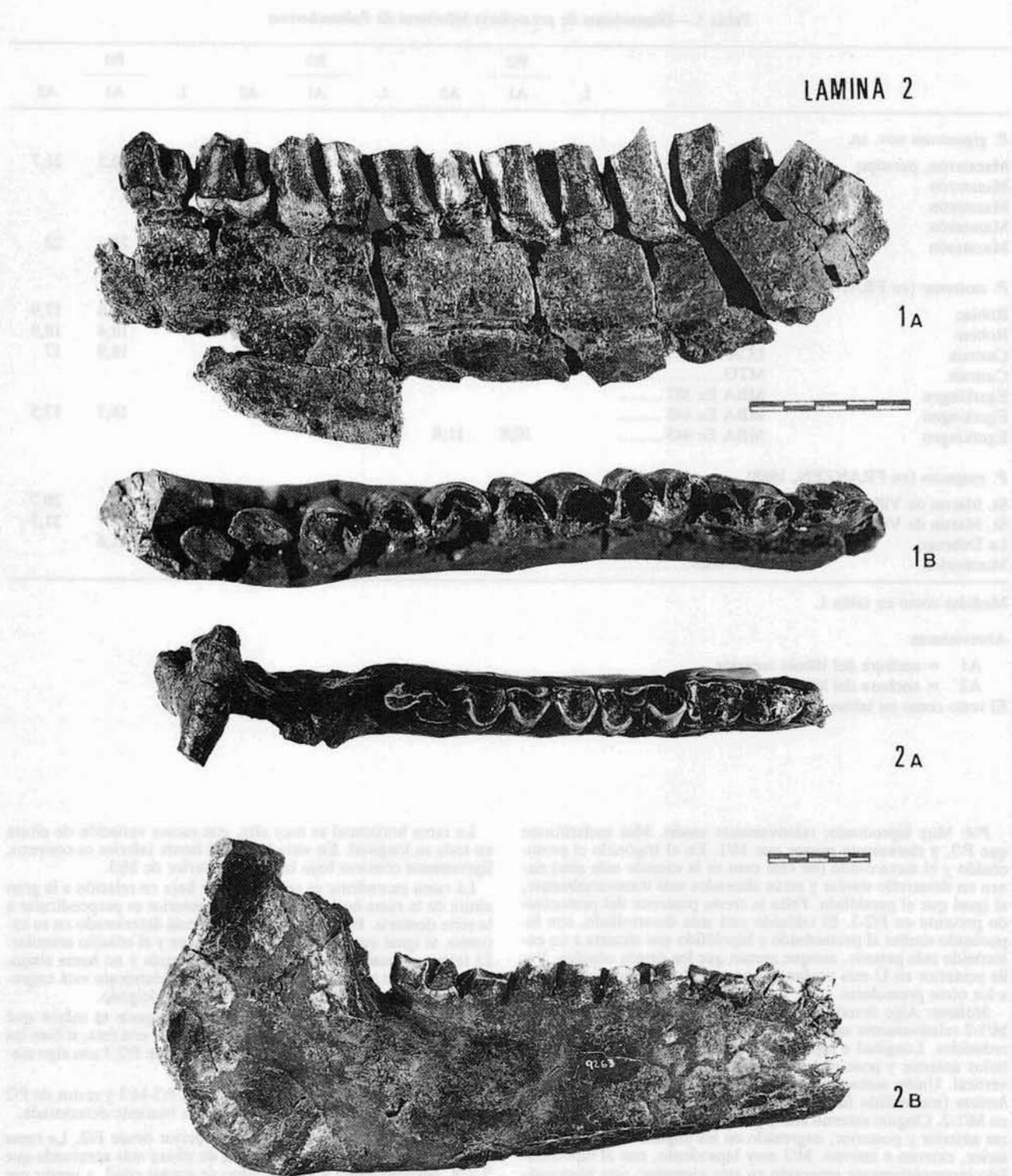


Lámina 2

- 1.—*Palaeotherium giganteum* nov. sp.; fragmento de hemimandíbula izquierda con P/2-M/3 (paratipo, n.º 9.234); Mazaterón (subcuenca de Almazán, Cuenca del Duero, Soria, España), Eoceno medio-Eoceno superior (MP16-17). a) Vista labial. b) Vista oclusal.
- 2.—*Palaeotherium giganteum* nov. sp.; hemimandíbula derecha con P/2-M/3 (n.º 9.263); Mazaterón (subcuenca de Almazán, Cuenca del Duero, Soria, España), Eoceno medio-Eoceno superior (MP16-17). a) Vista oclusal. b) Vista labial.

Tabla 6.—Dimensiones de molares inferiores de *Palaeotherium*

		M/1			M/2			M/3			
		L	A1	A2	L	A1	A2	L	A1	A2	A3
<i>P. giganteum</i> nov. sp.											
Mazaterón, paratipo	N.º 9.234.....	34	22,3	22,5	37			53,5	25		
Mazaterón	N.º 9.238 sin.....	34			39	24	24	56,5	24	21,4	16,5
Mazaterón	N.º 9.238 der.....							57,5			
Mazaterón	N.º 9.231.....	37,5	20	21,3	40						
Mazaterón	N.º 9.263.....	43	24	25	46	24,2	24	62	24	18,5	15,5
<i>P. castrense</i> (en FRANZEN, 1968)											
Robiac	FLY 4700.....		18,7								
Robiac	FLY 4703.....		19,6	20,3		22,1	21,9	46	21,3	18,	15,9
Castrais	LCA.....		18	18,2		20,5	19,1	43,2	19,7	16,7	11,6
Castrais	MTO.....							37,9	16,8		11,8
Egerkingen	MBA Ec 387.....							33,5	14	13,4	8,9
Egerkingen	MBA Ec 385.....					18,7	17,1				
Egerkingen	MBA Ec 447.....		17,3	18							
<i>P. llamaquiquense</i> (en CASANOVAS y SANTAFE, 1992)											
Llamaquique	NM 43047 (75).....				35	21,7					
Llamaquique	NM 43044 (75).....	28,8			34,8			52,3	23,1	21,4	16
<i>P. magnum</i> (en FRANZEN, 1968)											
St. Martin de Villeréal	FMA 43.....		22	22,7		22,1	21,4	55,7	21	16,7	55,7
St. Martin de Villeréal	MBO sin.....		23,1	22,1		22,7	21,7				
La Débruge	MLY 232.....		21,9			23,4		54,3	23,9		
Mormorion	FLY 6629.....		20			21,6		49,8	21,1		
Mormorion	FLY 6678.....							>60			

Medidas como en tabla 1.

Abreviaturas

A3 = anchura del hipoconúlido.

El resto como en tabla 6.

grosado, presentando en el lado interno una serie de arrugas. El talón apenas sobresale hacia abajo.

En lo referente a la dentición, P/2 sólo conserva la porción postero-interna. P/3-4 están muy deteriorados y bastante usados; muestran cíngulos continuos. En P/3 puede apreciarse la cresta en la parte posterior del protocónido.

Los molares, bastante desgastados, conservan la parte lingual; los valles internos profundizan poco en la masa de la corona, especialmente el anterior. El cíngulo interno es continuo. El hipoconúlido de M/3 está dirigido hacia atrás y apenas arqueado hacia el lado lingual. Las medidas de la longitud de los molares está ligeramente aumentadas por las roturas que presentan éstos.

N.º 9.231: Fragmento de hemimandíbula derecha con M/1, M/2 incompletamente emergido y P/4 emergiendo en su porción anterior (tablas 5-6). Rama horizontal baja y gruesa como corresponde a un individuo no adulto (altura bajo M/1-2 = 43). La marcada hipsodondia en la dentición de esta especie se aprecia bien en esta pieza, con M/1 apenas usado (IH = 93 %). Los cíngulos anterior y posterior ascienden desde el cíngulo externo dos tercios de su altura; no hay hipoconúlido en M/1-2. Valle anterior más alto que el posterior. Paralófidio alto; protocónido con una costi-

lla del lado lingual. Sin metastilido. Protocónido y metacónido siendo las cúspides más altas.

Discusión: La morfología dentaria de las piezas superiores corresponde a un Palaeotheriidae, alejándose de *Plagiolophus* y géneros afines. Dentro de esta familia se diferencia claramente tanto de *Pseudopalaeotherium*, género oligoceno de talla media, con muy largo diastema y marcada molarización en los premolares (ver Franzen, 1972), como de *Franzenium*, de talla muy inferior. Por su parte *Cantabrotherium* posee una hipsodondia mucho mayor, con un gradiente de altura en los molares más acentuado, contorno de éstos menos desarrollado transversalmente, lófos transversales más oblicuos y foseta interior más amplia y con forma de clavo en vista oclusal; además en *C. truyolsi* los premolares poseen mesostilo. Dentro de Palaeotheriidae presenta mayores similitudes con *Palaeotherium* pero posee una serie de rasgos que lo diferencian de todas las especies conocidas en dicho género; para la comparación con las distintas especies nos basamos fundamentalmente en Franzen (1968). Así dentro del género *Palaeotherium* es la especie de mayor tamaño hasta ahora conocida (tablas 1-6), y sólo *P. llamaquiquense* y *P. magnum* se le acercan por la talla. *P. llamaquiquense* Casanovas y Santafé, 1991 de Llama-

quique (Oviedo, Eoceno superior; ver Casanovas y Santafé, 1991) es sólo ligeramente menor, presentando una serie de diferencias: la arcada zigomática está en posición más anterior, siendo muy estrecha en su extremo anterior y los premolares son más braquidontos. Por otra parte en *P. llamaquiquense* P4/ está provisto de un potente mesostilo, que falta completamente en la especie de Mazaterón. Por su parte *P. magnum*, del Eoceno superior, es la única especie de los yacimientos europeos con una talla comparable en la dentición superior (tablas 2 y 3); en los premolares las diferencias de tamaño no son tan marcadas como en los molares, e incluso algunas medidas de nuestro ejemplar están dentro de los límites de *P. magnum*, lo cual está en consonancia con la marcada molarización de los premolares en la especie europea; a este nivel las diferencias son muy marcadas y en *P. magnum* los premolares tienen además poderosos mesostilos.

Las especies del Eoceno superior *P. medium*, *P. crassum*, *P. renevieri*, *P. muehlbergi*, *P. curtum*, *P. crusafonti* y *P. duvali* poseen un alto grado de molarización en sus premolares, teniendo poca relación con nuestro ejemplar.

Las formas del Eoceno medio *P. siderolithicum* y *P. lauricense* son de talla muy inferior a la especie de Mazaterón, e incluso los *P. siderolithicum* más antiguos tienen un P4/ con el hipocono ya completamente separado, y en P3/ éste está casi tan desarrollado como el protocono.

Por el primitivismo de los premolares presenta *P. giganteum* nov. sp. mayores afinidades con las especies del Eoceno medio *P. eocaenum*, *P. ruetimeyeri*, *P. pomeli* y *P. castrense*, especialmente con esta última, aunque *P. castrense* es considerablemente menor y con premolares más molarizados. Todas estas especies comparten con *P. giganteum* nov. sp. la posesión de premolares simples, con contorno en U, ectolofos generalmente planos. Sin embargo *P. eocaenum* presenta frecuentemente, a diferencia de *P. giganteum* nov. sp., un P4/ con pared externa no plana y con mesostilo, y en P2/ para- y metacono están perfectamente separados. Por su parte en *P. ruetimeyeri* (y *P. pomeli*) hay un marcado aumento de superficie oclusal de M1/ a M3/. Por otra parte no se observa normalmente en estas especies europeas un metalofos uniendo completamente el protocono al ectolofos y delimitando una foseta interna, rasgo tan característico del *P. giganteum* nov. sp.; sin embargo, se aprecia algo similar en *P. pomeli*.

Los caracteres compartidos con *P. castrense* son numerosos y es posible suponer un parentesco cercano entre ambas especies:

- IPM semejante.
- Premolares:

- Contorno en U.
- Ectolofos planos.
- Cingulo externo en W, ascendiendo en la parte media.
- Parastilo y metastilo de desarrollo similar.
- P2/ con dos conos externos incompletamente separados.

- Molares:

- Semejante desarrollo relativo de los tres molares.
- Mismo desarrollo de parastilo, mesostilo y metastilo, aumentando de M1/ a M3/.
- Protocono y metalofos similares.
- Protocono macizo, mucho mayor que el hipocono.
- Hipocono reducido, disminuyendo de M1/ a M3/.
- Cresta anterior del metalofos aumentando de M1/ a M3/.

Sin embargo se observan los siguientes caracteres diferenciales en *P. giganteum* nov. sp., con relación a *P. castrense*:

- Premolares más hipsodontos.
- Grado de molarización inferior, con hipocono muy reducido, fusionado al protocono y unido al cingulo postero-interno. En *P. castrense* el hipocono está bien desarrollado, con un tamaño casi comparable al protocono, aunque normalmente está más o menos unido a éste. *P. castrense castrense* de Egerkingen (Eoceno medio MP14) es la subespecie más primitiva, y en ella el hipocono está mucho más desarrollado que en *P. giganteum* nov. sp.
- Fosa interna de los premolares cerrada completamente por un metalofos continuo que une el protocono al ectolofos, no apareciendo esta característica en *P. castrense*.

— En los molares la hipsodoncia es claramente mayor (lo es incluso con relación a los últimos representantes de *P. magnum*, especie descendiente de *P. castrense* que alcanza el Eoceno superior). El gradiente de altura es, asimismo, más marcado. El cingulo externo, parastilo, mesostilo y metastilo están menos claramente marcados sobre el ectolofos.

Tomando en consideración la morfología mandibular (n.ºs 9.238 y 9.263) se observa que la rama horizontal es más alta que en *P. magnum*. Comparada con esta especie (ver, por ejemplo Franzen, 1968, pl. 24, fig. 4) *P. giganteum* nov. sp., posee una mandíbula proporcionalmente más corta, el proceso coronoides parece estar menos elevado sobre el cóndilo articular y el talón es menos sobresaliente hacia abajo.

En conjunto, los rasgos generales señalados para las piezas superiores pueden aplicarse a la dentición inferior de *P. giganteum* nov. sp., caracterizándose por:

- Tamaño comparable a *P. magnum* o mayor.
- Premolares primitivos, con molarización sólo en P4/.
- Reducción del segmento premolar respecto al molar (IPM comparable a *P. castrense*).
- Cresta en la parte posterior del protocónido de P2-3 muy desarrollada.
- Dentición muy hipsodonta con incremento de altura hacia los últimos molares.
- Molares con valles internos poco marcados.
- Gran desarrollo de los cingulos, reforzados en los ángulos.
- Hipoconúlido de M3/ poco arqueado lingualmente.

En lo referente a las dimensiones (tablas 4-6) coinciden con los máximos de *P. magnum* o los supera ligeramente, siendo bastante mayor que *P. castrense*, con el que por otra parte presenta más semejanzas, al igual que ocurre con la dentición superior. Es, asimismo, mayor que *P. llamaquiquense*.

En la molarización de los premolares se encuentra a un nivel comparable a *P. eocaenum*, *P. ruetimeyeri*, *P. pomeli* y *P. castrense*, análogamente a lo que ocurre con las piezas superiores. *P. eocaenum* está, no obstante algo más molarizado, con P2/ con parastilido bien desarrollado, al igual que meta- e hipoconúlido. Corresponde mejor con el grado de molarización de las otras tres especies, como en la serie superior. Así *P. castrense* posee un P2/ con parastilido y talónido débiles, y el metacónido aún no está claramente separado del protocónido. Las crestas apenas arqueadas lingualmente en P2/ también lo asemejan a *P. pomeli* y *P. ruetimeyeri*. Por otro lado *P. giganteum* nov. sp. tiene premolares mucho más hipsodontos que todas estas especies. En el resto de especies del género P2-4 están claramente más molarizados.

La longitud del segmento premolar en relación al molar (IPM) es similar también al de las especies del Eoceno medio, estando relacionado con la escasa molarización en todas ellas.

La cresta posterior en el protocónido de P2-3 es un carácter muy extendido en el género, siendo común en las formas del Eoceno medio, y alcanzando en *P. giganteum* nov. sp. un desarrollo considerable.

En lo que se refiere a la hipsodoncia, ésta es mayor que en cualquier otra especie del género, incluso comparándola con las especies del Eoceno superior terminal. Con esta gran altura de las coronas debe estar relacionada la conformación maciza de las mismas, con valles internos relativamente poco excavados.

Los cingulos son semejantes a los de *P. castrense*.

El hipoconúlido de M3/ está en las formas del Eoceno medio normalmente poco arqueado y bien extendido hacia atrás, como es el caso en *P. giganteum* nov. sp., lo cual es una condición primitiva para el género, estando en las especies del Eoceno superior mucho más arqueado.

En resumen la dentición superior de *P. giganteum* nov. sp. presenta por un lado una serie de caracteres primitivos para *Palaeotherium* en su dentición premolar:

- Molarización prácticamente nula.
- Contorno en U.
- Ectolofos planos y sin mesostilo.
- P2/ con conos externos incompletamente separados.

Tabla 7.—Dimensiones de la dentición superior de *Cantabrotherium*

	<i>Cantabrotherium casanovasae</i> nov. sp. holotipo, N.º 9.229					<i>Cantabrotherium truyolsi</i> (en CASANOVAS y SANTAFÉ, 1987), NM 43043 (75)				
	L	A	d1	d2	d1*d2	L	A	d1	d2	d1*d2
M1/.....	ca. 28					40,8	38	48,4	40,5	1.961
M2/.....	37	37,5	433	39	1.677	42,4	43,3	53,5	45	2.412
M3/.....	42	39,5	46,5	45,5	2.093					

Medidas y abreviaturas como en tabla 1.

Por otra parte posee una serie de características que comparte con varias especies del género, especialmente con *P. castrense*:

- Desarrollo del segmento premolar (IPM parecido).
- Cíngulo externo en W en los premolares.
- Mismo desarrollo relativo de los tres molares.
- Desarrollo de parastilo, mesostilo y metastilo.
- Protocono macizo, hipocono reducido.
- Cresta anterior en el metalofo aumentando de M1/ a M3/.

El metalofo completo, uniendo el protocono al ectofo es un rasgo propio de *P. giganteum* nov. sp., raro en *Palaeotherium* aunque se encuentra en otros géneros con premolares no molarizados (por ejemplo ciertos *Plagiolophus*) y es un rasgo frecuente en otros Equoidea del mismo yacimiento. La marcada hipsodondia y el gradiente de altura de M1/ a M3/ son caracteres derivados que separan a esta especie de todas las demás del género, y combinado con las características primitivas indicadas más arriba, separan claramente esta especie del resto de especies del género.

En cuanto a la dentición inferior de *P. giganteum* nov. sp. sigue el mismo modelo observado en la superior, combinando caracteres primitivos para el género *Palaeotherium*, que lo relacionan con las especies primitivas del Eoceno medio (especialmente *P. castrense*), con otros evolucionados:

- Molarización de los premolares muy reducida.
- Reducción del segmento premolar (IPM bajo).
- Hipoconúlido de M3/ extendido longitudinalmente, apenas arqueado lingualmente.
- Gran hipsodondia, especialmente en los últimos molares.

La señalada combinación de caracteres confiere un status muy particular a esta especie, que incluso podría justificar en un futuro, en presencia de material adicional, el establecimiento de un nuevo género.

Filogenéticamente *P. giganteum* nov. sp. se encuentra próximo a *P. castrense*, y ambas especies están posiblemente relacionadas por una forma del Eoceno medio (partes inferior-media) desconocida por el momento.

Género *Cantabrotherium* Casanovas y Santafé, 1987

Especie tipo: *C. truyolsi* Casanovas y Santafé, 1987; Llamaquique (Oviedo, España), parte superior del Eoceno medio o parte inferior del Eoceno superior (Casanovas et al., 1992).

Especies incluidas: *C. casanovasae* nov. sp.

Distribución: Eoceno medio, parte superior y/o Eoceno superior, parte inferior (MP16-17), España: Huérmeles del Cerro (Guadalajara), Llamaquique (Oviedo) y Mazaterón (Soria).

Diagnos: Enmendada de Casanovas y Santafé, 1987.

Palaeotheriidae de talla grande a muy grande. Fórmula dentaria 3.1.4.3. Premolares (sólo conocidos en *C. truyolsi*) primitivos, no molarizados. Serie molar muy hipsodonta, con acusado gradiente de altura de M1/ a M3/ (IH.M2/ = 91,8 en *C. casanovasae* nov. sp., =112 en *C. truyolsi*). Fuerte gradiente de superficie de M1/ a M3/. Hipocono muy poco desarrollado respecto al protocono, ambos mucho más bajos que para- y metacono; paraconúlido y

metaconúlido apenas marcados. Ectofo curvado fuertemente hacia el lado lingual, con la consiguiente reducción de la cara oclusal; pared externa con superficies anterior y posterior convexas súpero-inferiormente, cóncavas antero-posteriormente. Parastilo, mesostilo y metastilo robustos, reforzándose de M1/ a M3/. Lofos transversales más oblicuos que en *Palaeotherium*, siendo más marcada la oblicuidad en el metalofo y aumentando de M1/ a M3/. El metalofo no está unido estrechamente al ectofo y presenta una cresta dirigida hacia delante que está más desarrollada de M1/ a M3/. Valle interno en vista oclusal en forma de «clavo», con una profunda foseta en la parte central.

Discusión: El género *Cantabrotherium* fue creado por Casanovas y Santafé (1987) para un maxilar con P1/, D2-4/ y M1-2/ derechos del yacimiento de Llamaquique (Oviedo), en base a una peculiar combinación de caracteres, única en todos los Palaeotheriidae hasta entonces conocidos: posesión de premolares muy primitivos, no molarizados asociado a una gran hipsodondia en los molares (carácter derivado en Palaeotheriidae) unido todo ello a una gran talla, superior a la de cualquier otro Palaeotheriidae conocido hasta entonces. Estos mismos autores reconocieron que este nuevo género presentaba mayores afinidades con *Palaeotherium* que con ningún otro género de la familia (Palaeotheriidae sensu Remy, 1976; ver discusión, op. cit., págs. 248-249). En efecto, el hipocono reducido respecto al protocono, las cúspides linguales más bajas que las labiales, la reducción de los conúlidos, la morfología de los estilos, el ectofo curvado hacia el lado lingual y en general el modelo dentario de *Cantabrotherium* lo asemejan a *Palaeotherium*, alejándole de la morfología de *Plagiolophus*, lo cual estaría de acuerdo con la idea de que *Cantabrotherium* se entronca en el género *Palaeotherium* o muy cercano a él. Por otra parte, y como también señalan Casanovas y Santafé (op. cit.) las diferencias con *Palaeotherium* impiden asignarlo a este género:

- Fuerte gradiente de hipsodondia de M1/ a M3/.
- Fuerte gradiente de superficie de M1/ a M3/.
- Mayor diferencia de altura entre conos internos y externos.
- Mayor curvatura lingual del ectofo con el consiguiente cierre de la cara oclusal.
- Protofofo y metalofo ligeramente más oblicuos.
- Mayor desarrollo de la cresta anterior del metalofo.
- Valle interno en forma de clavo en vista oclusal.

Todas estas características peculiares de los molares de *Cantabrotherium* (gran hipsodondia, gran heterodondia entre M1/ y M3/ en altura y superficie, curvatura del ectofo y cierre de la superficie oclusal) combinadas con la no molarización de los premolares justifican su separación genérica. Como se ha indicado más arriba, la combinación en una misma forma de Palaeotheriidae de características primitivas con otras derivadas no se había observado anteriormente en otras especies europeas. Además *Cantabrotherium* parece tener una cierta evolución convergente con algunos Equoidea del Eoceno europeo con premolares poco desarrollados y mayor desarrollo de la serie molar, como *Plagiolophus* y *Leptolophus*. Es notable que una evolución en varios aspectos similar se dé en otras formas de Mazaterón (Cuesta, 1991, 1992b)

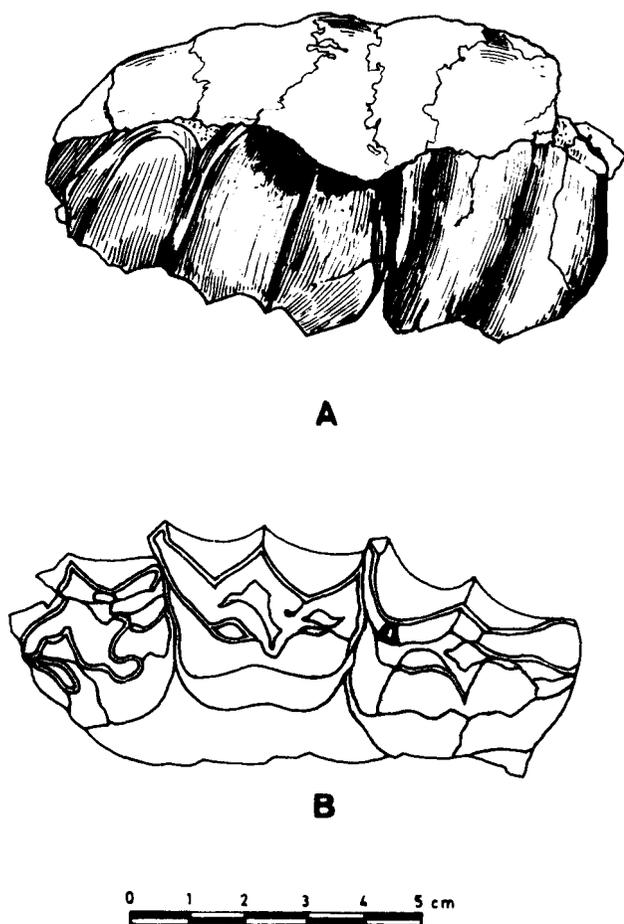


Fig. 4.—*Cantabrotherium casanovasae* nov. sp.; fragmento de maxilar izquierdo con M1-/M3/ (holotipo, n.º 9.229); Mazaterón (subcuena de Almazán, Cuenca del Duero, Soria, España), Eoceno medio-Eoceno superior (MP16-17). a) Vista labial. b) Vista oclusal.

y de Llamaquique (ver Casanovas y Santafe, 1989 y 1991), como *Franzenium* y *Palaeotherium*, en los que los premolares son muy primitivos a la vez que la hipsodoncia es fuerte.

Comparado con las distintas especies de *Palaeotherium* el género *Cantabrotherium* presenta mayores semejanzas con la línea de *P. castrense*, habiéndose comparado con piezas tipo de esta especie (FLY-6535). Las semejanzas con *C. casanovasae* nov. sp. son numerosas: reducción del hipocono, cresta anterior en el metalofo (observable asimismo en otras especies como *P. magnum* y *P. siderolithicum*), si bien está menos desarrollada en *Palaeotherium*, semejante desarrollo de parastilo, mesostilo y metastilo, cresta recorriendo antero-posteriormente el protocono de M3/. A pesar de estas similitudes *Cantabrotherium* no puede descender de *P. castrense* puesto que *C. truyolsi* (especie más reciente que *C. casanovasae* nov. sp.) presenta unos premolares más primitivos que los ejemplares más antiguos de *P. castrense*. El origen del género hay que buscarlo posiblemente muy cerca de la base de *Palaeotherium*, próximo a la línea de *P. castrense*, lo cual estaría fundamentado por los caracteres compartidos entre ambos géneros y con *P. castrense* en particular. Desde este punto de partida la evo-

lución en *Cantabrotherium* ha seguido una tendencia distinta a la normal en *Palaeotherium*, y en varios aspectos convergente con *Plagiolophus*, con conservación de una serie premolar primitiva y un gran desarrollo de los últimos premolares (heterodoncia) y una acusada hipsodoncia. Con relación a *P. giganteum*, presente en el mismo yacimiento que *C. casanovasae* nov. sp., *Cantabrotherium* presenta numerosas coincidencias, y como se ha señalado más arriba es notable la combinación en ambas formas de premolares primitivos, no molarizados con una acusada hipsodoncia; igualmente se han señalado anteriormente las numerosas semejanzas de *P. giganteum* con *P. castrense*. No obstante existen entre *P. giganteum* y *Cantabrotherium*, ambos de gran talla, numerosas diferencias, y *P. giganteum* presenta mayores similitudes con los *Palaeotherium* típicos, y así su hipsodoncia es menor, no se observa la marcada heterodoncia en los molares de *Cantabrotherium*, el ectolofa está menos curvado lingualmente, los lófos internos son más transversales, y el valle interno es de diferente forma.

Cantabrotherium casanovasae nov. sp. (fig. 4; lám. 1; tablas 2 y 7)

Sinonimia: *

Derivatio nominis: dedicada a la Dra. M. L. Casanovas-Cladellas del Museo Provincial de Paleontología de Sabadell.

Holotipo: fragmento de maxilar izquierdo (n.º 9.229); único material de la especie.

Localidad tipo: yacimiento de Mazaterón (Cuenca del Duero, Subcuena de Almazán, Soria), parte superior del Eoceno medio o parte inferior del Eoceno superior (MP16-17).

Distribución: sólo conocido en la localidad tipo.

Diagnosis: *Cantabrotherium* de talla inferior a la especie tipo (L.e. M1/M3 = ca.100, L.m. M1-/M3 = ca.96). Serie premolar desconocida. Hipsodoncia inferior a *C. truyolsi* (IH M2/ = 91,8; IH M3/ = 104,7). M2/ de contorno más trapezoidal que en *C. truyolsi*, con pared externa más desarrollada que la interna. Parastilo, mesostilo y metastilo reforzándose de M1/ a M3/. Mesostilo ligeramente más marcado que en *C. truyolsi*. Superficies anterior y posterior de la pared externa algo más cóncavas longitudinalmente. Cresta anterior del metalofo que tiende a acercarse al protocono.

Descripción: Holotipo (n.º 9.229; fig. 4; lám. 1, fig. 2; tablas 2 y 7).

En conjunto, serie molar heterodonta con acentuado gradiente de superficie e hipsodoncia de M1/ a M3/ en este último alcanza IH el valor de 104,7).

M1/: Roto en su porción anterior (falta el paracono, parastilo y protofo) y sólo queda la parte posterior del protofo. Grado de desgaste elevado, a pesar de lo cual el ectolofa es alto. De éste sólo se conserva su porción posterior. Mesostilo bien marcado, unido al cingulo externo. Debió de tener forma de W, a juzgar por los restos de él en la porción anterior; borde cortante, desapareciendo al ascender en el mesostilo. Metastilo poco desarrollado; no se señalan las costillas correspondientes a los conos externos. Para- y metacono mucho más altos que proto- e hipocono; el ectolofa está muy arqueado hacia el lado lingual. Protocono bastante más grande que el hipocono. Valle interno con forma de «clavo» en vista oclusal. Metalofo ampliamente unido al ectolofa en la base, acercándose, en su cara anterior, al protocono. Cingulo posterior en cresta, delimitando con hipocono, metalofo y ectolofa una foseta alargada y profunda. Sin cingulo interno.

M2/: Contorno trapezoidal, ligeramente más ancho que largo. No ha salido completamente de alvéolo. Menor grado de abrasión que M1/ (hipocono intacto). Cingulo externo poco marcado en su parte anterior (no visible en la posterior). Parastilo prominente, dirigido hacia delante y afuera. Mesostilo más fuerte y cortante que en M1/; metastilo igualmente más marcado, en vista lateral arqueado hacia delante. Caras externas del ectolofa cóncavas longitudinalmente, convexas súpero-inferiormente (ectolofa fuertemente arqueado hacia el lado lingual); como resultado de todo ello se observa una fuerte reducción de la superficie oclusal respecto al contorno de la base de la corona; para- y metacono mu-

* *Cantabrotherium* nov. sp.; Cuesta, 1992b, figs. 7 y 10.

cho más altos que proto- e hipocono. Protolofo más largo que el metalofo; ambos en posición algo oblicua, siendo más marcado en el metalofo, que posee a la altura del metacónulo una cresta dirigida al protocono, casi paralela al ectofofo. Valle interno con forma de clavo, más amplio que en M1/. Protocono robusto, más desarrollado que el metacono. Paracónulo no diferenciado. Cíngulo, anterior cortante; cíngulo interno sustituido por arrugas bajo buena parte del protocono y valle interno, interrumpido en el hipocono. Foseta posterior mayor que en M1/.

M3/: Incompletamente desarrollado, su base, aún incluida en el alveolo, no está totalmente formada. Contorno trapezoidal. Muy hipsodonto (IH = 104,7). Ectofofo fuertemente curvado lingualmente, con las dos facetas muy cóncavas súpero-inferiormente. Parastilo y metastilo prominentes y cortantes. Caras externas cóncavas mesio-distalmente. Metastilo mayor que en M1/ y M2/. Superficie oclusal cerrada por la fuerte curvatura del ectofofo. Como en los anteriores conos externos mucho más altos que los internos. Hipocono reducido y desplazado labialmente (muy cerca del metacono). El macizo protocono posee una cresta antero-posterior que empalma con el bajo y reducido protofofo. El metalofo es una delgada cresta prácticamente paralela al ectofofo, apenas unida a él, y tomando casi contacto con el protocono. Cíngulo interno sólo en la parte anterior del protocono y posterior del hipocono; pequeño resto del cíngulo en la salida del valle interno. Foseta posterior más larga que en M2/.

Discusión: Las características señaladas en la descripción coinciden con los rasgos diagnósticos dados por Casanovas y Santafé (1987) para *C. truyolsi*, parte de los cuales pasan a la diagnosis genérica:

- Hipocono muy poco desarrollado frente al robusto protocono (compartido con varias especies de *Palaeotherium*).
- Metalofo tendiendo a separarse del ectofofo de M1/ a M3/.
- Mesostilo poderoso y cortante.
- Cíngulo externo en W (sólo se aprecia parcialmente en M1/).
- Lóbulos externos convexos súpero-inferiormente, cóncavos longitudinalmente, lisos.
- Superficie oclusal fuertemente reducida debido a la acusada curvatura de la pared externa.
- Gran hipsodoncia.
- Valle interno en forma de clavo, profundo y amplio.
- Cresta del metalofo reforzándose de M1/ a M3/.

Por otro lado se observan una serie de diferencias con la especie tipo del género:

- Talla inferior (tabla 7).
- Grado de hipsodoncia menor:

<i>C. casanovasae</i> nov. sp.	<i>C. truyolsi</i>
IH	M2/ = 91,8
	M2/ = 112

En M3/ de *C. casanovasae* nov. sp. el índice es de 104,7. Contorno de M2/ más trapezoidal, siendo en *C. truyolsi* más cuadrado. Esto es debido a que la cara externa es proporcionalmente más larga que la interna en la forma de Mazaterón:

<i>C. casanovasae</i> nov. sp.	<i>C. truyolsi</i>
Cara externa	37
Cara interna	30
%	123,3
	110,5

- Mesostilo algo más marcado que en *C. truyolsi*; paralelamente las caras externas son más cóncavas longitudinalmente.
- Cíngulos ligeramente más marcados; el interno en M2/ es más continuo; cíngulos anterior y posterior más cortantes y elevados.
- Gradiente de tamaño más acentuado.
- Valle interno menos amplio.

En conclusión *Cantabrotherium* de Mazaterón constituye una nueva especie distinta de la especie tipo del género, caracterizada por su menor talla (entre *P. castrense* y *P. magnum*) y por presentar los caracteres propios del género algo menos acentuados que *C. truyolsi*, especialmente en lo que se refiere a la hipsodoncia, claramente menor. Además *C. casanovasae* nov. sp. parece ser una especie más primitiva que *C. truyolsi*, pudiendo ser una forma ancestral de la especie de Llamaquique.

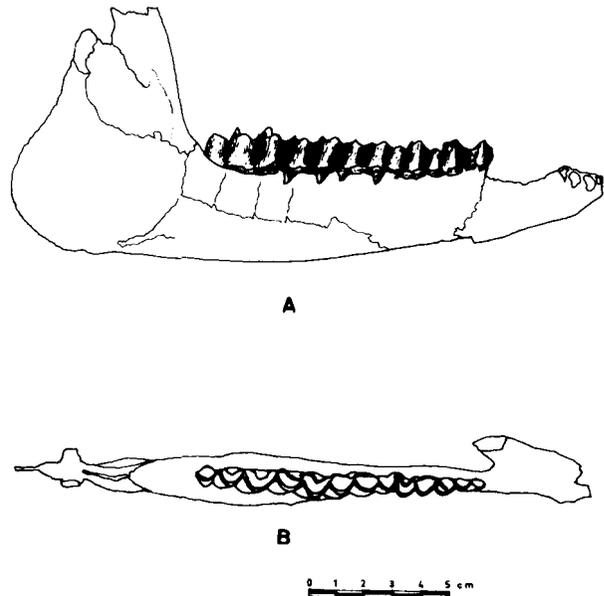


Fig. 5.—*Franzenium durensis* nov. sp.; hemimandíbula derecha con P/2-M/3 (holotipo, n.º 11.006); Mazaterón (subcuenca de Almazán, Cuenca del Duero, Soria, España), Eoceno medio-Eoceno superior (MP16-17). a) Vista labial. b) Vista oclusal.

Género *Franzenium* Casanovas y Santafé, 1989

Especie tipo: *F. tetradactylum* Casanovas y Santafé, 1989; yacimiento de Llamaquique (Oviedo, España), parte superior del Eoceno medio o parte inferior del Eoceno superior (Casanovas *et al.*, 1992).

Especies incluidas: *F. durensis* nov. sp.

Distribución: Parte superior del Eoceno medio (MP16) y parte inferior del Eoceno superior; España: Cuenca del Duero (Mazaterón, Caenes), Llamaquique (Oviedo).

Diagnosis: Enmendada de Casanovas y Santafé, 1989; lo referente a dentición superior (se desconoce en *F. durensis* nov. sp.), cráneo y postcraneal pasa a la diagnosis de la especie tipo. Palaeotheriidae de talla media. Mandíbula de sínfisis corta; borde anterior de la rama ascendente casi perpendicular al borde alveolar. Rama ascendente corta y ancha. Rama horizontal delgada súpero-inferiormente, afilada hacia el extremo anterior. Talón muy delgado, muy extendido hacia atrás, sobrepasando considerablemente la vertical de cóndilo.

Incisivos grandes, caninos proporcionalmente pequeños. Diastema postcanino relativamente largo. Fórmula dentaria 3.1.4.-3.3. Premolares primitivos. P/2 con segundo lóbulo reducido. P/3-4 con todos los cónidos y estílicos, pero con segundo lóbulo reducido respecto al primero. Molares con profundos surcos de separación entre los lóbulos, del lado labial, verticales o ligeramente inclinados lingualmente. Serie desde mediana a marcadamente hipsodonta, con gradación marcada de M/1 a M/3. El metacónido es la cúspide más saliente en los molares.

Discusión: La morfología dentaria del género *Franzenium* sigue un modelo muy similar a *Palaeotherium*. Casanovas y Santafé (1989) al crear el género en base a material de Llamaquique (Oviedo) ya mostraron que está más próximo a este último género que a *Plagiolophus*. Tal afirmación es aplicable tanto a los caracteres de la dentición superior (desconocida en *F. durensis* nov. sp.; para *F. tetradactylum* ver Casanovas y Santafé, 1989) como para la in-

Tabla 8.—Dimensiones de mandíbulas en *Franzenium durensis* nov. sp.

	Holotipo N.º 11.006 Mazaterón	N.º 11.007 Mazaterón	N.º 8.466 Caenes
Longitud.....	203		
Altura apófisis coronoide.....	94		
Altura cóndilo articular.....	80		
Altura rama horizontal delante de M/3.....	28	31	33
Altura rama horizontal detrás de P/2.....	23	24	
Desarrollo transversal del cóndilo articular.....	18		
Longitud sínfisis.....	40		

Medidas como en tabla 1.

ferior, por lo que es indudable su pertenencia a Palaeotheriidae. Así, en cuanto a la dentición inferior se caracteriza por:

- Ausencia de hipoconúlido en M/1-2.
- Esmalte de la cara lingual mucho más delgado que en la cara labial.
- Unión protoláfido-metaláfido de tipo «Palaeotherium», ascendiendo ambos a la par hasta la punta del metacónido.

Asimismo, la presencia de una cresta en la parte posterior del protocónido en *F. durensis* nov. sp. también lo relaciona con el género *Palaeotherium*, donde esta cresta es frecuente, tanto en especies del Eoceno medio como en las del Eoceno superior.

Dentro de Palaeotheriidae *F. durensis* nov. sp. presenta una serie de características primitivas:

- Premolares primitivos, no molarizados, comparables a las formas primitivas del género *Palaeotherium* como *P. pomeli*. No obstante el segmento premolar está en *Franzenium* más reducido, al igual que ocurre en *Plagiolophus*.
- Hipoconúlido de M/3 recto, apenas arqueado lingualmente, como en los *Palaeotherium* del Eoceno medio.

Por el contrario otra serie de caracteres lo alejan de ese género:

- Fuerte tendencia a la hipsodoncia, especialmente en los últimos molares.
- Fuerte gradiente de alturas.
- Tendencia a la reducción de los premolares.
- Aumento del diastema.
- Reducción del canino.
- Morfología mandibular peculiar.

Según lo anterior, *Franzenium* queda individualizado como género independiente por una especial combinación de caracteres dentarios, unos primitivos, y otros derivados para *Palaeotherium*, que no se presentan asociados en un mismo ejemplar en las especies europeas de ese género, siendo igualmente peculiares algunos caracteres convergentes con *Plagiolophus*, como la tendencia a la reducción de los premolares y al desarrollo del diastema. Igualmente, el género *Franzenium* posee una particular morfología mandibular, con un desarrollo hacia atrás del talón que lo diferencia de todas las especies de *Palaeotherium*, en las que el talón puede desarrollarse hacia abajo pero nunca tanto hacia atrás; por otra parte este último posee una altura de la rama horizontal más homogénea en toda su longitud. Todo ello hace que la mandíbula de *Franzenium* se asemeje más a la de ciertos *Plagiolophus* del Eoceno superior y Oligoceno que a Palaeotheriidae típicos (ver Hooker, 1986 y Brunet y Jehenne, 1989). Casanovas y Santafé (1989) han señalado también peculiaridades en el esqueleto postcraneal de *F. tetradactylum*.

El género *Franzenium* constituye una línea especial de Palaeotheriidae que ha debido separarse tempranamente del tronco cer-

cano al origen de *Palaeotherium*, y que en varios aspectos ha desarrollado unas tendencias convergentes con el género *Plagiolophus*.

Franzenium durensis nov. sp. (figs. 5 y 6; lám. 3; tablas 8-9)

Sinonimia: *

Derivatio nominis: del Río Duero; la localidad tipo pertenece a la unidad geológica de la Cuenca del Duero.

Holotipo: hemimandíbula derecha con sínfisis (n.º 11.006).

Otro material: N.º 11.007: fragmento de mandíbula con las dos ramas (Mazaterón). N.º 8.466: fragmento de hemimandíbula derecha con M/2-3 (Caenes).

Localidad tipo: Yacimiento de Mazaterón (Cuenca del Duero, Subcuenca de Almazán, Soria), Eoceno medio, parte superior o Eoceno superior, parte inferior (MP16-17).

Distribución: Parte superior del Eoceno medio y parte inferior del Eoceno superior (MP16-17?); Cuenca del Duero (Mazaterón, Caenes).

Diagnosis: *Franzenium* de talla similar a la especie tipo. Diastema postcanino ligeramente inferior al de ésta (índice diastemático = 20,4 %). Segmento premolar proporcionalmente reducido (IPM = 55,5 %). Hipsodoncia menor, más cercana a las especies típicas del género *Palaeotherium*, y con gradación de alturas menos acentuada. Premolares con lóbulo posterior (talónido) menos reducido que en *F. tetradactylum*.

Descripción del holotipo (fig. 5; lám. 3, fig. 1; tablas 8-9).

Mandíbula: Sínfisis muy baja a nivel del diastema, larga antero-posteriormente. Diastema relativamente largo, si bien está dentro de los valores de *Palaeotherium*. Rama horizontal baja, descendiendo suavemente de M/3 a P/2, con brusco descenso delante de éste; perfil inferior en vista lateral convexo, sin concavidad en su unión al talón. Forámenes mentonianos bajo la parte posterior de P/3, bajo el lóbulo anterior de P/2 y dos bajo el diastema. Rama ascendente con borde anterior casi perpendicular sobre la sierra yugal, muy delgada, estrecha en la parte superior. Apófisis coronoide proporcionalmente bien desarrollada en altura y antero-posteriormente, ocupando la mayor parte del extremo superior de la rama ascendente, curvada caudalmente. Escotadura sigmoidea muy estrecha. Cóndilo articular relativamente reducido, tanto de delante a atrás como transversalmente. Fosa mandibular bien desarrollada con reborde anterior bien marcado. Talón delgado, muy desarrollado antero-posteriormente, sobrepasando mucho la vertical del cóndilo articular, sin reborde angular. Borde posterior sin salientes ni protuberancias.

La serie yugal posee un segmento premolar proporcionalmente reducido (IPM = 55,5 %). D/1 no persistente, sin huellas de alveolo.

* *Franzenium* nov. sp.; Cuesta, 1992b, figs. 8 y 10.

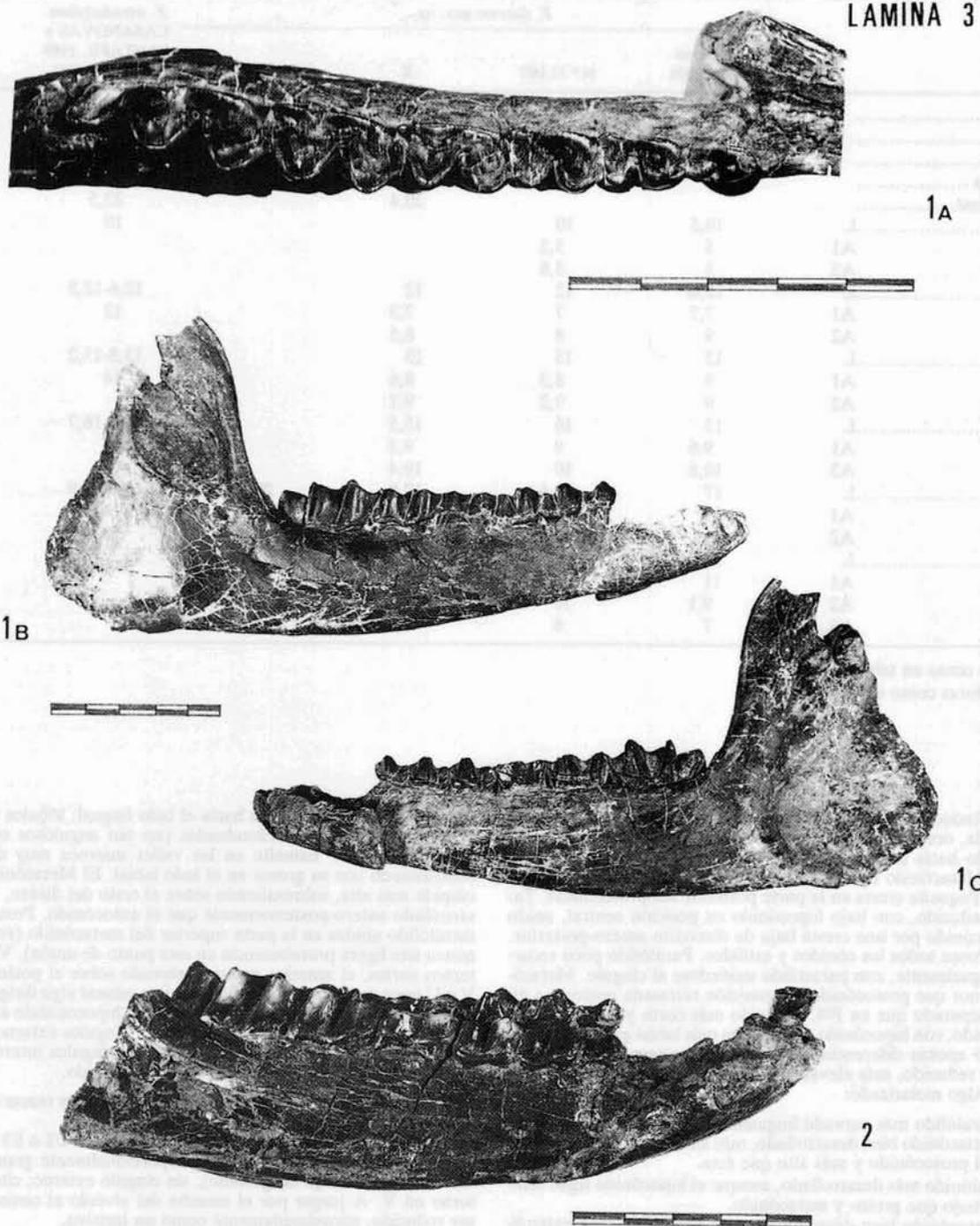


Lámina 3

- 1.—*Franzenium durense* nov. sp.; hemimandíbula derecha con P/2-M/3 (holotipo, n.º 11.006); Mazaterón (subcuena de Almazán, Cuenca del Duero, Soria, España), Eoceno medio-Eoceno superior (MP16-17). a) Vista oclusal. b) Vista labial. c) Vista lingual.
- 2.—*Franzenium durense* nov. sp.; fragmento de mandíbula con las dos ramas (n.º 11.007); Mazaterón (subcuena de Almazán, Cuenca del Duero, Soria, España), Eoceno medio-Eoceno superior (MP16-17). Vista lateral derecha.

Tabla 9.—Dimensiones de la dentición inferior de *Franzenium*

	<i>F. durensis</i> nov. sp.			<i>F. tetradactylum</i> CASANOVAS y SANTAFE, 1989 NM 43046 (75)
	Holotipo N.º 11.006	N.º 11.007	\bar{X}	
P/2-M/3	98	98	98	99,9
P/2-P/4	34,5	35,5	35	38,5
M/1-M/3	54,7	56,3	55,5	64,1
Diastema	20	20	20	
Índice diast			20,4	22,5
P/2.....L	10,5	10		10
A1	5	5,2		
A2	5	5,6		
P/3.....L	12,6	12	12	12,6-12,5
A1	7,7	7	7,3	12
A2	9	8	8,5	
P/4.....L	13	13	13	13,8-13,2
A1	9	8,3	8,6	14
A2	9	9,2	9,1	
M/1.....L	15	16	15,5	16,1-16,7
A1	9,6	9	9,3	15
A2	10,8	10	10,4	
M/2.....L	17	18,6	17,8	19,9-19,9
A1	11	11	11	10,4
A2	11	11	11	11,6
M/3.....L	27	27	27	25,5-26
A1	11	10,7	10,8	11
A2	9,1	10	9,5	10,2
A3	7	6	6,5	8,2

Medidas como en tabla 1.

Abreviaturas como en tablas 3, 6 y 7.

P/2: Reducido, con protocónido como única cúspide bien desarrollada, ocupando el centro del trigónido. Paralófidio reducido y dirigido hacia delante, sólo muy ligeramente curvado lingualmente. Metacónido apenas indicado en la cara lingual del protocónido. Pequeña cresta en la parte posterior del protocónido. Talónido reducido, con bajo hipocónido en posición central, unido al protocónido por una cresta baja de dirección antero-posterior.

P/3: Posee todos los cónidos y estilidos. Paralófidio poco recurvado lingualmente, con parastilido uniéndose al cingulo. Metacónido menor que protocónido, en posición retrasada respecto a él, menos separado que en P/4. Talónido más corto y más bajo que el trigónido, con hipocónido en posición más labial que en P/2. Entocónido apenas diferenciado del cingulo postero-interno. Valle anterior reducido, más elevado que el posterior.

P/4: Algo molarizado:

- Paralófidio más curvado lingualmente que en los anteriores.
- Metacónido bien desarrollado, más alineado transversalmente con el protocónido y más alto que éste.
- Talónido más desarrollado, aunque el hipocónido sigue siendo más bajo que proto- y metacónido.
- Entocónido bien desarrollado, con hipolófidio bien extendido lingualmente.

El metalófidio está unido muy arriba con el metacónido, en posición lingual como en *Palaeotherium*. Valle anterior menor y elevado sobre el posterior. Cingulos en todos los premolares continuos, cortantes, ondulados y ascendentes en su porción anterior y posterior.

Molares inferiores: Marcado gradiente de desgaste e hipsodoncia. Lóbulos separados labialmente por surcos rectos bien marca-

dos, ligeramente inclinados hacia el lado lingual; lóbulos en vista oclusal angulosos, no redondeados (no tan angulosos como en *F. tetradactylum*). Esmalte en los valles internos muy delgado, contrastando con su grosor en el lado labial. El Metacónido es la cúspide más alta, sobresaliendo sobre el resto del diente, más desarrollado antero-posteriormente que el entocónido. Protolófidio-metalófidio unidos en la parte superior del metacónido (en M/3 se marca una ligera protuberancia en este punto de unión). Valles internos cortos, el anterior menor y elevado sobre el posterior, en V o U poco marcada. Hipolófidio en vista oclusal algo dirigido caudalmente. M/1-2 sin hipoconúlido. M/3 con hipoconúlido alto, bastante recto, apenas curvado distalmente. Cingulos externos continuos y cortantes, más o menos ondulados; cingulos internos continuos o interrumpidos a la altura del entocónido.

N.º 11.007: Fragmento de mandíbula con las dos ramas (lám. 3, fig. 2; tablas 8-9).

Morfología similar al holotipo. Se conserva un I/2 o I/3 izquierdo, ausente en la pieza tipo. Es proporcionalmente grande, con filo simple (está algo desgastado), sin cingulo externo; cingulo interno en V. A juzgar por el tamaño del alvéolo el canino debió ser reducido, aproximadamente como un incisivo.

Discusión: Hemos efectuado una comparación directa (tablas 8-9) con las piezas tipo de *F. tetradactylum* de Llamaquique (ver, para más detalles, Casanovas y Santafé, 1989). En la morfología mandibular, las semejanzas entre ambas especies son muy marcadas, diferenciándose *F. durensis* nov. sp. por:

- Diastema ligeramente más breve.
- Altura de la rama horizontal proporcionalmente mayor respecto a la serie yugal, debido a su menor hipsodoncia.

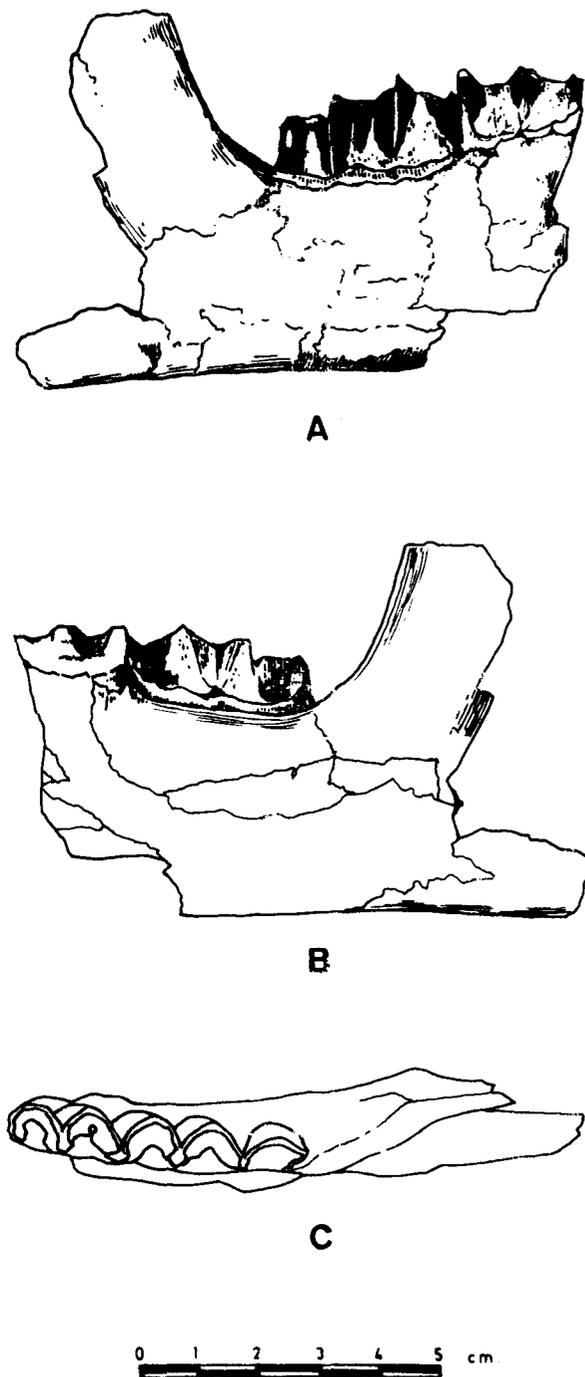


Fig. 6.—*Franzenium durensis* nov. sp.; fragmento de hemimandíbula derecha con M/2-3 (n.º 8.466); Caenes (sector suroccidental, Cuenca del Duero, Salamanca, España), Eoceno medio (MP16). a) Vista labial. b) Vista lingual. c) Vista oclusal.

En el resto de caracteres mandibulares se observa una gran coincidencia.

El tamaño relativamente grande del incisivo que se conserva en 11.007, así como el pequeño alveolo del canino, similar a los de los incisivos, coinciden también con *F. tetradactylum*. En cuanto a la dentición yugal, ambas especies se diferencian fundamentalmente por la gran hipsodoncia de *F. tetradactylum*, especialmente en los últimos molares; *F. durensis* nov. sp. ocupa en relación a este carácter una posición intermedia entre *Palaeotherium* y *F. tetradactylum*. Los premolares de este último son considerablemente más hipsodontos, a la vez que el segundo lóbulo está algo más reducido. Además paralófidio e hipolófidio se encuentran algo más extendidos lingualmente, y en P/4 el metacónido está más alineado transversalmente con el protocónido. Los molares son mucho más hipsodontos en la especie de Llamaquique, especialmente M/2-3. Además los lóbulos son en el lado externo claramente más angulosos (en *F. durensis* nov. sp. más redondeados) y los surcos de separación entre ellos más verticales.

En conclusión la peculiar morfología mandibular y la especial combinación de caracteres (hipsodoncia, premolares, conformación de los lóbulos de los premolares, diastema) no ofrecen duda de la asignación de las piezas de Mazaterón al género *Franzenium*. Por otra parte, la especie de Mazaterón representa un estadio más primitivo que la especie tipo, teniendo aquella:

- Diastema algo más breve.
- Menor hipsodoncia.
- Menor gradación de alturas en los molares.
- Premolares con talónido más desarrollado; en *Franzenium*, al contrario que en *Palaeotherium*, parece existir una tendencia a la reducción de los premolares, lo cual suele ir aparejado, como es el caso de *Plagiolophus*, con el desarrollo de los últimos molares.

En cuanto a la pieza n.º 8.466 (fragmento de hemimandíbula derecha con M/2-3; fig. 6; tablas 8-9) de Caenes, es asignable al género *Franzenium*. El borde anterior de la rama ascendente y la fosa mandibular son similares a *F. durensis* nov. sp. de Mazaterón. Por otro lado hay grandes coincidencias en talla y morfología, diferenciándose sólo por una hipsodoncia muy ligeramente menor e hipoconúlido de M/3 algo más bajo y ligeramente más extendido hacia atrás, todo ello en la pieza de Caenes.

Palaeotheriidae indet.

En tres de los yacimientos estudiados el material asignable a Palaeotheriidae es muy escaso, no permitiendo su determinación a nivel genérico.

CASASECA. Material: P/3 izquierdo (n.º 11.023). P/3 derecho (n.º 11.024).

Dimensiones: L = 22,4. A = 16.

Descripción: Bastante deteriorados. Talla grande, entre *Palaeotherium castrense* y *P. magnum*. Por la reducción del lóbulo anterior se trata de un premolar, probablemente P/3, con el paralófidio dirigido hacia delante, apenas curvado hacia el lado lingual. Talónido relativamente molarizado, con entocónido, pero más bajo que el trigónido. Proto- y metacónido poco separados, formando un gran cono anterior que es la parte más elevada del diente. Valle anterior muy reducido, el posterior más amplio. Cara labial bastante hipsodonta, de forma redondeada, con surco de separación entre los lóbulos anterior y posterior muy tenue, arqueada lingualmente y claramente más alta que la parte lingual. Metalófidio más bajo que el protolófidio, ascendiendo ambos lófidios a la par hasta la punta del metacónido. Hipolófidio bien desarrollado y extendido lingualmente, llegando al entocónido. Ausencia total de cíngulos.

Discusión: La morfología de los cónidos y lófidios corresponde a Palaeotheriidae, alejándose de los otros grupos de Equioidea. Por sus dimensiones sólo se asemeja a las especies de gran talla de *Palaeotherium*, *P. castrense* y *P. magnum*. *P. llamaquiquense* y *P. giganteum* nov. sp. son claramente mayores. Una serie de características impiden asociarlo con aquellas dos especies:

- Molarización menor.
- Tosquedad de la pared externa, estando menos delimitados los dos lóbulos.

- Hipsodoncia de la pared externa.
- Falta de la cresta posterior en el protocónido, presente en muchas especies de *Palaeotherium*.

Constituye, por el momento, el único documento de la presencia de Palaeotheriidae en el yacimiento de Casaseca; por lo demás no se ha determinado ningún Palaeotheriidae en los otros yacimientos considerados de la misma edad que Casaseca (El Viso-Sanzoles, Corrales, Jambrina; ver Cuesta 1991 y 1992b).

SAN MORALES. **Material:** M/2 izquierdo (n.º 8.550).

Dimensiones: L = 18,4. A = 17.

Descripción y discusión: Pieza de talla media, bastante usada. Modelo dentario típico de Palaeotheriidae. Contorno trapezoidal. Caras externas del ectolofio cóncavas antero-posteriormente y arqueadas lingualmente. Para- y metacono más altos que proto- e hipocono, este último reducido respecto al protocono. Estilos no muy fuertes. Cingulo interno delante del protocono y entre éste e hipocono. Foseta posterior profunda. Representa por el momento el único documento de la presencia de Palaeotheriidae en el yacimiento de San Morales.

MOLINO DEL PICO. **Material:** Fragmento de hemimandíbula izquierda con M/1 y parte de M/2, con alveolos anteriores (n.º 8.561).

Descripción: Rama horizontal baja, en comparación con la gran altura de los dientes; borde inferior convexo. Morales muy hipsodontos, con índice de hipsodancia superior al 100 %, a pesar del relativo desgaste.

M/1: Lóbulos bien separados en su cara labial, por un surco que se hace menos profundo hacia su base. Valles internos poco desarrollados, apareciendo tan sólo como ligeras cavidades verticales; el anterior es menor y con el fondo más elevado. Paralófidio poco desarrollado transversalmente, alto y cortante en su borde lingual. Metacónido aplanado en la cara lingual. Esmalte en el lado lingual débil. Cingulos continuos, cortantes, el externo elevándose en los lados anterior y posterior; el interno se encuentra bastante elevado sobre la base de la corona, ascendiendo algo sobre el metacónido; el cingulo está engrosado en los ángulos externos e internos.

M/2: Muy deteriorado en el lóbulo posterior. Similar a M/1 pero mayor y más alto (está menos usado). La unión protolófidio-metalófidio es de tipo «Palaeotherium», ascendiendo ambos a la par a la punta del metacónido.

Discusión: La morfología de los molares corresponde a las características de Palaeotheriidae: unión protolófidio-metalófidio, debilidad del esmalte en la cara lingual, desarrollo de los valles internos. La acusada hipsodancia lo diferencia de las especies europeas de *Palaeotherium*. Por su parte *Franzenium* es de talla mucho menor, mientras que *Palaeotherium giganteum* nov. sp. de Mazaterón es claramente mayor y la rama horizontal de la mandíbula es proporcionalmente más alta; no obstante ambos se asemejan por la elevada hipsodancia (mayor en la pieza de Molino del Pico), reducción de los valles internos y gran desarrollo de los cingulos que se refuerzan en los ángulos. Por la talla es comparable a *C. casanovasae* nov. sp., del cual, por el momento, se desconoce la dentición inferior.

Biogeografía

Desde un punto de vista biogeográfico hay que destacar en Mazaterón el marcado endemismo de los Paleotéridos y de los Perisodáctilos en conjunto (Cuesta, 1991, 1992b), con tres géneros (*Cantabrotherium*, *Franzenium* y *Paranchilophus*) sólo conocidos en Llamaquique, localidad tipo de todos ellos, y Huérmeces del Cerro (*Cantabrotherium*), y en la Cuenca del Duero, en Caenes (*Franzenium* y *Paranchilophus*). Según esto, una parte de la Península Ibérica, que incluiría los yacimientos citados, está ne-

tamente diferenciada, tanto de Europa occidental como de los yacimientos subpirenaicos (como Roc de Santa y Sossís). Igualmente, en Primates (Moya y Köhler, 1992) y Roedores (Peláez-Campomanes, 1992) se han determinado diferencias muy claras con el resto de Europa, tanto a nivel genérico como específico. La hipsodancia generalizada tanto en Roedores como en Perisodáctilos es indicativa de unas condiciones ecológicas muy especiales. Por otra parte se ha aducido la existencia de alguna barrera geográfica (posible insularidad) para explicar el marcado endemismo de la zona (Casanovas y Santafé, 1991; Cuesta, 1991, 1992b).

Conclusiones

El estudio del material fósil recientemente recolectado en varios yacimientos del Paleógeno de la Cuenca del Duero ha permitido establecer la presencia de Palaeotheriidae en cinco yacimientos, enriqueciendo notablemente el conocimiento del grupo en esta zona. En base al estudio de conjunto de las faunas de Vertebrados y particularmente de las asociaciones de Perisodáctilos, la edad de estos yacimientos se determina como sigue: Eoceno medio, parte media: Casaseca (MP13-14); Eoceno medio, parte superior: Caenes y San Morales (MP16); Eoceno medio-superior: Mazaterón (MP16-17), y Eoceno superior-Oligoceno: Molino del Pico (fig. 2).

De estos yacimientos, sólo el de Mazaterón (subcuenca de Almazán) ha proporcionado un material abundante perteneciente a tres géneros, *Palaeotherium*, *Cantabrotherium* y *Franzenium*, que son descritos por primera vez en la Cuenca del Duero; a partir de este material se han establecido tres nuevas especies: *Palaeotherium giganteum* nov. sp., *Cantabrotherium casanovasae* nov. sp. y *Franzenium durense* nov. sp. Estas nuevas formas, muy particulares dentro de la familia, tienen en común el primitivismo en numerosos caracteres, especialmente en los premolares, combinado con una marcada hipsodancia, carácter derivado en Palaeotheriidae, y tienen poca relación con los Paleotéridos del resto de Europa y, dentro de la Península, con los del área subpirenaica; debemos destacar, por tanto, el marcado endemismo de estas formas, el cual es extensible a otros mamíferos, así como el hecho de que tal combinación de características primitivas y derivadas es desconocida en las formas europeas. Tan sólo se conoce una fauna similar en Llamaquique (Eoceno superior, Oviedo), donde fueron definidos los géneros *Cantabrotherium* y *Franzenium* (Casanovas y Santafé, 1987, 1989) y donde existe un *Palaeotherium* de gran talla (*P. llamaquiquense*; Casanovas y Santafé, 1991), comparable a *P. giganteum* nov. sp. Los esta-

díos más primitivos de *Cantabrotherium* y *Franzenium* de Mazaterón con respecto a los de la localidad tipo indican que aquél es algo más antiguo. Aparte de estos dos yacimientos, el género *Cantabrotherium* se conoce en Huérmeces del Cerro (Eoceno superior, Guadalajara; Casanovas y Santafé, 1987) y *Franzenium* en Caenes.

En el resto de los yacimientos los Paleotéridos están representados por muy escaso material.

En Casaseca, sólo se han encontrado dos premoles inferiores de talla grande, primitivos, aunque hipsodontos (Palaeoetheriidae indet.).

En Caenes y San Morales los Paleotéridos sólo están representados por un fragmento de hemimandíbula de *Franzenium durensis* nov. sp. en el primero, y un molar superior indeterminable en el segundo.

En Molino del Pico los Perisodáctilos son muy mal conocidos, y Palaeoetheriidae está sólo representado por escaso material de talla grande y gran hipsodancia.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Emiliano Jiménez, gracias a cuyo impulso y tesón durante muchos años, el Paleógeno castellano-leonés y sus faunas de vertebrados han empezado a conocerse en profundidad.

A los Dres. 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 Dres. María Lourdes Casanovas y José Vicente Santafé-Llopis, del Museo Provincial de Paleontología «Miguel Crusafont» de Sabadell (Barcelona), cuya ayuda y colaboración han sido esenciales para el desarrollo de este trabajo.

A las siguientes personas e instituciones extranjeras: Museum National d'Histoire Naturelle, París: L. Ginsburg, F. de Broin, Monsieur Moulin.

Naturhistorisches Museum, Basel: B. Engesser, J. Hürtzeler, 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 Angel 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 (Iberduero) 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 París y Basilea.

Referencias

- Alonso Gavilán, G. (1981). Estratigrafía y Sedimentología del Paleógeno del borde SO de la Cuenca del Duero (provincia de Salamanca). *Tesis doctoral*, Fac. Ciencias, Univ. Salamanca, 435 págs. (inédita).
- Armenteros, I., Dabrio, C. J., Guisado, R. y Sánchez de Vega, A. (1989). Megasecuencias sedimentarias del Terciario del borde oriental de la cuenca de Almazán (Soria-Zaragoza). *Studia Geol. Salmanticensis*, vol. esp., 5, 107-127.
- Brunet, M. y Jehenne, Y. (1989). Révision des genres *Plagiolophus* Pomel, 1847 y *Paloplotherium* Owen, 1848, Mammalia, Palaeoetheriidae, du Paléogène d'Europe; intérêt biochronologique. *Ann. Pal. (vert. invert.)*, 75(1), 23-52.
- Casanovas-Cladellas, M. L., Jiménez, E., Martín Closas, C., Moya, S., Santafé, J. V. y Truyols, J. (1992). Consideraciones sobre la edad del yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España). In *El yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España)*, Casanovas, Santafé y Truyols (coords.), *Bol. C. Nat.*, IDEA.
- Casanovas-Cladellas, M. L. y Santafé-Llopis, J. V. (1987). *Cantabrotherium truyolsi* nov. gen. nov. sp. (Palaeoetheriidae, Perissodactyla) un exemple d'endémisme dans le Paléogène ibérique. *Münchner Geowiss. Abh. A*, 10, 243-252.
- Casanovas-Cladellas, M. L. y Santafé-Llopis, J. V. (1989). Dos nuevos Paleotéridos (Perissodactyla, Mammalia) del yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo). *Trab. Geol.*, 18, 37-52.
- Casanovas-Cladellas, M. L. y Santafé-Llopis, J. V. (1992). Los Paleotéridos (Perissodactyla, Mammalia) de Llamaquique (Oviedo, España). In *El yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España)*, Casanovas, Santafé y Truyols (coords.), *Bol. C. Nat.*, IDEA, 41, 101-188.
- Corrochano, A. (1974). Características de la sedimentación del Paleógeno de los alrededores de Salamanca. *Studia Geol. Salmanticensis*, 7, 7-39.
- Corrochano, A. (1977). Estratigrafía y sedimentología del Paleógeno de la provincia de Zamora. *Tesis Doctoral* Dpto. Estratigrafía, Univ. Salamanca, 336 págs. (inédita).
- Corrochano, A. (1982). El Paleógeno del borde occidental de la Cuenca del Duero (Provincia de Zamora). Primera Reunión Geol. Cuenca del Duero (Salamanca, 1979), *Tem. Geol. Min.*, 6(2), 687-697.
- Corrochano, A. y Carballeira, A. (1983). Las depresiones del borde suroccidental de la Cuenca del Duero. In *Libro Jubilar J. M. Ríos. Geología de España*, IGME, 2, 513-521.
- Crusafont-Pairo, M. y Truyols, J. (1957). Algunas precisiones sobre la edad y extensión del Paleógeno de las provincias de Salamanca y Zamora. *Cur. Conf. Inst. Lucas Mallada*, 4, 83-85.
- Cuesta, M. A. (1988). Perisodáctilos del Eoceno de la Cuenca del Duero. *IV Jornadas de Paleontología. Resúmenes de las comunicaciones*. Salamanca, 1988, 34.
- Cuesta, M. A. (1991). Perisodáctilos del Eoceno de la Cuenca del Duero. *Tesis Doctoral*, Fac. Biología, Univ. Salamanca, 2 vols., 332 págs. (inédita).
- Cuesta, M. A. (1992a). Creodontos del Paleógeno de Castilla y León. In *Vertebrados fósiles de Castilla y León*, E. Jiménez (coord.), Museo de Salamanca, 101-104.
- Cuesta, M. A. (1992b). Perisodáctilos del Paleógeno de

- Castilla y León. In *Vertebrados fósiles de Castilla y León*, E. Jiménez (coord.), Museo de Salamanca, 111-120.
- De la Peña, A. (1992). Peces del Paleógeno de Castilla y León. In *Vertebrados fósiles de Castilla y León*, E. Jiménez (coord.), Museo de Salamanca, 43-45.
- Del Prado, J. M. (1986). Morfología del caparazón en los quelonios fósiles de la Familia Pelomedusidae del Eoceno Inferior de Casaseca de Campeán (Zamora). *Tesis de Licenciatura*, Fac. Biología, Univ. Salamanca, 150 págs. (inérita).
- Franzen, J. L. (1968). Revisión der Gattung Palaeotherium Cuvier, 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia). *Inaugural Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Naturwissenschaftlich mathematischen Fakultät der Albert-Ludwigs Universität zu Freiburg*, 2 vols., 181 págs.
- Franzen, J. L. (1972). *Pseudopalaeotherium longirostratum* n.g., n. sp. (Perissodactyla, Mammalia) aus dem untertampischen Kalkmergel von Ronzon (Frankreich). *Senckenbergiana lethaea*, 53(5), 315-331.
- Gaudant, J. (1984). Sur la presence de «Percichthyinae» (Poissons, Téléostéens) dans l'Eocène Moyen du Bassin du Duero (Province de Zamora, Espagne). *Act. Geol. Hisp.*, 19(2), 139-142.
- Gil, S. (1992). Yacimientos de Vertebrados paleógenos de Castilla y León. In *Vertebrados fósiles de Castilla y León*, E. Jiménez (coord.), Museo de Salamanca, 27-37.
- Guisado, R., Armenteros, I. y Dabrio, C. J. (1988). Sedimentación continental paleógena entre Almazul y Deza (Cuenca de Almazul Oriental, Soria). *Studia Geol. Salmanticensia*, 25, 67-86.
- Hernández-Pacheco, E. (1915). Estratigrafía y Paleontología del Mioceno de Palencia. *Com. Invest. Paleont. y Prehist.*, 5, 295 págs.
- Hooker, J. J. (1986). Bartonian Mammals (middle/late Eocene) of the Hampshire Basin, southern England. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist.*, 39(4), 1-478.
- Jiménez, E. (1968). *Stereogenys salmanticensis* nov. sp., quelonio eocénico del Valle del Duero. *Est. Geol.*, 24, 191-203.
- Jiménez, E. (1970). Estratigrafía y Paleontología del borde suroccidental de la Cuenca del Duero. *Tesis Doctoral*, Univ. Salamanca, 323 págs. (inérita).
- Jiménez, E. (1971a). 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. (1971b). Primer *Pseudotrionyx* español: *Allaeochelys casasecai* nov. sp., del Luteciense de Corrales (Zamora). *Est. Geol.*, 27, 152-166.
- Jiménez, E. (1972). El Paleógeno del borde SW de la Cuenca del Duero. I: Los escarpes del Tormes. *Studia Geol.*, 3, 67-110.
- Jiménez, E. (1973). El Paleógeno del borde SW de la Cuenca del Duero. II: La falla de Alba-Villoria y sus implicaciones estratigráficas y morfológicas. *Studia Geol.*, 5, 107-136.
- Jiménez, E. (1974). Iniciación al estudio de la climatología del Paleógeno de la Cuenca del Duero y su posible relación con el resto de la Península Ibérica. *Bol. Geol. Min.*, 85(5), 518-524.
- Jiménez, E. (1975a). *Duerochelys arribasi* nov. gen., nov. sp., Pelomedusidae du Bassin du Duero (Espagne). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 17(7), 410-415.
- Jiménez, E. (1975b). Presencia de una fase de fracturación y de una discordancia preluteciense en el Paleógeno de Salamanca. *Est. Geol.*, 31, 615-624.
- Jiménez, E. (1977). Sinopsis sobre los yacimientos fosilíferos paleógenos de la provincia de Zamora. *Bol. Geol. Min.*, 88(5), 357-364.
- Jiménez, E. (1978). Crocodylia. En Meléndez, B.: *Paleontología*, vol. 2, Ed. Paraninfo, 1.ª ed., Madrid, 279-289.
- Jiménez, E. (1982). Ensayo de biozonación del Paleógeno de la Cuenca del Duero. *Studia Geol. Salmanticensia*, 17, 125-127.
- Jiménez, E. (1983a). El Paleógeno de la Cuenca del Duero. In *Libro Jubilar de J. M. Ríos, Geología de España*, IGME, 2, 489-494.
- Jiménez, E. (1983b). Algunos restos de cráneos de cocodrilo del paleógeno de Salamanca. *Studia Geol. Salmanticensia*, 19, 77-100.
- Jiménez, E. (1984). Quelonios fósiles de Salamanca. *Caja de Ahorros y Monte de Piedad de Salamanca*, serie monográfica, 1, 205 págs.
- Jiménez, E. (1986). Redescubrimiento de unos fósiles hallados por J. Royo Gómez en Corrales (Zamora) en 1922. *Studia Geol. Salmanticensia*, 22, 61-70.
- Jiménez, E. (1992a). Las dataciones del Paleógeno de Castilla y León. In *Vertebrados fósiles de Castilla y León*, E. Jiménez (coord.), Museo de Salamanca, 39-41.
- Jiménez, E. (1992b). Quelonios fósiles de Castilla y León. In *Vertebrados fósiles de Castilla y León*, E. Jiménez (coord.), Museo de Salamanca, 71-100.
- Jiménez, E., Corrochano, A. y Alonso Gavilán, G. (1983). El Paleógeno de la Cuenca del Duero. In *Libro Jubilar de J. M. Ríos, Geología de España*, IGME, 2, 489-494.
- Jiménez, E., Cuesta, M. A., Martín, S., Mulas, E., Pérez, E. y Jiménez, S. (1989). Primera nota sobre los vertebrados del Eoceno Superior de Mazaterón y Deza (Soria). *Studia Geol. Salmanticensia*, vol. esp., 5, 129-133.
- Jiménez, E. y Jambrina, C. (1984). Sobre los Pelomedúsidos fósiles hallados en Babilafuente (Salamanca). *Salamanca (Revista Provincial Estudios)*, 13, 119-129.
- Jiménez, E., Martín, S., Fincias, B., Del Prado, J. y Mulas, E. (1987). La herpetofauna paleógena de la Cuenca del Duero: Distribución cronoestratigráfica y consideraciones paleoecológicas. *I Congreso sudamericano de Herpetología*. Tucumán, Argentina, 23-24.
- López, N. (1982). «Paleontología» de la hoja 479 (Peñaranda de Bracamonte). Mapa Geol. España, 1:50.000, IGME.
- Martín de Jesús, S. (1986). Los Crocodylia del Paleógeno del borde suroccidental de la Cuenca del Duero. *Tesis de Licenciatura*. Fac. Ciencias, Univ. Salamanca, 105 págs. (inérita).
- Martín de Jesús, S., Jiménez, E., Fincias, B., Del Prado, J. M. y Mulas, E. (1987). Los Crocodylia del Eoceno y Oligoceno de la Cuenca del Duero. Dientes y Osteodermos. *Rev. Esp. Paleont.*, 2, 95-108.
- Miquel, M. (1906). Restos fósiles de vertebrados encontrados en San Morales (Salamanca). *Bol. Real. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 6, 352-357.
- Moyà-Solà, S. y Köhler, M. (1992). Primates del Paleógeno de Castilla y León: Una introducción. In *Vertebrados fósiles en Castilla y León*, E. Jiménez (coord.), Museo de Salamanca, 121-125.
- Mulas, E., Martín de Jesús, S. y Jiménez, E. (1988). Sobre la herpetofauna paleógena de algunos yacimientos al Norte del Duero (Zamora). *Studia Geol. Salmanticensia*, 25, 181-185.

- Ortega, F. J. (1990). Descripción anatómica de fragmentos craneales y mandibulares de *Diplocynodon* POMEL, 1847 (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleógeno de la Cuenca del Duero. Discusión sistemática. *Tesis de Licenciatura*, Fac. Biología, Univ. Salamanca, 161 págs. (inérita).
- Ortega, F. J. y Buscalioni, A. D. (1992). Cocodrilos fósiles de Castilla y León. In *Vertebrados fósiles de Castilla y León*, E. Jiménez (coord.), Museo de Salamanca, 59-70.
- Peláez-Campomanes, P. (1992). Los roedores del Paleógeno de Castilla y León. In *Vertebrados fósiles de Castilla y León*, E. Jiménez (coord.), Museo de Salamanca, 105-109.
- Peláez-Campomanes, P., De la Peña, A. y López, N. (1989). Primeras faunas de micromamíferos del Paleógeno de la Cuenca del Duero. *Studia Geol. Salmanticensis*, vol. esp., 5, 135-157.
- Portero, J. M., Olmo, P., Ramírez, J. y Vargas, I. (1982). Síntesis del Terciario continental de la Cuenca del Duero. 1.ª Reunión Geol. Cuenca del Duero (Salamanca, 1979), *Tem. Geol. Min.*, 6(1), 11-40.
- Román, M. F. y Royo Gómez, J. (1922). Sur l'existence des mammifères lutétiens dans le bassin du Douro (Espagne). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 175, 1221-1223.
- Román, M. F. (1923). Algunos dientes de Lofiodontidos descubiertos en España. *Mem. Com. Inv. Paleont. Prehist.*, 33, 1-22.
- Savage, D. E., Russell, E. D. y Louis, P. (1965). European Eocene Equidae (Perissodactyle). *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, 94 págs.
- Schmidt-Kittler, N. (ed.) (1987). International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene. Mainz, *Münchener Geowiss. Abh.*, A(10), 7-311.
- Vilanova, J. (1873). Noticias de Vertebrados hallados en Sanzoles (Zamora). *Act. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 2, 41, 42, 47 y 52.

Recibido el 18 de febrero de 1993
Aceptado el 24 de marzo de 1993