

LOS PLAGIOLOPHINAE (REMY, 1976) NUEVO RANGO (PERISSODACTYLA, MAMMALIA) DEL EOCENO DE LA CUENCA DEL DUERO (CASTILLA Y LEON, ESPAÑA)

M. A. Cuesta Ruiz-Colmenares *

RESUMEN

El estudio de los Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango (Perissodactyla, Mammalia) del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y León, España) ha permitido identificar dos nuevas especies: *Plagiolophus casasecaensis* nov. sp. del yacimiento de Casaseca (Eoceno medio, parte media, MP 13-14, provincia de Zamora) caracterizada por un marcado primitivismo, y *Plagiolophus mazateronensis* nov. sp., del yacimiento de Mazaterón (Eoceno medio-superior, MP 16-17, subcuenca de Almazán, provincia de Soria) y de Caenes (Eoceno medio, parte superior, MP 16, provincia de Salamanca), caracterizada por una peculiar combinación de caracteres primitivos y evolucionados, desconocida en el resto de especies del género.

Otras formas escasamente documentadas atribuibles al género *Plagiolophus* están presentes en Jambrina y El Viso-Sanzoles (MP 13-14, provincia de Zamora), San Morales (MP 16, provincia de Salamanca), Mazaterón, Deza (Eoceno superior, provincia de Soria) y Molino del Pico (Eoceno superior-Oligoceno, provincia de Zamora).

En Mazaterón se ha determinado el género *Leptolophus*, anteriormente sólo conocido en algunos yacimientos franceses. Biogeográficamente las formas descritas muestran una clara independencia respecto a Europa occidental y área subpirenaica.

Palabras clave: *Plagiolophinae*, *Perissodactyla*, *Eoceno*, *Cuenca del Duero*, *España*.

ABSTRACT

The systematic study of the Plagiolophinae (Remy, 1976) nov. rank (Perissodactyla, Mammalia) from the Eocene of the Duero Basin (Castilla y León, Spain) has permitted the identification of two new species: *Plagiolophus casasecaensis* nov. sp. of the Casaseca site (middle Eocene, MP 13-14, Zamora province) that is a very primitive species; and *Plagiolophus mazateronensis* nov. sp. of the Mazaterón (middle-upper Eocene, MP 16-17, Almazán subbasin, Soria province) and Caenes sites (middle Eocene, MP 16, Salamanca province) which are described by a special combination of primitive and derivative characteristics unknown in other species of the genus. Other forms poorly documented and attributable to genus *Plagiolophus* occur in Jambrina and El Viso-Sanzoles (MP 13-14, Zamora province), San Morales (MP 16, Salamanca province), Deza (upper Eocene, Soria province), Molino del Pico (upper Eocene-Oligocene, Zamora province), and Mazaterón.

The genus *Leptolophus* that has been determined in Mazaterón, had only been known before in some French localities.

This Plagiolophinae assemblage is clearly biogeographically different from the already known findings in occidental Europe and subpirenaic area.

Key words: *Plagiolophinae*, *Perissodactyla*, *Eocene*, *Duero Basin*, *Spain*.

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

Introducción

El descubrimiento de nuevas localidades fosilíferas con mamíferos paleógenos en la Cuenca del Duero, y su excavación en los últimos años, junto a la de los yacimientos clásicos (Miquel, 1906; Hernández-Pacheco, 1915; Román y Rojo, 1922; Román, 1923; Crusafont y Truyols, 1957) ha proporcionado una importante colección de Perisodáctilos, que ha sido objeto de una Tesis doctoral por parte de Cuesta (1991).

En el presente trabajo estudiamos los fósiles pertenecientes a la subfamilia Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango, que está representada en la Cuenca del Duero en 8 de los 9 yacimientos con Perisodáctilos (Cuesta, 1991 y 1992b).

Los yacimientos se sitúan en dos afloramientos paleógenos independientes, suroccidental y subcuenca de Almazán (fig. 1). En el primero se localizan los yacimientos de Casaseca, Jambrina y Molino del Pico (provincia de Zamora) y los de Caenes y San Morales (provincia de Salamanca). En la subcuenca de Almazán, en el borde oriental de la Cuenca del Duero, se encuentran los yacimientos de Mazaterón y Deza (provincia de Soria); para más información geológica y referencias bibliográficas: Portero *et al.*, 1982; Jiménez, 1983; Jiménez *et al.*, 1983; Corrochano y Carballeira, 1983; Alonso-Gavilán, 1981; Guisado *et al.*, 1988, y Armenteros *et al.*, 1989. Información completa y actualizada sobre localización geográfica y geológica de los yacimientos paleógenos de la Cuenca del Duero puede encontrarse en Gil (1992).

La posición estratigráfica de los yacimientos paleógenos con mamíferos (fig. 2) se ha realizado recientemente en base fundamentalmente al estudio de los Perisodáctilos (Cuesta, 1991 y 1992b), y comprende el Eoceno medio, partes media y superior, posiblemente la parte inferior del Eoceno superior, y el límite Eoceno superior-Oligoceno; para una revisión de las distintas dataciones en la zona ver Jiménez (1992a).

Las faunas encontradas en los yacimientos paleógenos de la Cuenca del Duero se caracterizan por la abundancia de restos de quelonios y cocodrilos, siendo también frecuentes los peces (información reciente y bibliografía sobre tales grupos de vertebrados en: Cuesta, 1993b; De la Peña, 1992; Jiménez, 1992b, y Ortega y Buscalioni, 1992. Los mamíferos, normalmente menos abundantes que los reptiles, están representados por Perisodáctilos como grupo dominante, con Equoidea (Palaeotheriidae, Pachynolophidae) y Lophiodontidae (Cuesta, 1988, 1991, 1992b, 1993 y 1994; Cuesta *et al.*, 1993; Jiménez *et al.*, 1989 y 1994), Artiodáctilos (Cuesta, 1992c y 1993); Roedores (López, 1982; Peláez-Campomanes, 1992; Peláez-Campomanes *et al.*, 1989), Primates (Moyà y Köhler, 1992), Creodontos (Cuesta, 1992a), Lipotiflos y Marsupiales (Peláez-Campomanes *et al.*, 1989).

Paleontología sistemática

Orden Perissodactyla Owen, 1848
Superfamilia Equoidea Gray, 1821

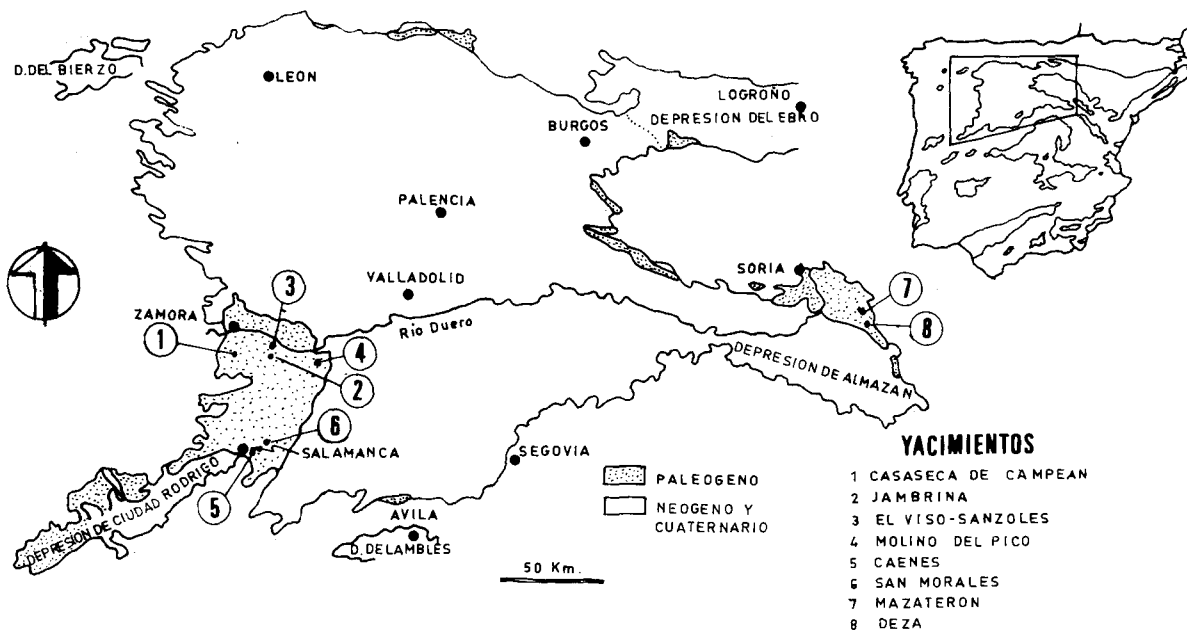


Fig. 1.—Localización geográfica de los yacimientos con Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango en la Cuenca del Duero.

		NIVEL DE REFERENCIA	CUENCA DEL DUERO	
E O C E N O	SUPERIOR	MP 20 S1. CAPRAISE	MOLINO DEL PICÓ	
		MP 19 ESCAMPS		
		MP 18 LA DEBRUGE		
		MP 17 FONS 4		
	MEDIO	RHENANIENSE	MP 16 ROBIAC	BABLAFUENTE CAENS S. NOVALES MAZATERON DEZA
			MP 15 LA LIVINIÈRE 2	
			MP 14 EGERKINGEN	
		NEUSTRIENSE	MP 13 GEISELTAL OMK	CASASECA JAMBRINA CORRALES EL VISO SANZOLES
			MP 12 GEISELTAL UMK	
			MP 11 GEISELTAL UK	
	INFERIOR	NEUSTRIENSE	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); * yacimientos con Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango.

Familia Pachynolophidae¹ Pavlow, 1888 nov. sen. fam.

Género tipo: *Pachynolophus* POMEL, 1847.

Géneros incluidos: *Propachynolophus* (Lemoine, 1891); *Anchilophus* Gervais, 1852; *Paranchilophus* Casanovas y Santafé, 1989; *Lophiotherium* Gervais, 1849; *Propalaeotherium* Gervais, 1849; *Paraplagiolophus* Depéret, 1917; *Plagiolophus* Pomel, 1847, y *Leptolophus* Remy, 1965.

Distribución: Parte superior del Eoceno inferior (MP 10) a Estampiense (MP 24), Europa y Asia (en ésta sólo *Propalaeotherium sinense*; ver Zdansky, 1930).

Diagnosis (nueva): Equoidea de talla pequeña a media. Fórmula dentaria 3/3 1/1 4-3/4-3 3/3. Diastema postcanino relativamente breve a muy largo. Dientes yugales superiores braquidontos a semihipsodontos, a veces hipsodontos, de sublofodontos a muy lofodontos. Cónulos intermediarios (para y metacónulo) de fuertes a débiles. Lofos linguales siempre bien desarrollados, altos y largos. Premolares de no molarizados a con molarización variable. P2-4/ con o sin mesostilo. Molares superiores con o sin mesostilo; paracono normalmente más alto que el metacono; hipocono más alto que protocono en M1-2/, aproximadamente igual en M3/, no reducido respecto al protocono. Diferencia de alturas no muy marcada entre los conos labiales (para y metacono) y los linguales (proto e hipocono). Curvatura lingual de la pared externa no muy marcada. Dientes inferiores de braquilofoodontos a muy lofodontos, selenofoodontos. Molares inferiores con metastílido individualizado o no. Hipoconúlido en M/1-2 generalmente presente, faltando a veces. Fuerte hipoconúlido en M/3, con cresta anterior dirigida al hipocónido, medio del hipolófidio o entocónido. Con o sin capa de cemento coronario. Autopodio relativamente esbelto a muy esbelto; en cuanto conocidos, mano tetradáctila o tridáctila, pie tridáctilo.

Subfamilia Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango

Género tipo: *Plagiolophus* Pomel, 1847.

Géneros incluidos: *Paraplagiolophus* Depéret, 1917 y *Leptolophus* Remy, 1965.

Edad: Parte media del Eoceno medio (MP 13) a Estampiense inferior (MP 24).

Distribución: Europa.

Diagnosis: Pachynolophidae de talla pequeña a mediana. Incisura naso-maxilar poco profunda; maxilar interviniendo o no en el encuadre de la incisura. Foramen suborbitario variable, desde sobre P3/ hasta sobre M2/. Diastema postcanino de relativamente breve a muy largo. Fórmula dentaria ² 3/3 1/1 4-3/4-3 3/3, con P1/1 (considerado con frecuencia como D1/1) presente en las formas arcaicas, no persistente en las evolucionadas. Dentición lofodonta a muy lofodonta, de ligeramente hipsodonta a muy hipsodonta; serie yugal heterodonta, normalmente con marcada gradación de delante a atrás en hipsodoncia y tamaño. Segmento premolar con tendencia

¹ El contenido de la familia Pachynolophidae y de la superfamilia Equoidea se discute en el apartado de Relaciones Filogenéticas de los Plagiolophinae (REMY, 1976) nuevo rango.

² Para la nomenclatura de los elementos dentarios ver SAVAGE et al. (1965); se emplea el término paracónulo en lugar de protocónulo, habiéndose generalizado en los últimos trabajos el uso del primero.

a la reducción y premolares con escasa o nula tendencia a la molarización; P3/ con dos conos externos más o menos fusionados o con un solo cono externo. P4/ con pequeño hipocono o sin él. Molares superiores con mesostilo y metalofo unido al ectolofo en formas primitivas a la altura del mesostilo, tendiendo a unirse en especies avanzadas delante del mesostilo, y bastante abajo. Dientes yugales inferiores con metastilido más o menos individualizado.

Tendencias filéticas a la lofodondia, oblicuidad, de los lofos linguales en molares superiores (sobre todo el metalofo), hipsodondia, gradación de alturas y superficies y recubrimiento de cemento.

Diagnosis diferencial: Pachynolophinae: *Propachynolophus* (parte), *Pachynolophus*, *Anchilophus* y *Paranchilophus*, carecen de mesostilos en los molares superiores.

Propachynolophus, *Propalaeotherium*, *Lophiotherium* son más braquidontos y bunodontos.

Palaeotheriidae (*Palaeotherium*, *Pseudopalaeotherium*, *Cantabrotherium*, *Franzenium*): Dientes yugales superiores con cónulos intermediarios bien marcados, en Palaeotheriidae prácticamente indistinguibles; escasa diferencia de altura entre conos externos e internos, muy acusada en Palaeotheriidae.

Molares superiores con lofos linguales largos y altos, en Palaeotheriidae más cortos y bajos; hipocono de tamaño y altura semejante al protocono, en Palaeotheriidae considerablemente reducido; ectolofo con escasa curvatura lingual, muy arqueado lingualmente en Palaeotheriidae; caras externas del ectolofo aplanadas mesio-distalmente, cóncavas en Palaeotheriidae.

En los dientes yugales inferiores protolófidio y metalófidio no soldados en su punto de unión, uniéndose la rama anterior de la segunda hacia el lado interno e inferior de la rama posterior de la primera, detrás del metacónido (unión plagiolofoide); en Palaeotheriidae ambos lófidios ascienden a la par. M/1-2 con pequeño hipoconúlido, ausente en Palaeotheriidae. Capa de esmalte de las caras lingual y labial de los molares inferiores de grosor similar, en Palaeotheriidae mucho más delgada la lingual.

Género *Plagiolophus* Pomel, 1847

Especie tipo: *Plagiolophus minor* (Cuvier), 1804.

Especies incluidas (según Hooker, 1986 y Brunet y Jehenne, 1989): *P. cartieri* Stehlin, 1904b; *P. cartailhaci* Stehlin, 1904a; *P. annectens* (Owen), 1848; *P. fraasi* (Meyer), 1852; *P. javali* (Filhol), 1877; *P. curtisi* Hooker, 1986; *P. majus* Brunet y Jehenne, 1989; *P. ovinus* (Aymard), 1846; *P. ministri* Brunet y Jehenne, 1989; *P. casasecaensis* nov. sp.; *P. mazonensis*, nov. sp.

Edad: Parte media del Eoceno medio (MP 13) a Estampiense (MP 24).

Distribución: Europa.

Diagnosis (basada en Hooker, 1986, pág. 353, con modificaciones): Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango de talla pequeña a mediana (longitud del cráneo 150-300). Incisura nasal variando en profundidad de P1/ a M1/, con borde inferior formado por premaxilar y maxilar. Diastema postcanino de medianamente corto a medianamente largo (índice diastemático, superior: 15-26 %; inferior: 29-36 %). Fórmula dentaria 3/3 1/1 3-4/3-4 3/3, con P1/1 persistente o ausente. Dientes yugales con o sin capa de cemento; alto porcentaje de dentina pericanalicular, semihipsodontos (a veces bastante hipsodontos). P4/ con para y metacono, con o sin alargado metalofo e hipocono normalmente ausente o muy reducido, con o sin mesostilo. P3/ con o sin metacono y sin hipocono (a veces muy rudimentario), con mesostilo débil o ausente. Molares superiores con metalofo alto y oblicuo, acentuándose la oblicuidad de M1/ a M3/; el punto de unión con el ectolofo a la altura del mesostilo o en posición más anterior. Mesostilo doblado hacia delante. P/4 con o sin pequeño entocónido y con alto hipocónido. P/3 con o sin hipocónido y sin entocónido. Cíngulos internos normalmente ausentes en los dientes yugales inferiores. Valle anterior profundo. Tróclea del astrágalo relativamente oblicua, con crestas formando un ángulo de 75° con la faceta para el navicular.

Diagnosis diferencial: *Leptolophus* tiene mayores lofodondia y heterodondia, dientes yugales superiores e inferiores de forma trapezoidal en vista lateral, paraconulo menos individualizado, premolares más reducidos (P1 falta siempre), molares superiores con lofos más estrechos, alargados y oblicuos, conos externos de P4/ con tendencia a fusionarse.

Paraplagiolophus tiene dientes yugales algo menos lofodontos, anchos, más desarrollados transversalmente, serie premolar menos reducida, molares superiores con lofos linguales dispuestos más transversalmente y costillas de para y metacono bien marcadas en la pared externa.

Plagiolophus casasecaensis nov. sp. (fig. 3, lám. 3, tabla 1)

Sinonimia: 1992b *Plagiolophus* nov. sp. 1 Cuesta, págs. 112 y 114, figs. 2 y 10.

Derivatio nominis: De su yacimiento de origen (Casaseca de Campeán, provincia de Zamora).

Edad: Parte media del Eoceno medio, MP 13 ó 14 (fig. 2).

Distribución: Especie sólo conocida en la localidad tipo.

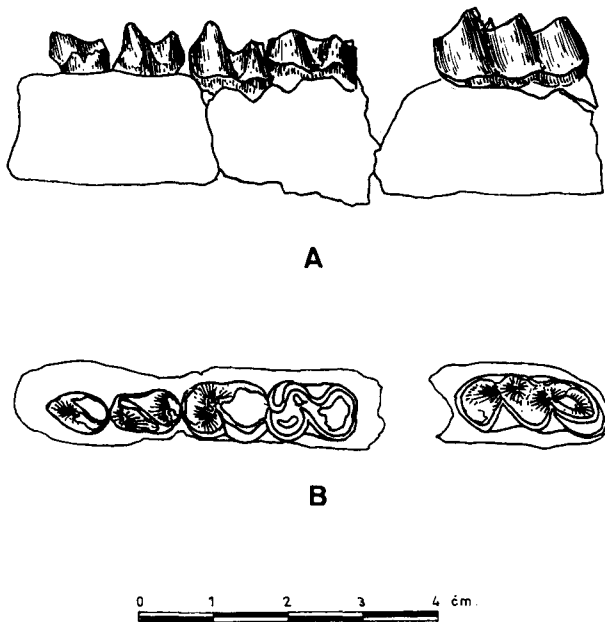


Fig. 3.—*Plagiolophus casasecaensis* nov. sp.; serie inferior izquierda con P/2-M/1 y M/3 (holotipo, n.º 8281); Casaseca, Eoceno medio, parte media (MP 13-14). A) Vista labial. B) Vista oclusal.

Holotipo: Serie inferior izquierda con P/2-M/1 y M/3 (N.º 8381, fig. 3, lám. 3, tabla 1)³.

Paratipo: Fragmento de hemimandíbula izquierda con P/1-M/3 (N.º 8380, tabla 1).

Localidad tipo: Casaseca de Campeán (Cuenca del Duero, sector suroccidental, provincia de Zamora, Castilla y León, España, fig. 1).

Otro material: N.º 1916: M/3 izquierdo (tabla 1). N.º 8400: M/1 o M/2 izquierdo. N.º 8393: fragmento de M inferior.

Diagnosis: Dentición superior desconocida. *Plagiolophus* de talla media, comparable a *P. cartieri* (P/1 – M/3 = 87). Dentición muy primitiva, persistiendo P/1 y con hipsodoncia y lofodoncia algo menores que en las especies europeas del Eoceno medio, aunque mayores que en *Propalaeotherium* y *Paraplagiolophus*. Segmento premolar, comparado con otras especies del género, poco reducido respecto al molar (IPM = 78,3)⁴. Premolares con paralófidio bajo, meta e hipocónido reforzándose de P/2 a P/4. Contorno de P/4 molariforme, pero con entocónido

³ El material estudiado está depositado en la «Sala de las Tortugas» (Universidad de Salamanca), correspondiendo la numeración de cada pieza al número de catálogo de dicha sala. La mayor parte de este material ha sido recopilado desde 1968 por el doctor 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 Emiliano Jiménez en 1989 y 1990, subvencionadas por la Junta de Castilla y León.

⁴ Para abreviaturas ver tablas.

prácticamente inexistente. Unión protolófidio-metaloífidio menos plagiolofoide que en otras especies del género. Cíngulos externos discontinuos, no elevados con respecto al cuello de cada diente.

M/3 con una cúspide adicional detrás del metacónido; cresta del hipoconúlido poco arqueada lingualmente, menos desarrollada longitudinalmente que en otras especies. Descenso progresivo de alturas del lóbulo anterior al hipoconúlido.

Descripción:

Holotipo: Serie inferior izquierda con P/2-M/1 y M/3, n.º 8381 (fig. 3, lám. 3, tabla 1).

P/2-4 no usados, M/1 bastante desgastado, M/3 prácticamente intacto.

P/2: Roto en la parte anterior. Contorno alargado. Trigónido mayor y mucho más alto que el talónido. El protocónido es la cúspide principal, saliendo de él hacia delante el paralófidio, roto anteriormente. En la parte postero-interna del protocónido se observa un bajo y mucho menos desarrollado metacónido, fusionado al protocónido. En la cara posterior del protocónido aparece una protuberancia que alcanza el cíngulo externo. Un metalófidio bajo y cortante une el metacónido con el bajo hipocónido, poco elevado sobre el talónido, llegando dicha cresta hasta los cíngulos postero-externo y postero-interno; a parte de éstos, cíngulos ausentes.

P/3: Mayor y proporcionalmente más ancho que el anterior. Talónido más desarrollado. El protocónido es la cúspide mayor y más alta; presenta una pequeña protuberancia en la parte posterior similar a la de P/2 pero menor. Bajo paralófidio ligeramente arqueado lingualmente, deteriorado en su extremo. Metacónido más desarrollado que en el anterior, menor y más bajo que el protocónido, bien alineado transversalmente con él. Hipocónido mucho más desarrollado, más alto y en posición más labial que en P/2. Metalófidio también mayor, uniendo el metacónido (no alcanza la punta de éste) al hipocónido, dispuesto más diagonalmente; pequeño metastílido fusionado al metacónido. Bajo hipolófidio que se une al cíngulo posterior. Cíngulo externo sólo bajo el paralófidio y entre proto e hipocónido.

P/4: Más molarizado que el anterior, con mayores anchura y talónido. Metacónido más desarrollado, con casi la misma altura que el protocónido, con dimensión transversal del trigónido proporcionalmente mayor a P/3. Protocónido sin protuberancia posterior. Paralófidio mayor que en P/3 y completamente arqueado lingualmente, bajo en casi todo su recorrido. Pequeño metastílido en la unión metalófidio-metacónido, muy unido a éste último. Hipocónido más desarrollado que en P/3, aunque claramente más bajo que los cónidos anteriores. En el talónido existe una protuberancia postero-interna (incipiente entocónido). Cíngulos similares a P/3.

M/1: Paralófidio dirigido hacia el lado lingual; valle anterior pequeño y estrecho. Cíngulo externo delante del protocónido y entre éste e hipocónido; cíngulo reducido a la salida del valle posterior. Pequeño hipoconúlido en la parte posterior.

M/3: Modelo bastante lofodonto, con crestas y cónidos relativamente altos. El metacónido es la cúspide mayor. Paralófidio relativamente bajo, bien arqueado lingualmente, con valle anterior alargado transversalmente. Metalófidio alto, unido al metacónido no en su punta sino unos 2 mm por debajo; a este nivel el metacónido posee un surco y una protuberancia dirigida hacia atrás (puede ser el metastílido fusionado al metacónido), similar a la observada en los premolares de la misma serie. En el valle posterior, detrás del metacónido aparece una cúspide suplementaria con un surco de separación entre ella y el metacónido; es ligeramente más baja que el entocónido, y observable tanto en n.º 8381 como en n.º 1916. En principio no parece tratarse del metastílido, el cual debe corresponder más bien a la protuberancia posterior del metacónido, que se observa también en P/3-4. Es de destacar que se

Tabla 1.—Dimensiones de la dentición inferior de *Plagiolophus casasecaensis* nov. sp. de Casaseca

		P/1	P/2	P/3	P/4	M/1	M/2	M/3	P/1-M/3	P/1-P/4	M/1-M/3	IPM
N.º 8380	L	7,6	9,9	10,7	11,9	13,1	15,6	20,7	87	38	48,5	70,3
	A1	3,7	5,6	7	8,3	9,2	10,2	10,2				
	A2			7,3	8,5	9,6	10,1	8,4				
N.º 8381	L			9,6	11,2	12		19,6				
	A1		4,7	5,7	7,3	8,1		9,2				
	A2			6,4	7,3	8,3		8				
N.º 1916	L							19,9				
	A1							9,2				
	A2							8				

Las medidas dentarias se basan en Franzen (1968) y Remy (1967).

Abreviaturas: A1 = anchura del lóbulo anterior. A2 = anchura del lóbulo posterior. L = Longitud. IPM = índice P/M = (P2 - P4 : M1 - M3) * 100 o (P1 - P4 : M1 - M3) * 100.

desconoce una protuberancia similar en los Equoidea del Eoceno europeo. El hipocónido es ligeramente más bajo que el protocónido y algo más alto que el entocónido. Talónido algo más estrecho que el trigónido. Tercer lóbulo más estrecho que el segundo, con hipoconúlido algo más bajo que el talónido y bien extendido hacia atrás. Cresta del hipoconúlido relativamente alta, dirigida al entocónido, débilmente arqueada lingualmente. No se desarrolla una cresta lingual desde la punta del hipoconúlido, existiendo tan sólo un cíngulo interno que llega hasta la salida del valle del hipoconúlido; a parte de éste, sin cíngulo interno; cíngulo externo muy débil.

Paratipo: Fragmento de hemimandíbula izquierda con P/1-M/3, n.º 8380 (tabla 1).

Presenta, sobre todo en los molares, un grado bastante avanzado de desgaste. Coincide con la serie anterior en la talla, la disposición de cónidos y lófidis en los premolares y la morfología de los molares. Se conserva P/1 que está poco desarrollado, alargado y comprimido lateralmente, con una sola cúspide (protocónido) y dos crestas, anterior y posterior. Como diferencia entre ambas piezas están la talla ligeramente mayor, premolares y molares algo más anchos proporcionalmente, y cíngulos externos más continuos, todo ello en n.º 8380.

Material adicional: Asignamos, con dudas, a *Plagiolophus casasecaensis* nov. sp. el siguiente material:

N.º 8400: M/1 o M/2 izquierdo apenas usado. Parece algo menos lofodonto y el paralófidio es más bajo. La unión metacónido-metalófidio es similar. El hipoconúlido es bien visible, elevándose desde el cíngulo posterior.

Dimensiones: L = 15,2; A = 8,3.

N.º 8393: Consiste en un lóbulo anterior de molar inferior, con características similares al anterior. El resto anterior de metalófidio muestra una unión al metacónido similar a n.º 8400.

N.º 1916: M/3 izquierdo. Completamente coincidente con M/3 del holotipo (tabla 1).

Discusión: Los caracteres morfológicos arriba descritos separan claramente el material de Casaseca de *Palaeotherium* y *Plagiolophus* del Eoceno superior; aparte de otros detalles, en *Palaeotherium* la molariación de los premolares es siempre mayor, y en *Palaeotheriidae* la unión metacónido-metalófidio es distinta, alcanzando este último la punta del primero. Las mayores similitudes se observan con *Plagiolophinae* (Remy, 1976) nuevo rango primitivos del Eoceno medio (*Paraplagiolophus* y ciertos *Plagiolophus*) así como con *Propalaeotherium* Gervais, 1849

(diagnosis: Franzen y Haubold, 1986b, pág. 5). Sin embargo en este último género se observan las siguientes características diferenciales:

— Cíngulos mucho más altos con respecto al cuello del diente.

— Menor lofodoncia y mayor bunodoncia, incluso en las especies más avanzadas como *Prop. isselanum* y *Prop. parvulum* (ver Franzen y Haubold, 1986b, págs. 1 y 2).

— Dientes yugales, sobre todo los premolares, proporcionalmente más anchos.

— Menor hipsodoncia y altura de las crestas.

— Cíngulos externos más continuos y marcados.

— Metastílido más individualizado del metacónido.

— Hipoconúlido de M/3 más corto y más bajo, más ancho, menos extendido hacia atrás. La cresta del hipoconúlido es en nuestro ejemplar menos arqueada, más longitudinalmente dispuesta, y la cresta posterior apenas está desarrollada, siendo en *Propalaeotherium* fuerte y arqueada hacia delante.

— P/2 en *Prop. isselanum* con metacono más desarrollado y con posición menos retrasada respecto al protocónido. Por lo demás hipoconúlido en ambos más o menos central y P/3-4 muy similares (a veces se observa un incipiente entocónido en *Propalaeotherium*).

Paraplagiolophus, género primitivo de *Plagiolophinae* (Remy, 1976) nuevo rango de la parte media del Eoceno medio (Gaudry, 1865; Depéret, 1917), presenta varias diferencias con la forma de Casaseca:

— Dientes más gruesos y toscos (sobre todo P/2-3; comparar con Gaudry, 1865).

— Cíngulos más fuertes y continuos.

— Entocónido en P/4.

Con relación al género *Plagiolophus*, la comparación directa con el abundante material de Egerkin-

gen (Eoceno medio, Suiza; ver Stehlin, 1904a y b; ver también Franzen y Haubold, 1986b) correspondiente a *P. cartieri*, especie más temprana del género, ha revelado una serie de coincidencias:

- Cíngulo externo similar.
- Hipoconúlido de M/1-2 semejante.
- Hipoconúlido de M/3 con cresta lingual dirigida hacia delante en ambos.
- Talla similar (tabla 1).
- En Egerkingen se observa a veces la protuberancia posterior del protocónido descrita en Casaseca.

Por el contrario las diferencias observadas corresponden a un estadio más primitivo para la forma de Casaseca, teniendo *P. cartieri*:

- Hipsodoncia algo mayor, con paralófidio más alto y mayor lofodoncia (cóndidos ligeramente menos visibles).
- Premolares más simplificados: metacónido en P/2 apenas diferenciado; metalófidio menos desarrollado; P/3 con hipocónido muchas veces en posición más central.
- Metalófidio e hipocónido más altos en *P. cartieri* con hipolófidio también más desarrollado.

P. curtisi (Hampshire Basin, Eoceno medio, Gran Bretaña; ver Hooker, 1986) es igualmente más lofodonto e hipsodonto, sin P/1; por otro lado posee un P/3 con hipocónido, P/2 parecido y una gradación poco marcada de tamaño en los molares, al igual que la especie de Casaseca.

En resumen, la forma de Casaseca se caracteriza por una dentición muy primitiva, ocupando una posición intermedia entre *Propalaeotherium* y *Plagiolophus* primitivos. Comparte un conjunto de características primitivas, presentes tanto en las especies primitivas de *Plagiolophus* y en *Paraplagiolophus* como en *Propalaeotherium*. El grado de hipsodoncia y lofodoncia es mayor que el observado en las especies avanzadas de *Propalaeotherium*; además los cíngulos externos discontinuos, no elevados sobre el cuello, y la morfología del hipoconúlido de M/3 lo diferencian también de *Propalaeotherium*. La lofodoncia es algo menor que en los *Plagiolophus* más primitivos de los yacimientos europeos. Por otro lado la reducción de los premolares es menor y la unión protolófidio-metalófidio es menos «plagiolofoide».

En conclusión, se trata de una nueva especie, asignable en principio al género *Plagiolophus*, aunque algo más primitiva que las formas más tempranas del género. La presencia de la cúspide adicional detrás del metacónido de M/3 es un rasgo completamente único en los Equoidea europeo que acentúa la peculiaridad de esta especie.

Plagiolophus cf. *casasecaensis* nov. sp. (lám. 3)

Sinonimia: 1992b *Plagiolophus* sp. Cuesta, pág. 112, figura 10.

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

Edad: Parte media del Eoceno medio, MP 13 ó 14 (fig. 2).

Material: N.º 8557: M/1 (o M/2) izquierdo. N.º 9250: hemimandíbula derecha con P/4-M/3 (lám. 3). N.º 9227: M2/ derecho.

Descripción y discusión: N.º 8557: M/1 (o M/2) izquierdo. Es posiblemente asignable a *Plagiolophus casasecaensis* nov. sp. de Casaseca, por talla, relación anchura-longitud y morfología. El paralófidio es similar; asimismo se observa también un pequeño hipoconúlido relacionado con el cíngulo posterior. El metalófidio se une detrás del metacónido, pudiendo observarse a pesar del grado de desgaste. El cíngulo externo está menos interrumpido que en Casaseca, y es continuo bajo el hipocónido. Los valles internos y el desarrollo del metacónido son también similares. Dimensiones: L = 13; A = 9,6.

N.º 9250: Fragmento de hemimandíbula derecha con P/4-M/3, (L = 65) con dentición bastante deteriorada, conservándose completo sólo P/4 (lám. 3); bastante grado de desgaste. Presenta muchas similitudes con *Plagiolophus casasecaensis* nov. sp., diferenciándose por su talla algo mayor y P/4 proporcionalmente más ancho y con una cresta en la parte posterior del protocónido.

N.º 9227: Probablemente M2/ derecho. Grado medio de desgaste, algo deteriorado a nivel del protocono. Contorno cuadrado trapezoidal, con el lado anterior ligeramente más largo que la longitud del diente. Ectolofos con robustos para y mesostilo (agudo), con metastilo mucho menos desarrollado, apuntando hacia atrás; parastilo agudo y prominente, con su punta ligeramente arqueada hacia atrás. Costillas de para y metacono redondeadas y ligeramente marcadas en la pared externa. Protolofos más largos que el metalofos, ambos sólo ligeramente oblicuos respecto al ectolofos (algo más el metalofos). Hipocono menor y desplazado labialmente respecto al protocono. Metalofos unido al ectolofos un poco por detrás del mesostilo. Cíngulo externo continuo y cortante; cíngulos anterior y posterior continuos; el interno sólo presente a la salida del valle anterior. Dimensiones: L = 17; A = 19.

Presenta semejanzas con ciertos *Propalaeotherium* y con *Plagiolophus* primitivos. Sin embargo se diferencia de *Propalaeotherium* por:

- Hipsodoncia mayor: en vista lateral el ectolofos tiene la misma altura que en los molares no usados

de *Prop. isselanum*, presentando nuestro ejemplar un grado medio de desgaste.

— Costillas de para y metacono menos marcadas; en *Prop. isselanum* de Issel ambas costillas alcanzan el cíngulo basal.

— Mesostilo y metastilo más agudos, en *Propalaeotherium* más romo.

— Cíngulo interno discontinuo.

— Lofos linguales más oblicuos.

Por el contrario las semejanzas son mayores con *Plagiolophus cartieri* de Egerkingen, en talla, proporciones y morfología, diferenciándose por su menor hipsodoncia y costillas de para y metacono más marcadas. Se trata, en conclusión, de un *Plagiolophus* primitivo, pudiendo tener relación con *P. casasecaensis* nov. sp.

Plagiolophus mazateronensis nov. sp. (figs. 4, 5 y 6; láms. 1 y 2; tablas 2-5)

Sinonimia: 1989 ?*Plagiolophus* Jiménez et al., pág. 130.

1992b *Plagiolophus* nov. sp. 2 Cuesta, págs. 112 y 115; figuras 3, 4 y 10.

Derivatio nominis: De su yacimiento de origen (Mazaterón, provincia de Soria).

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

Distribución: Cuenca del Duero, Mazaterón y Caenes, provincias de Soria y Salamanca, Castilla y León, España (fig. 1).

Holotipo: Cráneo con P1/-M3/ en ambos lados, N.º 9232 (fig. 4, lám. 1, tablas 2 y 3).

Paratipos: Hemimandíbulas N.ºs 9228 (fig. 5, lám. 2, tablas 4 y 5), 9237 (tablas 4 y 5), 9226 (tablas 4 y 5), 9218 (tabla 5) y 9236 (tabla 5).

Localidad tipo: Mazaterón (Cuenca del Duero, subcuenca de Almazán, provincia de Soria, Castilla y León, España, fig. 1), parte inferior del Eoceno superior, MP 17 parte superior del Eoceno medio, (MP 16, fig. 2).

Otro material: Mazaterón: N.ºs 8629, P2/ izquierdo; 9270, P2/ derecho; 9276, P1/ derecho; 9273, P1/ derecho; 11011, P/4 izquierdo; 9271, P/4 derecho; 9224, M/2 derecho; 11008, M/2 derecho; 11012, M/2 derecho, y 11009, M/3 derecho (tabla 5).

Caenes: N.ºs 2633, maxilares derecho e izquierdo con P1/-M3/, del mismo individuo (fig. 6, lám. 1, tabla 3); 1785, fragmento de maxilar izquierdo con M2/ y M3/, y 8468, M/1 izquierdo.

Diagnosis: *Plagiolophus* de talla comparable a las mayores especies del género (longitud aproximada del cráneo 210; serie yugal superior = 112; serie inferior = 111). Región máxilo-facial relativamente corta y estrechada delante de P1/. Mandíbula de tipo

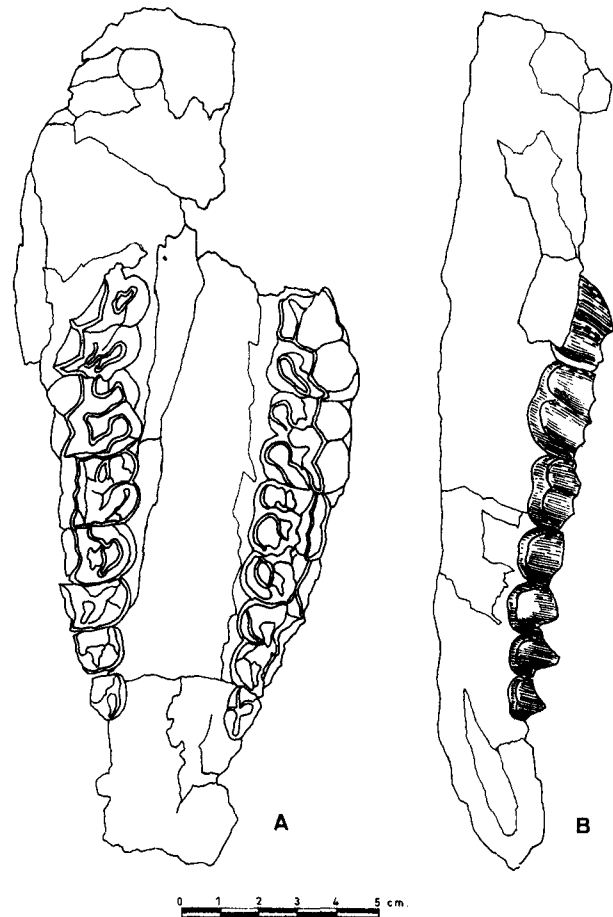


Fig. 4.—*Plagiolophus mazateronensis* nov. sp.; cráneo con P1/-M3/ de ambos lados (holotipo, n.º 9232); Mazaterón, Eoceno medio-Eoceno superior (MP 16-17). A) Vista ventral. B) Vista lateral.

primitivo similar al morfotipo *Paloplotherium*⁵. Diastema de longitud mediana (C-P2/ : P2/-M3/ = aprox. 25-30 %).

Dentición caracterizada por una especial combinación de caracteres primitivos y evolucionados.

Dentro de los primeros destacan: unión del meta-lofo al ectolofa elevada, unión protolofido-metalofido escasamente plagiolofoides, P1/1 persistentes, premolares no molarizados, segmento premolar escasamente reducido respecto al molar (IPM sup. = 53,7; IPM inf. = 54,1), premolares superiores con ectolofa plano, sin mesostilo, P3/ con para y metacono incompletamente separados, P4-2/ con un hipocono muy rudimentario, apenas individualizado del proto-

⁵ BRUNET & JEHENNE (1989) dividen el género *Plagiolophus* en dos grupos con categoría de género (*Plagiolophus* y *Paloplotherium*) aquí considerados como morfotipos; recientemente REMY (1992) los trata como subgéneros.

cono, molares superiores con proto y metalofo escasamente oblicuos respecto al ectolofa, metalofo unido al ectolofa a la altura del mesostilo.

Dentro de los caracteres derivados: dentición bastante hipsodonta, aumentando la hipsodoncia hacia los últimos molares, molares con marcada gradación de altura y superficie de M1 a M3, con contorno algo extendido antero-posteriormente, presencia de una capa de cemento, aunque escasa.

Otras características: Dientes con gruesa capa de esmalte, especialmente en los molares, y formas gruesas y redondeadas en los cíngulos. Premolares superiores con protocono unido al ectolofa por una cresta posterior, delimitando una fosa central completamente cerrada. Dientes yugales inferiores con cíngulo interno. P/4 ligeramente molarizado. Molares inferiores con lófidios en vista oclusal redondeados, con forma de U. Metastilido fusionado al metaconido. Hipoconúlido de M/3 alto y poco arqueado lingualmente.

Descripción:

Holotipo: Cráneo, con las dos series derecha e izquierda; n.º 9232 (fig. 4, lám. 1, tablas 2 y 3).

Fuertemente aplastado, con la parte dorsal muy deteriorada y unida al sedimento. La región maxilofacial también está considerablemente estropeada; falta la región occipital y la porción posterior derecha. El contorno en vista dorsal es alargado, con la región maxilofacial reducida respecto al resto, con el extremo anterior espatulado, con un profundo estrechamiento delante de P1/ (anchura mínima 17). El arco cigomático sobresale poco del contorno en vista dorsal, y su cara externa es aplanada. Tubérculo articular ancho y corto, poco extendido transversalmente. Paladar de anchura constante de P1/ a M3.

P1/: Contorno alargado. Fina capa de esmalte respecto a los otros dientes (podría ser D1/, como sugiere Franzen, 1968, pág. 16). Paracono fuerte, ocupando el centro del ectolofa. Débiles para y mesostilo. Protocono pequeño, en posición adelantada. Protolofa muy oblicua, bajo, llegando al parastilo. Talónido plano. Cíngulo interno continuo; dos raíces.

P2/: Contorno más cuadrado que P3/, con borde anterior más oblicuo. Dos conos, externo e interno. Paracono fuerte, más alto que protocono. Parastilo apenas marcado; ausencia de mesostilo. Protolofa algo más oblicua que en P3/. No se observa paracónulo. Bajo y corto metalofo entre ectolofa y protocono; valle interno cerrado. Existe una depresión en el talónido delimitada por el cíngulo posterior elevado y cortante, al igual que en P3-4/. Cresta posterior del protocono al cíngulo postero-interno. Cíngulo interno continuo y grueso.

P3/: Algo más desarrollado transversalmente que P2/; borde lingual más redondeado. Ectolofa plano, con para y metacono fusionados pero identificables; se marcan en la pared externa muy ligeramente las dos costillas de los conos externos, más la del paracono. Para y metastilo poco marcados. Protocono en posición más anterior que en P4/, unido al cíngulo postero-interno por una cresta (indicio de hipocono). Paracónulo menos claramente delimitado que en P4/, al igual que el metaconulo. Metalofo uniendo completamente el protocono con el metacono. No se aprecia perfectamente en esta pieza la cresta anterior que sale en P4/ desde el metaconulo (debido a que está relleno de sedimento). Valle interno cerrado. Cíngulo externo, al igual que en P4/ grueso y no cortante; el interno fuerte y continuo, con una elevación en el punto de unión con la cresta posterior del protocono. Depresión posterior, con cíngulo posterior cortante. Restos de cemento en el ectolofa.

Tabla 2.—Dimensiones del cráneo de *Plagiolophus mazateronensis* nov. sp. (n.º 9232) de Mazaterón

Longitud del cráneo	ca.210
Longitud serie dentaria	ca.145
Anchura máxima	ca.100
Anchura del paladar delante de P2/	30
Anchura del paladar detrás de M3/	32
Anchura mínima del hocico	17
Diastema postcanino (C-P2/)	25,5
Índice diastemático	25,5

Medidas craneales basadas en Franzen (1968).

Abreviaturas: ca. = aproximadamente. Índice diastemático = (longitud diastema/longitud serie yugal) * 100.

P4/: Contorno cuadrado, más ancho que largo, cuadrangular; borde lingual con ángulos marcados, aunque redondeado en el centro. Ectolofa plano, sin mesostilo, marcándose muy ligeramente las costillas correspondientes a para y metacono. Parastilo débil; metastilo apenas marcado. Fuerte protocono en el centro de la parte lingual, unido al cíngulo postero-interno por una pequeña cresta (indicio de hipocono). Paracónulo bien marcado interna y externamente en el protolofa. Metalofo uniendo metacono y protocono, delimitando una fosa cerrada. En el metaconulo surge una pequeña cresta dirigida al ectolofa, sin alcanzarlo. Cíngulo externo grueso, poco cortante, elevándose anterior y posteriormente; cíngulo interno fuerte y continuo; depresión entre metaconulo, protocono y cíngulo posterior. Restos de cemento en el ectolofa.

En conjunto la serie de los premolares muestra características primitivas, con premolares reducidos con respecto a los molares; presentan poca gradación de altura en vista lateral. Los cíngulos externos están poco marcados y son gruesos. El contorno tiende a desarrollarse transversalmente. El ectolofa es plano, sin mesostilos, con para y metastilo débiles; costillas de paracono y metacono muy ligeramente marcadas. Se desarrolla una cresta entre el protocono y el cíngulo postero-interno (indicio de hipocono) en P2-4/. Paracónulo claro en P4/, algo menos en P3/. Metalofo en P2-4/ cerrando completamente el valle interno. Existe una depresión en el talónido delimitada posteriormente por un cortante cíngulo posterior. En P4/ (menos claramente en P3/) aparece una cresta desde el metaconulo dirigida hacia el ectolofa. Esmaltes gruesos, excepto en P1/ (D1/?). Restos de cemento.

Molares superiores: En conjunto muy heterodontos: fuerte gradación de superficie e hipsodoncia de M1/ a M3/. Contorno cuadrado en M1/, trapezoidal en M2/, trapezoidal-triangular en M3/. Cíngulos externos tenues. Parastilo débil en M1/, más marcado en M2/, prominente y dirigido labialmente y algo hacia atrás en M3/. Ectolofa aplanado antero-posteriormente, sólo ligeramente arqueado hacia el lado lingual. Costillas de para y metacono no marcadas, sólo muy ligeramente en M1/. Mesostilo muy débil en M1/, más fuerte en M2/, muy fuerte en M3/, doblado en todos hacia delante en M1-2/, en M3/ dirigido más labialmente. Metastilo creciendo de M1/ a M3/, dirigido hacia atrás. Lofos linguales aumentando su oblicuidad de M1/ a M3/. Fuerte gradiente de desgaste. Conos externos poco más elevados que los internos. Paracónulo bien marcado en M2-3/, no visible en M1/ debido al desgaste. Metalofo más alto que protolofa; aquél unido al ectolofa a la altura del mesostilo hasta bastante altura. Hipocono unido al cíngulo posterior, representado en este punto por una protuberancia. En M3/ el protolofa se dobla en la articulación paracónulo-protocono, siendo este último más desarrollado antero-posteriormente que en M1-2/. Metalofo delgado con metaconulo apenas marcado en su porción superior. Cíngulo interno discontinuo, a veces reducido a pequeñas arrugas. Hipostilo bajo, algo más alto en M3/ en la unión al metastilo; queda una foseta posterior más o menos profunda en los tres molares.

Paratipos: hemimandíbulas n.ºs 9237, 9228, 9226, 9218 y 9236 (fig. 5, lám. 2, tablas 4 y 5).

Morfología mandibular: Falta la parte sinfisaria, estando rota

Tabla 3.—Dimensiones de la dentición superior de *Plagiolophus mazateronensis* nov. sp. de Mazaterón (n.º 9232) (*) y *Caenes* (n.º 2633)

	P1/	P2/	P3/	P4/	M1/	M2/	M3	P2-M3	P2-P4	M1-M3	IPM	Índice diastem.
d1 *	11,7	14	17	19	25,9	27,6	30					
A *	8,4	12	16	17,5	21	24	24					
I.e. *								100	36	65	55,3	19
d1	11	13,4	16,3	18	21,3	25,2	28,5					
A	8	12,4	15	16,7	18,8	21	21,5					
I.e.									35,5	59,5	59,6	

Medidas como en tabla 1.

Abreviaturas: A = anchura. d1 = longitud de la diagonal del ángulo antero-externo al postero-interno. I.e. = longitud medida en el lado externo.

El resto como en tabla 1.

desde debajo de M/1 hacia delante. La rama horizontal es alta y ancha, algo hinchada bajo M/3; borde inferior en vista lateral convexo, cóncavo en su unión con la rama ascendente. La rama ascendente está muy desarrollada antero-posteriormente y el talón sobresale poco hacia atrás con respecto a la vertical del cóndilo. El borde anterior es vertical sobre la serie yugal, con marcadas crestas lateral y medial y la apófisis coronóide es elevada; ésta es larga, relativamente estrecha, proporcionalmente reducida respecto al resto de la rama ascendente y curvada hacia atrás, estrechándose hacia arriba. La escotadura sigmoidea es relativamente ancha. Cóndilo articular bien desarrollado transversalmente hacia dentro. El talón es redondeado y ancho, con un reborde en su ángulo posterior, pasando hacia arriba a una protuberancia prominente; por encima de este punto la rama ascendente sigue siendo bastante ancha.

Dentición inferior: Segmento premolar reducido y dentición heterodonta, al igual que la dentición superior. Gruesa capa de esmalte especialmente en el lado labial.

P1: Alargado y reducido a una cúspide central anterior, con una cresta dirigida hacia atrás hasta una elevación del cíngulo posterior; cíngulo interno continuo.

P2: Fuerte reducción de la morfología de P3. Talónido muy reducido. Gran protocónido ocupando el centro del trigónido, con pequeño paralófidio dirigido hacia delante. Metacónido totalmente fusionado al protocónido, menor que éste. Metalófidio muy bajo, unido a un hipocónido apenas elevado sobre el talónido. Cíngulo interno continuo, el externo discontinuo a nivel del talónido.

P3: Posee todos los cónidos pero no está molarizado, estando reducido respecto a P4. Contorno estrechado hacia delante; con talónido ancho y bajo. Paralófidio menos desarrollado que en P4, dirigido más hacia delante. Protocónido bastante mayor que metacónido, estando éste menos separado de aquél y en posición ligeramente retrasada. Metalófidio bajo, con dirección antero-posterior. Hipocónido desplazado lingualmente, muy bajo, con el entocónido representado por una pequeña protuberancia del cíngulo postero-interno. Cíngulos continuos.

P4: Ligeramente molarizado, con contorno semejante a los molares, pero considerablemente menor que M/1. Presencia de todos los cónidos, con el talónido más bajo que el trigónido. Paralófidio bien desarrollado y extendido lingualmente. Proto y metacónido alineados transversalmente, con el protocónido ligeramente adelantado; metacónido ligeramente elevado sobre el protocónido. Metalófidio uniéndose detrás del metacónido menos labialmente que en otros *Plagiolophus*, terminando no en la punta del metacónido sino varios milímetros más abajo. Talónido más corto que el trigónido; hipocono más bajo que los cónidos anteriores. Hipolófidio estrecho, cortante cuando no usado, bajando hasta un pequeño entocónido separado del cíngulo postero-interno. En n.º 9228 el entocónido es ligeramente más potente. Cíngulos externos gruesos, continuos o interrumpidos, a veces formados por arrugas; cíngulos internos continuos; cíngulo, anterior ascendiendo hacia la punta del paralófidio; el posterior se eleva en su parte central.

Molares inferiores: Fuerte gradación de tamaño e hipsodoncia de M/1 a M/3 (M/3 muy hipsodonto). En vista oclusal crestas redondeadas (en U cerrada), gruesas y anchas, con gruesa capa de esmalte sobre todo del lado labial. Valle anterior elevado sobre el posterior, con perfil transversal en V; valle posterior más amplio, con perfil en U. Metacónido siendo la cúspide mayor y más elevada. Paralófidio bien desarrollado, bien dirigido hacia el lado lingual. Metalófidio unido al trigónido detrás del metacónido (algo menos labialmente que en otros *Plagiolophus*) con su extremo no alcanzando la punta del metacónido; la punta posterior del protolófidio se dobla menos hacia atrás que en otras especies del género. Cíngulos variables, gruesos, continuos o interrumpidos, poco marcados, sobre todo el externo; los anteriores y posteriores bruscamente elevados. Pequeño hipoconúlido en M/2; en M/3 muy elevado, con la cresta dirigida al entocónido, recto y ligeramente curvado en su extremo posterior; valle interno del tercer lóbulo apenas formado, debido al grosor del hipoconúlido y su cresta.

Otro material: N.ºs 8629 y 9270: P2/ izquierdo y derecho respectivamente, apenas usados. Contorno cuadrado; ectolofio reducido hacia arriba, con el paracono como única cúspide externa, sin indicio de metacono. Protocono en posición adelantada (ángulo antero-interno). Paracónulo sólo muy débilmente indicado en la punta. Protofio descendiendo desde el protocono hasta su unión en la parte anterior del paracono. Una cresta arqueada uniéndose para y protocono cierra una depresión media. Amplia foseta posterior, limitada por un cortante cíngulo posterior; cíngulo interno grueso, continuo y cortante; el cíngulo anterior es continuo. Son similares al holotipo, si bien el contorno es más cuadrado y son ligeramente mayores.

N.ºs 9276 y 9273: P1/ derechos incompletos, similares al holotipo; con delgado esmalte, fuerte paracono y grueso cíngulo externo, elevado en su parte media.

Los dientes yugales inferiores aislados n.ºs 11011 (P/4 sin.), 9271 (P/4 der.), 9224 (M/2 der.), 11008 (M/2 der.), 11012 (M/2 der.) y 11009 (M/3 der.) son muy similares a holotipo y paratipos, tanto por talla como por la morfología dentaria (tabla 5).

N.ºs 1785, 2633, 8468 (Caenes): La morfología dentaria de las series superiores n.ºs 2633 y 1785 muestran unas grandes coincidencias con *P. mazateronensis* nov. sp. de Mazaterón. Además el arco cigomático es similar, poco saliente respecto al contorno del cráneo y cara lateral plana. P1/ tiene un idéntico desarrollo de los conos y del talón y P2-/P3/ son similares y con el mismo grado de fusión paracono-metacono. Igualmente ocurre con el resto de características. La pieza inferior n.º 8468 es, asimismo, muy similar a las piezas inferiores de *P. mazateronensis* nov. sp. de Mazaterón. Existen, no obstante, ciertas diferencias, teniendo la forma de Caenes:

- Talla ligeramente menor.
- Molares algo más extendidos longitudinalmente.
- Cíngulos externos y estilos más marcados y continuos.
- Premolares más cuadrados, proporcionalmente menos desarrollados transversalmente.

Tabla 4.—Dimensiones de mandíbulas de *Plagiolophus mazateronensis* nov. sp. de Mazaterón

	N.º 9237	N.º 9226	N.º 9228
Longitud	ca.175		
Altura apófisis coronoide	126		
Altura cóndilo articular	112		
Altura rama horizontal delante de P/2			24
Altura rama horizontal delante de P/3			25
Altura rama horizontal delante de P/4			26,5
Altura rama horizontal delante de M/1			27,5
Altura rama horizontal delante de M/2	35	38	
Altura rama horizontal delante de M/3	36,5		
Altura rama horizontal detrás de M/3	40		
Desarrollo transversal cóndilo articular	38		
Anchura rama ascendente	63		

Medidas mandibulares basadas en Franzen (1968).
Abreviaturas como en tabla 2.

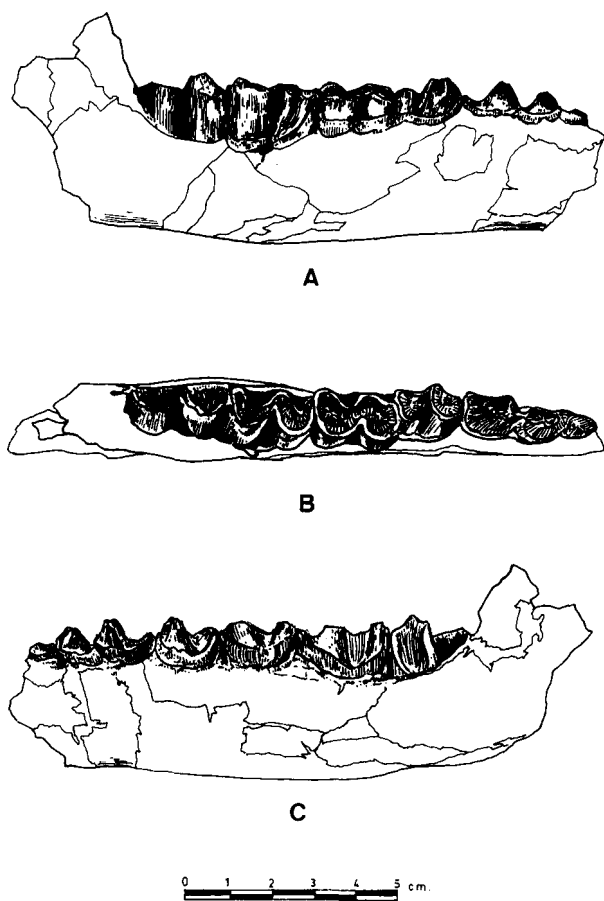


Fig. 5.—*Plagiolophus mazateronensis* nov. sp.; hemimandíbula derecha con P1-/M3/ (paratipo, n.º 9228); Mazaterón, Eoceno medio-Eoceno superior (MP 16-17). A) Vista labial. B) Vista oclusal. C) Vista lingual.

— En P2-4/ cresta entre la parte posterior del protocono y cíngulos postero-internos ausente, estando el protocono menos extendido hacia atrás.

— P3/ con una cresta desde el metacónulo hacia delante, ausente en Mazaterón.

— P4/ con parastilo más agudo y con pequeño mesostilo en la parte superior; cresta anterior del metacónulo más desarrollada.

El M/1 (n.º 8468) presenta una morfología muy similar a los molares inferiores de *P. mazateronensis* nov. sp. de Mazaterón, aunque parece algo menos hipsodonto y el cíngulo externo está más marcado.

N.º 1785, dimensiones: M2/, L = ca.21, A = ca.20; M3/, L = ca.25,5, A = 21,5.

N.º 8468, dimensiones: L = 20,3, A = 12,5.

En principio, las diferencias arriba señaladas no parecen suficientes como para establecer una nueva especie con el material de Caenes, desconociéndose además la variabilidad en ambas poblaciones.

Discusión: El cráneo de *P. mazateronensis* nov. sp. (fig. 4, lám. 1) presenta una serie de diferencias con los conocidos en las especies del Eoceno superior y Oligoceno (Depéret, 1917; Remy, 1985; Brunet y Jehenne, 1989) presentando éstos:

— Región maxilofacial más desarrollada hacia delante.

— Diastema proporcionalmente más largo.

— Conjunto diastema-región maxilofacial proporcionalmente mucho mayor respecto a la serie yugal.

— Serie yugal reducida respecto al resto del cráneo.

El arco cigomático tiene una disposición similar a *P. annectens*, aunque más aplicado al cráneo en *P. mazateronensis* nov. sp., y el paladar es más estrecho y con anchura prácticamente constante de P1/ a M3/; en esto último se acerca a las especies del Oligoceno. La imposibilidad de observación de la inci-

Tabla 5.—Dimensiones de dientes inferiores de *Plagiolophus mazateronensis* nov. sp. de Mazaterón

		N.º 9228	N.º 9226	N.º 9218	N.º 9236	N.º 9237	N.º 9271	N.º 11011	N.º 11008	N.º 11009	\bar{X}
P/1	L	8									8
	A	4,7									4,7
P/2	L	11									11
	A	7,5									7,5
P/3	L	15			13	14					14
	A1	8,5			9,8	9,5					9,2
	A2	9,2									9,2
P/4	L	15,5			16,5	16,5	16	16			16
	A1	10			11,4	11	9,7	10,3			10,4
	A2	11			10,2	10,4	9,7	10,3			10,3
M/1	L	18,5	19		18,5						18,6
	A1	12,5	12		12,5	13					12,5
	A2	12,5	12,2			12					12,2
M/2	L	22,5	21,2	19	21	22			22,3		21,3
	A1	12,5	11,7	12,7	12	12			13		12,3
	A2	13	12	12,9	12	12			12,8		12,4
M/3	L			33	32	33				34	33
	A1			12,7	12,5	12				12	12,3
	A2			11,6	10,5	11				10,6	10,9
	A3			8,5	8,5	8,5					8,5
P/2-P/4		39									39
M/1-M/3		68	67	70	72						69,2

Medidas como en tabla 1.

Abreviaturas: A3 = anchura del hipoconúlido. \bar{X} = media, el resto como en tablas 1 y 3.

sura naso-maxilar impide asignarlo a uno de los dos morfotipos establecidos por Brunet y Jehenne (1989). Por otra parte la falta de información sobre las características craneales de las especies del Eoceno medio *P. cartieri* y *P. cartailhaci* impide conocer los estadios primitivos.

En lo referente a la mandíbula (ver Depéret, 1917; Remy, 1967 y 1985; Casanovas, 1975; Hooker, 1986; Brunet y Jehenne, 1989) presenta una serie de caracteres que se corresponden mejor con el morfotipo *Paloplotherium* que con el *Plagiolophus* (Brunet y Jehenne, 1989). Así la rama horizontal es alta y masiva como en el grupo *Paloplotherium*. La rama ascendente se asemeja a *Paraplagiolophus condiciensis* y *Plagiolophus curtisi* (Hooker, 1986, fig. 50), con similar desarrollo antero-posterior, apófisis coronoi-de semejante y escotadura sigmoidea relativamente ancha. Por el contrario en *P. annectens* y en el resto de especies del Eoceno superior y del Oligoceno la escotadura sigmoidea es estrecha, la apófisis coronoi-de mucho más desarrollada tanto hacia arriba como antero-posteriormente, ocupando la mayor parte del extremo superior de la rama ascendente, siendo además curvada hacia atrás (ver Brunet y Jehenne, 1989,

figs. 6-12). Además el talón es en *P. mazateronensis* nov. sp. menos prominente hacia atrás. La presencia de fuertes crestas a los lados del borde anterior de la rama ascendente ha sido descrita también por Hooker (1986, pág. 363) en *P. curtisi*. Por tanto *P. mazateronensis* nov. sp. muestra en la mandíbula caracteres primitivos dentro del género *Plagiolophus*, asemejándose a las formas del Eoceno medio y al morfotipo *Paloplotherium*.

La morfología dentaria es la propia de Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango y lo aleja de *Palaeotherium*:

— Heterodoncia acentuada en la serie yugal en su conjunto y de M1/ a M2/.

— No molarización de los premolares, con reducción del segmento premolar.

— Diastema más largo que en *Palaeotherium*.

— Modelo morfológico molar característico de Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango: paracónulo bien desarrollado, largos protolofos y metalofos, lofos linguales relativamente oblicuos respecto al ectolofos, sobre todo el metalofos, diferencia de alturas entre conos externos e internos no muy marcada, caras externas del ectolofos planas antero-posteriormente.

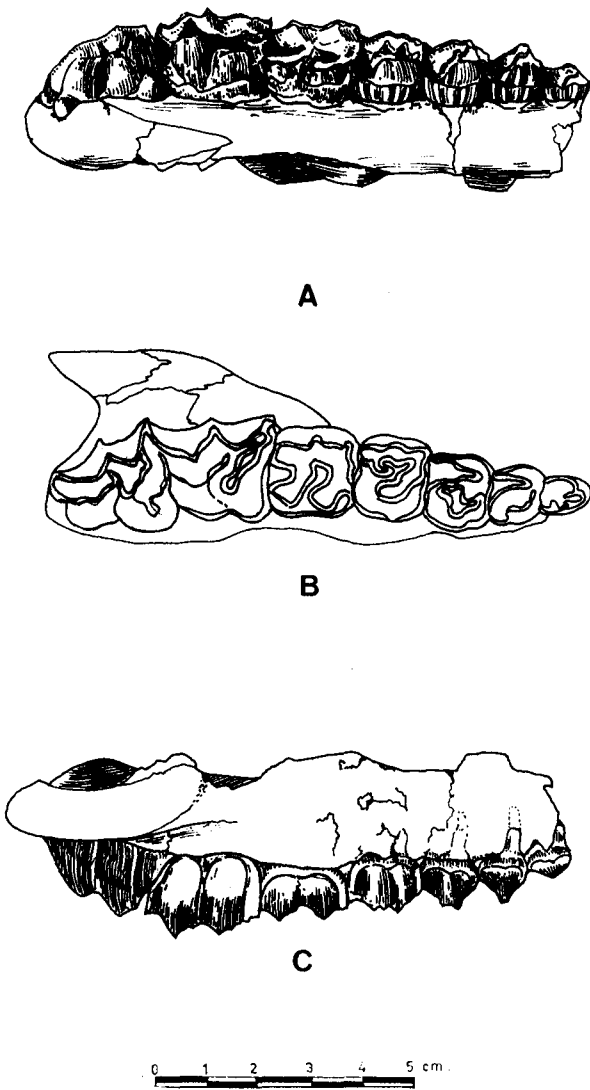


Fig. 6.—*Plagiolophus mazateronensis* nov. sp.; maxilar derecho con P1/-M3/ (n.º 2633); Caenes, Eoceno medio, parte superior (MP 16). A) Vista lingual. B) Vista oclusal. C) Vista labial.

te, poco arqueadas lingualmente, marcada gradación de alturas y superficies de M1/ a M3/.

— Restos de cemento.

— En los molares inferiores protolofido y metalofido no unidos en sus extremos (extremo anterior del metalofido detrás del metaconido), esmalte de los valles internos relativamente grueso y M/1-2 con hipocónido.

Dentro de Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango las diferencias con *Leptolophus* son evidentes (ver diagnosis de *Plagiolophus* y Remy, 1965). Por su parte *Paraplagiolophus*, el género más primitivo del grupo, muestra en numerosos caracteres un esta-

do primitivo respecto a nuestro ejemplar (ver Gaudry, 1865 y Depéret, 1917):

- Diastema más corto.
- Ausencia total de cemento, como en las especies primitivas de *Plagiolophus*.
- Segmento premolar menos reducido.
- Menor hipsodoncia y más débil gradiente de alturas.
- Molares menos heterodontos y menos extendidos longitudinalmente (más desarrollados transversalmente).
- Protolofa y metalofa dispuestos más transversalmente.
- Costillas de para y metacono bien marcadas en la pared externa.
- P3/ con dos conos externos perfectamente separados.
- Premolares más desarrollados transversalmente.
- Sin entocónido en P3/.
- Sin hipocónido en P2/.
- P4/ con un surco en la línea media del ectolofa (es un carácter propio del género *Paraplagiolophus*).

A pesar de una serie de caracteres peculiares señalados más adelante el material descrito debe, en principio, ser asignado al género *Plagiolophus*. De los dos grupos morfológicos que han establecido con categoría de género Brunet y Jehenne (1989) se asemeja más al grupo *Paloplotherium*, con lófos linguales más gruesos y menos oblicuamente dispuestos que en el grupo *Plagiolophus*.

Dentro del género *Plagiolophus*, las especies del Eoceno medio europeo *P. cartieri*, *P. cartailhaci* y *P. curtisi* constituyen las formas primitivas (ver Stehlin, 1904a y b; Franzen y Haubold, 1986b; Hooker, 1986) poseyendo la condición primitiva para el género en muchos caracteres:

1. Diastema postcanino relativamente corto.
2. Cuatro premolares (P1 falta en *P. curtisi*).
3. Ausencia de cemento coronario.
4. Menor hipsodoncia.
5. Metacono en P3/ incompletamente fusionado al paracono; en *P. curtisi* los dos conos externos están perfectamente separados, igual que en *Paraplagiolophus*.
6. Molares superiores más extendidos transversalmente.
7. Lófos linguales (protolofa y metalofa) menos oblicuos al ectolofa.
8. Unión metalofa-ectolofa a la altura del mesotilo.
9. Metalofa en los premolares poco desarrollado, más o menos unido al protocono, no conectado con el cingulo posterior; tanto en nuestro ejemplar como

en estas formas primitivas es frecuente que el metalofo tenga una pequeña cresta anterior unida o no al ectofofo.

10. Hipocono en los premolares ausente o sólo muy débilmente insinuado, como un saliente posterior del protocono.

P. mazateronensis nov. sp. comparte con ellos numerosos de estos caracteres primitivos (1, 2, 5, 7, 8, 9, 10). La mayor altura alcanzada por la unión del metalofo al ectofofo en *P. mazateronensis* nov. sp. con respecto a *P. cartieri-cartailhaci-curtisi* corresponde a un estado aún más primitivo para aquella especie, acercándose a *Paraplagiolophus*. Igualmente la unión protolofido-metalofido es más parecida a la de este último género, con protolofido con extremo posterior menos arqueado labialmente que el resto de *Plagiolophus*. Por otra parte el metastilido está fusionado al metacónido.

Otras diferencias observadas serían, la presencia de mesostilo en P4/ de *P. cartieri* ausente en *P. mazateronensis*, la existencia de comunicación posterior de la fosa central de los premolares superiores de *P. cartailhaci* y *P. curtisi*, siendo completamente cerrada en *P. mazateronensis* nov. sp. y *P. cartieri*. La fosa posterior de los premolares es observable en todas estas especies.

En las especies de *Plagiolophus* del Eoceno superior y Oligoceno inferior (*P. annectens*, *P. minor*, *P. fraasi*, *P. javali*, *P. majus*, *P. ovinus* y *P. ministri*) los caracteres anteriormente señalados muestran una condición derivada (ver Depéret, 1917; Remy, 1976 y 1985; Casanovas, 1975; Brunet y Jehenne, 1989):

- a) Aumento del diastema.
- b) Reducción de los premolares y desaparición de P1.
- c) Aparición de una capa de cemento y tendencia a su engrosamiento.
- d) Aumento de la hipsodoncia y del gradiente de alturas.
- e) Fusión del metacono al paracono.
- f) Contorno de los molares extendido antero-posteriormente.
- g) Lofos linguales tendiendo a hacerse muy oblicuos respecto al ectofofo.
- h) Unión metalofo-ectofofo anterior al mesostilo.
- i) Desarrollo de los últimos molares respecto al resto de los dientes yugales.
- j) Ligera tendencia a la molarización de P4/, con hipocono y aumento del metalofo y mesostilo.

P. mazateronensis nov. sp. presenta una menor coincidencia con estas especies; sin embargo comparte con ellas varias de estas características evolucionadas: c) (capa de cemento escasa), d), f) (aunque poco acentuado) e i).

Como características propias de *P. mazateronensis* nov. sp. observamos:

- Formas gruesas y redondeadas en los cíngulos.
- Capa de esmalte gruesa.
- En los dientes inferiores cíngulos internos continuos.

En la talla es comparable o mayor a las especies mayores del género, del Eoceno superior-Oligoceno inferior (*P. majus*, *P. ministri*, *P. fraasi*, *P. javali*; tablas 2-5).

En conclusión *P. mazateronensis* nov. sp. presenta una combinación de caracteres que lo diferencian del resto de especies del género. Constituye una línea evolutiva particular en la cual coinciden caracteres primitivos para el género *Plagiolophus*, comunes a las especies tempranas de dicho género y al género primitivo *Paraplagiolophus*, junto con otros evolucionados, propios de las formas del Eoceno superior y Oligoceno. Esta combinación de caracteres arcaicos con evolucionados es la mayor peculiaridad de *P. mazateronensis* nov. sp. y se desconoce en el resto de especies establecidas en Europa occidental. Puede interpretarse, por lo tanto, como una línea separada tempranamente del tronco de origen del género *Plagiolophus* (hay que tener en cuenta, por ejemplo, las semejanzas apuntadas con *Paraplagiolophus*), conservando numerosos rasgos primitivos, y que ha evolucionado en el sentido del desarrollo de la dentición posterior (fuerte heterodoncia en los molares, fuerte gradación de alturas y superficies). Es de destacar la coincidencia en esta combinación de características con otras formas de mismo yacimiento o de otras localidades de la Cuenca del Duero, como *Palaeotherium giganteum*, *Franzenium durense* en Palaeotheriidae y *Paranchilophus remyi* en Pachynolophinae.

Plagiolophus sp. I (lám. 2)

Sinonimia: 1992b *Plagiolophus* sp. Cuesta, pág. 112.

Edad: Parte media del Eoceno medio, MP 13 ó 14 (fig. 2).

Distribución: El Viso-Sanzoles, Cuenca del Duero, sector suroccidental, provincia de Zamora, Castilla y León, España (fig. 1).

Material: N.º 8416: P2/ y P3/ izquierdos en un fragmento de maxilar (lám. 2).

Descripción:

P2/: Contorno trapezoidal, con lado anterior oblicuo. Parastilo poco desarrollado; metastilo rudimentario. Ectofofo con un abombamiento central correspondiente a la costilla del paracono; detrás de ella, la pared externa está deprimida lingualmente y sin nin-

gún indicio de metacono. El paracono es la cúspide más robusta. Protocono débil, unido por el protolofa al paracono y al ectolofa por una pequeña cresta (metalofa), delimitando una foseta interna. Talón desgastado y plano. Cíngulo externo grueso y continuo; el interno interrumpido en el ángulo antero-interno, bajo el protocono. Dimensiones, L = ca.9, A = 9,8.

P3/: No molarizado. Contorno cuadrado, ligeramente más ancho que largo, con el lado interno redondeado. Parastilo y metastilo poco marcados. Ectolofa con un abombamiento en la parte anterior (costilla del paracono), detrás plano, sin indicios de metacono. Paracono muy desgastado. Protocono unido por el protolofa al paracono, marcándose muy ligeramente el paracónulo; también está unido al ectolofa por un metalofa muy desgastado, existiendo una foseta interna, al igual que en P2/. Talón bien desarrollado. Cíngulo externo grueso, elevándose sobre para y metastilo. Ausencia de mesostilo. Cíngulo interno interrumpido bajo el protocono. Dimensiones, L = ca.10, A = 12,5.

Discusión: De los distintos Equoidea del Eoceno europeo presenta mayores coincidencias con *Propalaeotherium* y *Plagiolophus* primitivos, como *P. cartieri* y *P. cartailhaci*, teniendo una talla similar a *Prop. isselanum* y *Plagiolophus cartieri*. El contorno de P2/ es similar a *Propalaeotherium*, con el lado anterior oblicuo, con semejante desarrollo de los estilos, paracono, protocono, metalofa y talón. Por el contrario la morfología del ectolofa lo diferencian netamente de *Propalaeotherium*, pues en éste se marcan perfectamente las dos costillas del para y metacono, existiendo, por tanto, en este género las dos cúspides externas perfectamente separadas. En el material de El Viso-Sanzoles sólo está presente el paracono, con el metacono fusionado a aquél. Por otro lado en *Propalaeotherium* el cíngulo interno es continuo. El contorno de P3/ en El Viso-Sanzoles es más cuadrangular, con el lado interno menos redondeado. Igualmente en la pared externa sólo se marca el paracono (en *Propalaeotherium* los dos conos están claramente separados). Por el contrario presenta mayores similitudes con *Plagiolophus* primitivos, en los que el metacono no se aprecia en el ectolofa o a veces está poco separado del paracono en ciertos P3/. Los contornos son también más parecidos a estos *Plagiolophus*. No obstante en *P. cartieri* el ectolofa está más desarrollado y dispuesto más verticalmente (también en *P. cartailhaci*); además el parastilo es más patente y el cíngulo interno es continuo. Por su parte *P. curtisi* tiene metacono en P3/, al igual que *Paraplagiolophus codiciensis*, donde además el desarrollo transversal es proporcionalmente mayor.

En conclusión, por la morfología del ectolofa, con una sola costilla correspondiente al paracono, contornos y cíngulo interno, el ejemplar de El Viso-Sanzoles corresponde a un *Plagiolophus* primitivo más que a un *Propalaeotherium*. Las diferencias con *Plagiolophus cartieri-cartailhaci-curtisi*, formas del Eoceno medio europeo son suficientes como para no asignarlo a ninguna de estas especies. No se descarta una posible relación con *Plagiolophus casasecaensis* nov. sp. de Casaseca.

Plagiolophus sp. II (láms. 2 y 3)

Sinonimia: 1992b *Plagiolophus* sp. Cuesta, pág. 112, figura 10.

Edad: Parte superior del Eoceno (MP 16) y Eoceno superior (fig. 2).

Distribución: Cuenca del Duero, Mazaterón y Deza (Subcuenca de Almazán, provincia de Soria) y San Morales (sector suroccidental, provincia de Salamanca), Castilla y León, España (fig. 1).

Material: Mazaterón: N.ºs 9233, fragmento de hemimandíbula derecha con M/1-3 (lám. 2); 9220, fragmento de hemimandíbula izquierda con M/1-3, bastante deteriorada, y 9201, M/3 derecho no usado.

San Morales: N.º 9299, fragmento de hemimandíbula izquierda con serie P/3-M/3, alvéolos de P/2 y parte del diastema (lám. 3).

Deza: N.º 9256, fragmento de hemimandíbula derecha con P/4-M/3 y restos de P/2-3 (lám. 3).

Descripción:

N.ºs 9233, 9220, 9201 (Mazaterón): Marcada gradación de tamaño y abrasión de M/1 a M/3, con diferencia acusada entre M/1 y M/2. M/3 muy hipsodonto (índice de hipsodontía alrededor del 100 %). Crestas redondeadas y gruesas, en vista oclusal en U. Gruesa capa de esmalte, algo más grueso en el lado labial. M/1-2 bastante usados; en M/2 el valle posterior está más cercano a la base y más desarrollado labialmente que el anterior; perfiles transversales de los valles entre V y U. En el M/3 no usado (n.º 9201) sobresale como mayor altura la punta del protocónido; en n.º 9223, usado, sobresale la del metaconido. Paralófidio muy elevado, bien extendido lingualmente, con extremo lingual casi tan alto como el metaconido. Progresivo descenso de alturas del lóbulo anterior al posterior. Gran diferencia de altura entre el valle anterior (mucho más elevado) y el posterior, cercano a la base del diente. El metalófidio se une al metaconido detrás de él (desplazado labialmente), unos 4 mm por debajo de su punta. La punta posterior del protolófidio se dobla menos hacia atrás que en otros *Plagiolophus*, y es similar a *Plagiolophus mazateronensis* nov. sp. Hipoconúlido elevado, con la cresta anterior dispuesta longitudinalmente, sólo débilmente arqueada, con un valle poco profundo, debido al grosor del hipoconúlido. Cíngulos completamente ausentes. Dimensiones: n.º 9223, L M/1-M/3 = 48; n.º 9201, L = 23, A1 = 7,4, A2 = 7,2 y A3 = 6.

N.º 9299 (San Morales): Dentición muy usada, salvo M/3. Delante de P/3 sólo se observa un alvéolo, por lo que P/2 debió estar muy reducido. Excepto para M/3, las partes anterior y posterior de cada diente están deterioradas (L P/2-M/3 = 64).

P/3: Contorno rectangular, estrechándose anteriormente. Paralófidio poco arqueado lingualmente. Talónido reducido respecto al trigónido. Metaconido en posición retrasada respecto al protocónido. Metalófidio oblicuo, llegando a un hipocónido reducido. Cíngulo externo desde la parte posterior del protocónido hasta el hipocono; cíngulo interno detrás del protolófidio y detrás del metaconido al hipocónido.

P/4: Deteriorado. Mayor y más ancho que P/3, pero de forma similar.

Molares: Marcada gradación de tamaño de M/1 a M/3, con acusada diferencia entre M/1 y M/2. Gruesa capa de esmalte tanto en el lado labial como en el lingual. Cíngulos muy débiles o inexistentes. M/3 relativamente hipsodonto. Paralófidio bien extendido transversalmente, con borde lingual relativamente alto. Metacó-

nido de posición algo retrasada respecto al protocónido. Sobresale entre todos los cónidos el entocónido. Metalófidio unido al metacónido por la parte labial de éste. Hipoconúlido alto, con su cresta anterior alargada, poco arqueada, y dirigida al medio del hipoconúlido. Valle anterior elevado sobre los otros dos, que están relativamente cercanos a la base del diente; perfil de todos ellos en V, bien desarrollados verticalmente. Ausencia de cíngulos.

N.º 9256 (Deza): Morfología dentaria típica de *Plagiolophinae* (Remy, 1976) nuevo rango. Fuerte reducción de la serie premolar, faltando P/1. Se observa parte de la barra diastemática, con un gran foramen mentoniano debajo. P/2 debió estar bastante reducido respecto a los otros dos premolares. P/4 posee todos los cónidos, siendo el trigónido más estrecho y el talónido más bajo. Paralófidio alto, con agudo parastilido. Cíngulo externo interrumpido bajo el protocónido, el interno continuo. Valles en V. Contorno trapezoidal, en vista lateral, más ancho hacia arriba. Molares con fuertes gradientes de altura y abrasión de M/1 a M/3. M/2-3 bastante hipsodontos. Los molares también tienen forma trapezoidal en vista lateral. Unión protolófidio-metalófidio de estructura típicamente plagiolofoide. M/3 no emergido completamente, no observándose el hipoconúlido. Cíngulos tenues o interrumpidos. Fuerte hipoconúlido en M/2. Dimensiones: P/4, L = 12, A = 7; M/1, L = 13, A = 8; M/2, L = 17, A = 8,5, y P/2-4 = 24.

Discusión: Comparando el material de Mazaterón con las especies europeas (ver bibliografía anteriormente) su talla es similar a *Plagiolophus annectens* y algo inferior a *P. ovinus* y *P. ministri*, los cuales, por otra parte, poseen una capa de cemento que falta en nuestro ejemplar. *P. annectens* es menos hipsodonto y las crestas son más gráciles, menos gruesas, a la vez que los cíngulos están más desarrollados. Por lo tanto no es relacionable con ninguna de las especies europeas. Comparado con *Plagiolophus mazateronensis* nov. sp. del mismo yacimiento se observa una gran coincidencia en la morfología (formas redondeadas), con similar forma y desarrollo de las crestas (gruesas, con espeso esmalte labial), forma de los cónidos, desarrollo y disposición del hipoconúlido y debilidad y reducción de los cíngulos. La diferencia de tamaño entre ambos es, por otra parte, significativa como para que se trate de dos especies distintas, aunque, por sus estrechas coincidencias, bastante relacionadas.

En cuanto al material de San Morales, los caracteres morfológicos corresponden completamente a los del género *Plagiolophus*. Las coincidencias con el material de Mazaterón son patentes, tanto en talla, como en el desarrollo relativo de los tres molares, así como en los caracteres morfológicos. Se observan algunas diferencias en M/3, siendo en Mazaterón algo más hipsodonto, con crestas y cónidos más gruesos y redondeados, valles internos más reducidos, sobre todo el del hipoconúlido, cresta de éste de longitud menor y metacónido más prominente hacia arriba. Es destacable la gran reducción del segmento premolar, con P/1 ausente y P/2 que debió estar muy reducido (se conserva sólo el alvéolo).

Por la talla similar y semejante reducción de los premolares la forma de Deza es posiblemente relacionable con las de Mazaterón y de San Morales.

Plagiolophus sp. III

Sinonimia: 1992b *Plagiolophus* sp. Cuesta, pág. 112, figura 10.

Edad: Eoceno superior-Oligoceno inferior (fig. 2).

Distribución: Molino del Pico, Cuenca del Duero, sector suroccidental, provincia de Zamora, Castilla y León, España (fig. 1).

Material: N.º 8599, fragmento de hemimandíbula derecha con M/3; N.º 8560, M/3 derecho.

Descripción:

N.º 8599: M/2 parcialmente incluido en la mandíbula; hipoconúlido incompletamente emergido. Diente muy hipsodonto a juzgar por la parte aún no emergida, algo usado. Gruesa capa de cemento cubriendo toda la pieza. Paralófidio bien desarrollado, dispuesto transversalmente, alto en su extremo lingual. Cresta anterior, en vista oclusal, muy redondeada, con el valle anterior bien desarrollado. Unión protolófidio-metalófidio con interrupción del esmalte entre ambos. Valle posterior más reducido que el anterior. Pequeño hipoconúlido bastante más bajo que los dos lóbulos anteriores, bien extendido antero-posteriormente.

N.º 8560: M/3 derecho deteriorado en el lóbulo anterior. Pieza no usada, muy hipsodonta. Capa de cemento continua en la parte superior, tendiendo a desaparecer hacia la base de la corona. Disminución progresiva de altura del lóbulo anterior hasta el hipoconúlido. Valles internos muy desarrollados verticalmente, con perfil en V y el fondo cercano a la base de la corona. Ausencia de cíngulo interno; cíngulo externo muy débil o inexistente. Metalófidio no alcanzando la punta del metacónido. Dimensiones: L = 28, A = 9,7 y H = 33.

Discusión: Las características de ambas piezas corresponden al género *Plagiolophus*. El tamaño, acusada hipsodoncia y el gran desarrollo de la capa de cemento lo acercan a las especies terminales del género (final del Eoceno superior y Estampienense inferior): *P. fraasi*, *P. majus* y *P. javali*, alejándose de las especies del Eoceno medio y principio del Eoceno superior. Una edad Eoceno terminal u Oligoceno inferior ha sido sugerida por Jiménez (1983) y Jiménez *et al.* (1983) para este yacimiento. Por otro lado, los caracteres observados no lo asocian, en principio, con las formas de *Plagiolophus* de Mazaterón.

Género *Leptolophus* Remy, 1965

Especie tipo: *L. stehlini* Remy, 1965.

Especies incluidas: *L. nouleti* (Stehlin), 1904.

Edad: Parte superior del Eoceno superior (MP 15?, MP 16).

Distribución: Francia y España (Cuenca del Duero, Mazaterón).

Diagnosis (basada fundamentalmente en Remy, 1965; parte de los caracteres pasan a la diagnosis de la subfamilia): *Plagiolophinae* (Remy, 1976) nuevo rango de talla media. Incisura naso-maxilar no sobrepasando P2/; encuadre de dicha incisura formado por nasal y premaxilar, sin participación del maxilar. Re-

gión nasal muy estrecha, con fuerte constricción de la cara externa del maxilar. Orificio posterior del canal suborbitario situado muy posteriormente, a nivel de M2/. Arco zigomático delgado, elevado fuertemente hacia atrás (cavidad glenoidea alta). Rama ascendente de la mandíbula elevada y estrechada en la región articular; rama horizontal baja. Diastema postcanino muy largo (C-P2/ = 21,5, P2/-M3/ = 70,2; según Franzen, 1972a). Fórmula dentaria 3/3 1/1 3/3 3/3. Dentición marcadamente heterodonta y lofodonta, con las crestas de los molares superiores muy estrechas y alargadas (de donde deriva el nombre del género). Premolares afectados de una gran reducción, faltando P1/. Sin mesostilos en los premolares superiores. P4/ con una punta externa o dos muy juntas. El protocono tiende a unirse por dos crestas transversales anterior y posterior al ectolofa. Paracónulo menos individualizado que en otros géneros. Molares muy desarrollados, aumentando su superficie e hipsodoncia de M1/ a M3/, con marcado gradiente de abrasión. Dientes superiores e inferiores con forma trapezoidal en vista lateral (Remy, 1988, pág. 160). Desarrollo de una fina capa de cemento. Cíngulos poco desarrollados.

Leptolophus sp. (lám. 1)

Sinonimia: 1992b *Leptolophus* sp. Cuesta, págs. 112 y 115, figura 10.

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

Distribución: Mazaterón, Cuenca del Duero, subcuenca de Almazán, provincia de Soria, Castilla y León, España (fig. 1).

Material: N.^{os} 8599, M2/ derecho, y 11018, M3/ izquierdo.

Descripción:

N.^o 8599: M2/ derecho (lám. 1), poco grado de desgaste. En vista lateral presenta un contorno trapezoidal, ensanchándose el ectolofa desde el cuello al metastilo. El parastilo está roto. En vista oclusal el contorno del diente es trapezoidal, con el ectolofa más largo que el lado interno. El mesostilo es cortante y prominente, al igual que el metastilo, que está dirigido hacia atrás y afuera. El ectolofa es más cóncavo, menos aplanado que en *L. nouleti* y *L. stehlini*. Tanto en vista labial como lingual la pieza es marcadamente hipsodonta. Los lófos linguales (protolofa y metalofa) adoptan la forma y disposición típicas del género *Leptolophus*: proto y metalofa muy estrechos, con marcada lofodoncia, a pesar de lo cual, en el protolofa se marca claramente el paracónulo. El protocono es muy aplanado labial y lingualmente, y paralelo al ectolofa (hay una inflexión entre el protocono y su unión al paracónulo); el protolofa se extiende mucho hacia atrás, sobrepasando el mesostilo. El metalofa es igualmente muy oblicuo; en su cara posterior se marca ligeramente el metacónulo. El metalofa se une a la cara interna del ectolofa un poco por delante del mesostilo, existiendo contacto hasta una altura considerable, impidiendo toda comunicación entre los dos valles transversales. En la parte posterior del diente hay un hipostilo corto debido a la oblicuidad del

metalofa. Ligeramente cíngulo externo en W, continuación de los estilos externos; cíngulo anterior que desciende hacia la cara interna del diente; sin cíngulos interno y posterior. Fina capa de cemento discontinuo en el ectolofa, protolofa y valles internos. Dimensiones, L = 18,2, A = 14,6.

N.^o 11018: M3/ izquierdo (L = 21). Bastante deteriorado, sobre todo en la cara externa del ectolofa. Contorno triangular muy estrecho, con protolofa y metalofa más paralelos al ectolofa que en M2/. Gran hipsodoncia, con conos internos muy elevados, especialmente el protocono; en el protolofa queda marcado el paracónulo.

Discusión: La morfología de ambas piezas corresponde claramente al género *Leptolophus* (ver Remy, 1965 y 1988):

- Marcada lofodoncia.
- Hipsodoncia, tanto en la cara labial como en la lingual.
- Forma trapezoidal en vista lateral.
- Desarrollo de una fina capa de cemento.
- Acusada oblicuidad de protolofa y metalofa.

Comparado con las dos especies descritas M2/ (N.^o 8.599) se asemeja más a *L. nouleti*, del yacimiento de Castrais, parte superior del Eoceno medio (MP 15 ó 16), que es la forma más temprana y muestra las características genéricas menos acusadas que la otra especie. Se ha realizado la comparación directamente con la pieza tipo, observándose:

— Vista lateral externa similar: desde el cuello se ensancha continuamente en el lado del metastilo, pero a partir de cierta altura vuelve a estrecharse.

— Semejante disposición de proto y metalofa: en ambos el protolofa se dobla detrás del paracónulo, haciéndose paralelo al ectolofa.

— Talla similar.

Sin embargo existen una serie de diferencias, teniendo nuestro ejemplar un mesostilo más prominente y cortante, al igual que el metastilo; todos los «estilos» están menos claramente plegados sobre el ectolofa que en *L. nouleti*. Además es más hipsodonto; por otra parte en *L. nouleti* no hay conexión entre metalofa y ectolofa.

Comparado con *L. stehlini*, especie más tardía (Robiac y Le Bretou), se observan unas diferencias mayores, teniendo ésta última especie:

— Contorno lateral distinto; en el metastilo no hay una inflexión, sino que se ensancha de manera continua.

— Ectolofa muy plano, con «estilos» poco salientes.

— Paracónulo menos individualizado, muy unido al protocono.

— Talla ligeramente menor.

— Metalofa unido al medio del ectolofa.

— Hipostilo más plano.

No obstante el grado de hipsodoncia es similar y en ambos existe un cíngulo anterior. Por otra parte,

el protofofo se extiende hacia atrás más que en las dos especies francesas.

En resumen M2/ (N.º 8.599) presenta varios caracteres evolucionados poseídos también por *L. stehlini* (lofodoncia, hipsodoncia) a la vez que otros típicos de *L. nouleti* (contorno lateral, forma del protofofo). Además posee ciertos caracteres propios como son el metalofo unido al ectofofo muy adelante y hasta bastante altura, los «estilos» muy cortantes y las caras externas del ectofofo cóncavas antero-posteriormente. M3/ (N.º 11.018) presenta un desarrollo del protofofo y del paracónulo que lo asemejan más a *L. nouleti*.

Las diferencias arriba señaladas parecen suficientes como para considerar la forma de Mazaterón como una nueva especie de *Leptolophus* distinta de las dos descritas en el Eoceno medio de Francia, si bien el material disponible no es suficiente por el momento. De las dos especies descritas en Francia parece estar más emparentada con *L. nouleti*, aunque presenta varios caracteres derivados con relación a ésta (mayor lofodoncia e hipsodoncia), lo cual está de acuerdo con el nivel estratigráfico más alto sugerido para Mazaterón.

Relaciones filogenéticas de los *Plagiolophinae* (Remy, 1976) nuevo rango

El ordenamiento sistemático y filogenético de los Equoidea del Eoceno europeo no ha dejado de ser controvertido desde sus primeros hallazgos (Cuvier, 1904) hasta la actualidad. Gran parte de esta problemática se debe a que son formas primitivas y, por tanto, plesiomórficas, así como a la existencia frecuente de convergencias y paralelismos en numerosas líneas de Equoidea (*Perissodactyla* en general) lo que ha conducido a una gran disparidad de agrupaciones sistemáticas e interpretaciones filogenéticas. Todas ellas pueden agruparse en dos conjuntos de concepciones.

Por un lado hay una serie de agrupaciones que incluyen todos los géneros europeos eocenos en una única familia, *Palaeotheriidae*, a veces con la excepción del género basal *Hyracotherium* separado en una familia aparte (Remy, 1976). Tal visión unificadora había sido ya apuntada por Stehlin (1905) que los reunió bajo la denominación común de «Paleohíppidos»; tampoco Simpson (1945) considera necesario separar los diferentes géneros de Equoidea del Eoceno europeo.

En el otro extremo tenemos agrupaciones dicotómicas, con una división de las formas europeas en dos grupos netamente separados:

— *Palaeotheriidae* s.s.: género *Palaeotherium* y afines (*Pseudopalaeotherium*, *Cantabrotherium* y

Franzenium) junto con *Plagiolophus* y formas afines (*Paraplagiolophus* y *Leptolophus*).

— El resto de géneros por lo general más primitivos, más braquidontos y bunodontos (*Hyracotherium*, *Propachynolophus*, *Pachynolophus*, *Propalaeotherium*, *Lophiotherium*, *Anchilophus*, *Paranchilophus*). De tal opinión es Depéret (1901) que agrupa a los últimos en la familia *Hyracotheriidae*, mientras que Viret (1958) los incluye en *Equidae*. Esta última denominación es seguida por Savage *et al.* (1965), en cuyo esquema filogenético (*op. cit.*, fig. 42) aparece muy neta la separación de estos géneros con respecto de *Palaeotheriidae* s.s. Franzen (1968, 1972a y b) va más allá en esta dicotomía, argumentando la no relación directa de *Palaeotheriidae* s.s. con el supuesto género basal *Hyracotherium*. Recientemente Franzen (1989) ha aportado nuevas pruebas en favor de esta separación. En su esquema filogenético de los Ungulados, Prothero *et al.* (1988) sitúan los *Palaeotheriidae* s.s. cercanos a *Hyracoidea*, y alejados de *Equidae*. Un esquema dicotómico distinto ha sido presentado recientemente por Hooker (1989) y Prothero y Schoch (1989), separando la Superfamilia *Pachynolophoidea* (*Anchilophus* y *Pachynolophus*) del resto de géneros (*Equoidea*).

En conclusión es evidente la enorme disparidad de interpretaciones en la sistemática y relaciones filogenéticas dentro del grupo. Es de destacar, sin embargo, que todas las agrupaciones sin excepción asocian siempre *Palaeotherium* y *Plagiolophus*, frente al resto de géneros, si bien Remy (1976) observa una serie de diferencias, que le llevan a separar *Plagiolophus* y sus afines *Paraplagiolophus* y *Leptolophus* en una tribu aparte, *Plagiolophini*.

La comparación de los distintos géneros de *Equoidea* europeos, especialmente *Palaeotherium* (y afines), *Plagiolophus* (y afines) y *Propalaeotherium*, nos ha conducido a proponer una interpretación diferente, en base a una serie de hechos que señalamos a continuación (fig. 7).

■ Características que indican que *Plagiolophus* se habría derivado de otros *Equoidea* más primitivos del Eoceno europeo

Las coincidencias entre *Plagiolophus*, y los géneros afines *Paraplagiolophus* y *Leptolophus*, con *Propalaeotherium* parecen corresponder a una estrecha relación filogenética entre ellos, hecho ya sugerido anteriormente por Stehlin (1905), Remy (1976) y Hooker (1986). Además de las sinapomorfías señaladas para *Equoidea* (MacFadden, 1976; Hooker, 1989), como confluencia foramen oval-foramen lacerado medio, acercamiento foramen óptico-grupo posterior de forámenes o incisivos espatulados y de filo simple, son características compartidas por todos los géneros arriba citados:

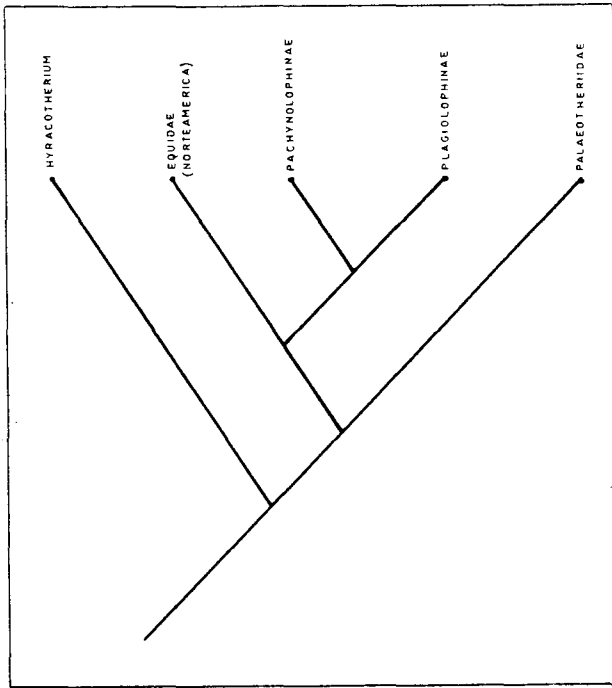


Fig. 7.—Esquema filogenético de los Equoidea del Eoceno europeo. La confluencia foramen óptico con grupo posterior de forámenes es la única sinapomorfía que une Palaeotheriidae con el resto de Equoidea. Palaeotheriidae posee una serie de autapomorfías que lo separan de los demás grupos: reducción del paracónulo, desaparición del metastilido, caras de la pared externa cóncavas antero-posteriormente, marcada diferencia de altura entre conos externos e internos, marcada diferencia de altura y superficie entre protocono e hipocono, falta de hipoconúlido en M/1-2, parte interna de los dientes inferiores con delgada capa de esmalte, unión protolofido-metalofido ascendiendo ambos a la par a la punta del metacónido. A partir de *Hyracotherium* los Equidae norteamericanos han evolucionado independientemente de las formas europeas (*Pachynolophidae*) y poseen un sistema de molarización de los premolares distinto, con formación del hipocono a partir del traslado distal del protocono. Los *Plagiolophinae* (Remy, 1976) nuevo rango están relacionados con *Pachynolophinae*, especialmente *Propalaeotherium*.

- Paracónulo presente.
- Presencia de mesostilo.
- Presencia de metastilido.
- Escasa diferencia de alturas entre conos exteriores (para y metacono) e interiores (proto e hipocono).
- Hipoconúlido en M/1-2.
- Grosor del esmalte en la cara lingual sólo ligeramente más delgado que la cara labial.
- Diferencia de tamaño protocono-hipocono en los molares superiores poco marcada.

Por otra parte, numerosos caracteres de *Plagiolophus* y afines pueden interpretarse como una derivación desde formas más primitivas de Equoidea, especialmente *Propalaeotherium* o alguna forma empa-

rentada. Una serie de formas del Eoceno medio (varias especies de *Plagiolophus* y el género *Paraplagiolophus*) representan una posición intermedia entre *Propalaeotherium* y los *Plagiolophus* del Eoceno superior-Oligoceno inferior, más avanzados:

- Profundización de la incisura nasal, con dos grupos diferentes en *Plagiolophus* (Brunet y Jehenne, 1989).
- Desplazamiento posterior del foramen suborbitario.
- Ampliación del diastema postcanino (análogamente a la incisura, con dos morfotipos descritos por Brunet y Jehenne, 1989).
- Desaparición de P1.
- Reducción de los conos externos de dos a uno único en los premolares superiores.
- Unión de la cresta posterior del protocono al ectolofa (postprotocrista) en premolares superiores.
- Desarrollo de para y metastilo en premolares superiores.
- Desaparición de las costillas de para y metacono en la pared externa.
- Tendencia a la oblicuidad de protolofa y meta-lofo.
- Ligero aumento de la curvatura lingual del ectolofa.

■ Diferencias numerosas en el modelo y estructura dentarios entre *Palaeotherium* (y afines) y *Plagiolophus* (y afines), ambos grupos originariamente asociados en todos los esquemas sistemáticos, que obligan a plantearse una relación filogenética entre ambos mucho menos estrecha que la clásicamente aceptada:

- Incisivos, en formas primitivas de *Palaeotherium*, con dos puntas, siendo en los otros Equoidea en forma de pala; en *Palaeotherium* del Eoceno superior se observa una tendencia hacia esa segunda forma.
- Paracónulo en dientes yugales superiores, casi indistinguible en *Palaeotherium*.
- Caras externas del ectolofa cóncavas mesio-distalmente, sin marcarse los conos externos.
- Diferencia de tamaño protocono-hipocono marcada en *Palaeotherium*.
- Fuerte diferencia de altura de los conos externos respecto a los internos en *Palaeotherium*.
- Curvatura lingual del ectolofa, acentuada en *Palaeotherium*.
- Ausencia de metastilido en dientes yugales inferiores en *Palaeotherium*.
- Unión protolofido-metalofido, completamente diferente en *Palaeotherium*, ascendiendo ambas crestas a la par hacia la punta del metacónido.
- Hipoconúlido en M/1-2, ausente en *Palaeotherium*.

— Grosor del esmalte en la cara lingual de los molares inferiores, muy pequeño respecto a la labial en *Palaeotherium*.

Así pues, las similitudes entre *Palaeotherium* y *Plagiolophus* deben interpretarse más como convergencias que como pruebas de una relación directa entre ambos, y en la mayoría de los casos se han dado en otras líneas independientes entre sí, como por ejemplo:

- Confluencia foramen oval-foramen lacerado medio.
- Tendencia a la profundización de la incisura nasal.
- Desplazamiento posterior del foramen suborbitario.
- Formación de mesostilo.
- Formación de parastilo y metastilo.
- Tendencia a la oblicuidad de los lófos transversales.
- Tendencia a la hipsodoncia.
- Tendencia a la selenolofodoncia.

Tan sólo el acercamiento entre el foramen óptico y el grupo posterior de forámenes puede, en principio, interpretarse como sinapomorfía de *Palaeotherium* (y afines) con el resto de Equoidea.

Resumiendo, todos los datos anteriores apuntan hacia una interpretación diferente de las expuestas con anterioridad sobre el contenido de la familia Palaeotheriidae y a una solución distinta del problema de la filogenia y sistemática de los Equoidea europeos eocenos (fig. 7). La comparación entre *Propalaeotherium* (y otros Equoidea primitivos) con *Plagiolophus* (y formas afines) conduce a una derivación de éstos a partir de aquéllos. Por otro lado las semejanzas entre *Palaeotherium* (y afines) y *Plagiolophus* (y afines) no parecen implicar una comunidad de origen cercana, sino que más bien deben interpretarse como convergencias desde un modelo dentario inicialmente distinto, lo cual explicaría las numerosas diferencias que se observan entre ambos grupos en varios aspectos. Según esto *Palaeotherium* (y géneros afines) no debe agruparse con *Plagiolophus*, y debe separarse de este género, así como del resto de Equoidea europeos. En tal hipótesis, *Plagiolophus*, *Paraplagiolophus* y *Leptolophus* tendrían un origen europeo (autóctono) mientras que los Palaeotheriidae (*Palaeotherium*, *Pseudopalaeotherium*, *Cantabrotherium* y *Franzenium*) serían de origen alóctono, quizás africano. Todo lo anterior implicaría que los Equoidea europeos eocenos no serían un grupo monofilético, sino para o polifilético. En su reciente interpretación filogenética Prothero *et al.* (1988) han colocado Palaeotheriidae s.s., más cercanos a Brontherioidea que a Equidae; Casanovas y Santafé

(1991), en relación con esto último, han lanzado la posibilidad de un origen africano de Palaeotheriidae s.s. y una posible relación con los Perisodáctilos africanos de esa época (Hyracoidea). Todo ello podría aclarar el origen hasta ahora desconocido de *Palaeotherium*.

Clasificación

La clasificación que se propone en base a todo lo anterior es la siguiente:

Superfamilia Equoidea Gray, 1821

Familia Hyracotheriidae Cope, 1881: *Hyracotherium* Owen, 1840

Familia Pachynolophidae Pavlow, 1888

Subfamilia Pachynolophinae Pavlow, 1887-1888: *Propachynolophus* Lemoine, 1891; *Pachynolophus* Pomel, 1847; *Lophiotherium* Gervais, 1849; *Propalaeotherium* Gervais, 1849; *Anchilophus* Gervais, 1852; *Paranchilophus* Casanovas y Santafé, 1989.

Subfamilia Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango: *Plagiolophus* Pomel, 1847; *Paraplagiolophus* Depéret, 1917; *Leptolophus* Remy, 1865
Familia Palaeotheriidae Bonaparte, 1850: *Palaeotherium* Cuvier, 1804; *Pseudopalaeotherium* Franzen, 1972; *Cantabrotherium* Casanovas y Santafé, 1987; *Franzenium* Casanovas y Santafé, 1989.

Con ello a la Tribu Plagiolophini (Remy, 1976) se le asigna el rango de subfamilia.

Bioestratigrafía y biogeografía

Desde un punto de vista bioestratigráfico y teniendo en cuenta la escala de Schmidt-Kittler ed. (1987) para el Paleógeno continental europeo, los yacimientos del Eoceno de la Cuenca del Duero con Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango pueden agruparse como sigue (fig. 2; Cuesta, 1991, 1992b):

Casaseca, Jambrina, El Viso-Sanzoles: Presencia de *Plagiolophus casasecaensis* nov. sp. y formas similares, con un grado de primitivismo mayor que las especies de *Plagiolophus* más antiguas de Europa. Se ha sugerido una edad MP 13-14 (Eoceno medio, parte media) en base a la fauna de Perisodáctilos de Casaseca, el yacimiento mejor conocido de los tres. En efecto, la combinación de un *Plagiolophus* primitivo, con abundantes Lophiodontidae, *Pachynolophus* y escasos Palaeotheriidae es la típica de la parte media del Eoceno medio europeo (Geiseltal OMK, Egerkingen, Issel, Bouxwiller, etc.; Franzen y Haubold, 1986a y b, 1987; Hartenberger, 1970; Jaeger, 1971).

Caenes y San Morales: Aparecen formas más evo-

lucionadas y muy peculiares, poco relacionadas con las especies europeas: *P. mazateronensis* nov. sp. y *Plagiolophus* sp. II, asociadas con Lophiodontidae, Palaeotheriidae (*Franzenium durense*) y Pachynolophinae más evolucionados. En los niveles familiar y subfamiliar esta última asociación es propia de la parte superior del Eoceno medio, MP 16 (Robiac, Le Bretou y Creech Barrow; Sudre, 1969; Remy, 1988; Hooker, 1986).

Mazaterón: Formas similares a los yacimientos anteriores (*P. mazateronensis*, *Plagiolophus* sp. II), aparición del género *Leptolophus*, junto con Palaeotheriidae muy diversificados (*Palaeotherium giganteum*, *Cantabrotherium casanovasae*, *Franzenium durense*), Pachynolophinae (*Paranchilophus*, presente también en Caenes), todos ellos muy hipsodontos y diferentes a las formas europeas; ausencia de Lophiodontidae. Esto último unido a la hipsodoncia situaría a Mazaterón en el Eoceno superior, pero por un lado, las similitudes estrechas con Caenes y por otro la presencia del género *Leptolophus*, conocido en Francia en los niveles de La Livinière y Robiac abogarían por situarlo al final del Eoceno medio (MP 16 o MP 17).

El yacimiento de Deza, con muy escasos Perisodáctilos, ha sido situado en el Eoceno superior en base a referencias bibliográficas (Armenteros *et al.*, 1989).

Molino del Pico: Presencia de un *Plagiolophus* sp. muy hipsodonto y con gruesa capa de cemento, con similitudes con las especies europeas del Eoceno superior-Oligoceno inferior.

Biogeográficamente los yacimientos del Eoceno medio son imperfectamente conocidos; no obstante, con los datos disponibles, las diferencias con Europa no parecen muy acusadas, a pesar de la presencia de la especie propia *Plagiolophus casasecaensis* nov. sp. Sin embargo al final del Eoceno medio y principio del Eoceno superior (Caenes, San Morales y especialmente en Mazaterón) se aprecia un acusado endemismo en las faunas de Perisodáctilos en general (Cuesta, 1991, 1992b, 1993b) y de Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango en particular. Así la especie *P. mazateronensis* nov. sp. sólo se conoce en Mazaterón y Caenes y *Plagiolophus* sp. II en Mazaterón, San Morales y Deza; por el contrario en Europa y área subpirenaica el género *Plagiolophus* está representado en la misma época por *P. annectens*. Por su parte *Leptolophus* sp. de Mazaterón es una forma diferente de las dos especies conocidas en Francia. En otros Perisodáctilos el grado de endemismo es mayor (Cuesta, 1991, 1992b, 1993b), con los géneros endémicos *Cantabrotherium*, *Franzenium* y *Paranchilophus*, que sólo son conocidos fuera de la Cuenca del Duero en Llamaquique (localidad tipo

de dichos géneros; depresión de Oviedo, Oviedo, España; Casanovas y Santafé, 1987, 1989, 1992) así como Huérmeces del Cerro (Cuenca del Tajo, Guadalajara) donde está presente *Cantabrotherium* (Casanovas y Santafé, 1987). Tales yacimientos de la Cuenca del Duero, unidos a Llamaquique y Huérmeces del Cerro muestran, por lo tanto, unas faunas de Perisodáctilos netamente diferenciadas tanto del resto de Europa occidental como de la zona subpirenaica que está por lo demás estrechamente relacionada con el resto de Europa. En Primates (Moyà y Köhler, 1992) y Roedores (Peláez-Campomanes, 1992) se han observado también diferencias muy claras con el resto de Europa tanto a nivel genérico como específico. Es de destacar la generalización de la hipsodoncia tanto en Perisodáctilos como en Roedores, lo cual es claramente indicativo de unas especiales condiciones ecológicas. Se ha aducido la existencia de alguna barrera geográfica, fundamentalmente relacionada con insularidad, para explicar el patente endemismo de estas faunas (Casanovas y Santafé, 1991; Cuesta, 1991, 1992b, 1993b).

Conclusiones

En la Cuenca del Duero, a partir del material fósil recientemente recolectado, los Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango están presentes en 8 yacimientos, con lo que se ha enriquecido 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 (MP 13-14): Casaseca, Jambrina, El Viso-Sanzoles; Eoceno medio, parte superior (MP 16): Caenes, San Morales; Eoceno medio-superior (MP 16-17): Mazaterón; Eoceno superior: Deza; Eoceno superior-Oligoceno: Molino del Pico.

La mayor diversidad de formas la encontramos en Mazaterón, con tres especies. *Plagiolophus mazateronensis* nov. sp., presente también en Caenes, se caracteriza por una peculiar combinación de caracteres primitivos y evolucionados, sobre todo una considerable hipsodoncia y desarrollo de los molares; una segunda forma escasamente representada, *Plagiolophus* sp. II, difiere de todas las especies europeas, presentando numerosas coincidencias con la anterior, aunque es de talla claramente inferior; en San Morales y Deza existe escaso material relacionable con esta especie. La tercera forma de Mazaterón corresponde a muy escaso material atribuible al género *Leptolophus*, que muestra diferencias significativas con las dos especies establecidas en Francia, siendo

Mazaterón la única localidad peninsular en que se conoce este género.

En Casaseca se ha establecido la especie *Plagiolophus casasecaensis* nov. sp., de la que sólo se conocen series inferiores y está caracterizada por poseer la dentición más primitiva dentro del género. En Jambrina y El Viso-Sanzoles se han determinado formas también primitivas posiblemente relacionables con la descrita en Casaseca.

En Molino del Pico existen escasos restos determinados como *Plagiolophus* sp. III, forma muy hipodonta y con gruesa capa de cemento, con similitudes con las especies terminales del género, del tránsito Eoceno-Oligoceno.

Biogeográficamente es de destacar el patente endemismo de los Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango de Caenes, San Morales y especialmente Mazaterón, con formas desconocidas en Europa y área subpirenaica, paralelamente a lo que ocurre con otros grupos de Perisodáctilos.

La revisión de las formas de Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango, y del resto de Equoidea del Eoceno europeo nos ha conducido a proponer un nuevo agrupamiento sistemático. Tal agrupamiento se basa, por un lado, en las afinidades observadas entre *Plagiolophus* (junto con *Paraplagiolophus* y *Leptolophus*) y Equoidea primitivos, especialmente *Pro-palaeotherium*, por otro en las numerosas diferencias en el modelo y estructura dentarias entre *Palaeotherium* y *Plagiolophus*, y finalmente en la constatación de que muchas de las similitudes entre esos dos géneros pueden deberse a convergencias. La innovación del esquema sistemático propuesto se centra en la separación de *Palaeotherium* (y géneros estrechamente relacionados) con respecto a *Plagiolophus*, *Paraplagiolophus* y *Leptolophus* [Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango], grupos invariablemente unidos en todos los esquemas sistemáticos anteriores.

AGRADECIMIENTOS

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

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

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 Science 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.

A los habitantes 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, Univ. Salamanca, 1-435.

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 Geologica Salmantica*, 5, 107-127.

Brunet, M. y Jehenne, Y. (1989). Révision des genres *Plagiolophus* Pomel, 1847 et *Paloplotherium* Owen, 1848, Mammalia, Palaeotheriidae, du Paléogène d'Europe; intérêt biochronologique. *Annales de Paléontologie (Vertébrés, Invertébrés)*, 75, 23-52.

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

Casanovas-Cladellas, M. L. y Santafé-Llopis, J. V. (1987). *Cantabrotherium truyolsi* nov. gen. nov. sp. (Palaeotheriidae, Perissodactyla) un exemple d'endémisme dans le Paléogène ibérique. *Münchener Geowiss. Abh.*, 10, 243-252.

Casanovas-Cladellas, M. L. y Santafé-Llopis, J. V. (1989). Dos nuevos Paleotéridos (Perissodactyla, Mammalia) del yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo). *Trabajos de Geología*, 18: 337-352.

Casanovas-Cladellas, M. L. y Santafé-Llopis, J. V. (1991). Los Paleotéridos (Perissodactyla, Mammalia) de Llamaquique (Oviedo, España). In: *El yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España) y su contenido paleontológico* (coords. M. L. Casanovas, J. V. Santafé y J. Truyols). *Boletín de Ciencias de la Naturaleza*, IDEA, 41, 101-188.

Corrochano, A. y Carballeira, A. (1983). Las depresiones del borde suroccidental de la Cuenca del Duero. In: *Libro Jubilar de J. M. Ríos, Geología de España*, 2: 513-521.

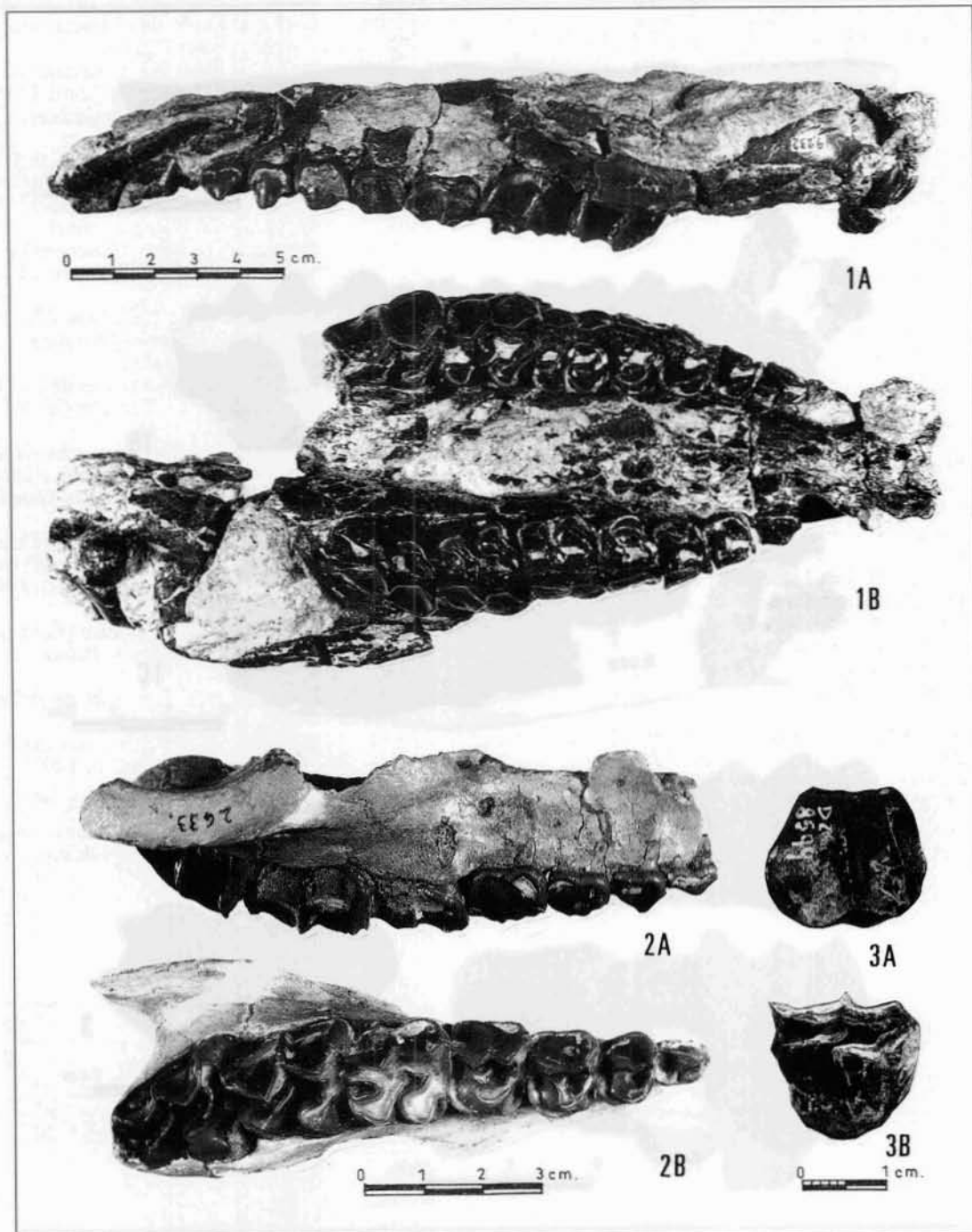
Crusafont-Pairo, M. y Truyols, J. (1957). Algunas precisiones sobre la edad y extensión del Paleógeno de las provincias de Salamanca y Zamora. *Cur. y Conf. Inst. Lucas Mallada*, 9, 83-85.

Cuesta, M. A. (1988). Perisodáctilos del Eoceno de la

- Cuenca del Duero. *IV Jornadas de Paleontología, Resúmenes de las comunicaciones*, Salamanca, 34.
- Cuesta, M. A. (1991). Perisodáctilos del Eoceno de la Cuenca del Duero. Tesis Doctoral, Fac. Biología, Univ. Salamanca, 1-322.
- Cuesta, M. A. (1992a). Creodontos del Paleógeno de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (coord. E. Jiménez). Museo de Salamanca, 101-104.
- Cuesta, M. A. (1992b). Perisodáctilos del Paleógeno de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (coord. E. Jiménez). Museo de Salamanca, 111-120.
- Cuesta, M. A. (1992c). Nota preliminar sobre los Artiodáctilos del yacimiento de Mazaterón (Eoceno superior, Soria). *VIII Jornadas de Paleontología, Resúmenes de las comunicaciones*, Barcelona, 41-42.
- Cuesta, M. A. (1993). Los Palaeotheriidae (Perissodactyla, Mammalia) del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y León, España). *Estudios Geológicos*, 49(1-2), 87-109.
- Cuesta, M. A. (1994). Los Lophiodontidae (Perissodactyla, Mammalia) del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y León, España). *Studia Geologica Salmanticensia*, 29, 23-65.
- Cuenca, M. A. (1993). Cuatro formas de Artiodactyla del yacimiento Eoceno de Mazaterón (Soria, Cuenca del Duero, España). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 3, 81-90.
- Cuesta, M. A., Jiménez, E. y Gil, S. (1993). Fuentesauco: nuevo yacimiento de vertebrados en el límite Eoceno medio-Eoceno superior, de la provincia de Zamora. *IX Jornadas de Paleontología, Resúmenes de las comunicaciones*, Málaga, 91-92.
- Cuvier, G. (1804). Additions et corrections à l'article sur les ossements fossiles du Tapir. *Annales du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 5, 52-55.
- De la Peña, A. (1992). Peces fósiles de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (coord. E. Jiménez). Museo de Salamanca, 43-45.
- Depéret, Ch. (1901). Révision des formes européens de la famille des Hyracothéridés. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 1, 199-225.
- Depéret, Ch. (1917). Monographie de la faune de mammifères fossiles du Ludien inférieur d'Euzet-les-Bains (Gard). *Annales de l'Université de Lyon (Sciences, Médecine)*, 40, 1-274.
- Franzen, J. L. (1968). Revision der gattung *Palaeotherium* Cuvier, 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia). Tesis Doctoral, Univ. Freiburg, 1-181.
- Franzen, J. L. (1972a). *Pseudopalaeotherium longirostratum* n. g., n. sp. (Perissodactyla, Mammalia) aus dem unterstampischen Kalkmergel von Ronzon (Frankreich). *Senckenbergiana lethaea*: 53, 315-331.
- Franzen, J. L. (1972b). Die taxonomische, phylogenetische, konstruktive und funnktionelle Bedeutung der relativen Länge des postcaninen Diastems bei den Equoidea. *Senckenbergiana lethaea*, 53, 333-352.
- Franzen, J. L. (1989). Origin and systematic position of the Palaeotheriidae. In: *The Evolution of the Perissodactyls* (eds. D. R. Prothero y R. M. Schoch). Oxford Univ. Press, New York, 102-108.
- Franzen, J. L. y Haubold, H. (1986a). The Middle Eocene of European Mammalian Stratigraphy. Definition of the Geiseltalian. *Modern Geology*, 10, 159-170.
- Franzen, J. L. y Haubold, H. (1986b). Revision der Equoidea aus den Eozänen Braunkohlen des Geiseltales bei Halle. *Palaeovertebrata*, 16, 1-34.
- Franzen, J. L. y Haubold, H. (1987). The biostratigraphic and palaeoecologic significance of the Middle Eocene locality Geiseltal near Halle (German Democratic Republic). *Münchner Geowiss. Abh.*, 10, 93-100.
- Gaudry, A. (1865). Remarques sur les *Paloplotherium*. *Nouv. Arch. Mus.*, 1, 15-24.
- Gil, S. (1992). Yacimientos de Vertebrados paleógenos de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (coord. E. Jiménez). Museo de Salamanca, 27-37.
- Guisado, R., Armenteros, I. y Dabrio, C. J. (1988). Sedimentación continental paleógena entre Almazul y Deza (Cuenca de Almazán Oriental, Soria). *Studia Geologica Salmanticensia*, 25, 67-85.
- Hartenberger, J. L. (1970). Les Mammifères d'Egerkingen et l'histoire des faunes de l'Eocène d'Europe. *Extrait. Bull. Soc. Geol. Fr.*, 12, 886-893.
- Hernández-Pacheco, E. (1915). Estratigrafía y Paleontología del Mioceno de Palencia. *Mem. Com. Inv. Paleont. Prehist.*, 5, 1-295.
- Hooker, J. J. (1986). Bartonian Mammals (middle/late Eocene) of the Hampshire Basin, southern England. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist.*, 39, 1-478.
- Hooker, J. J. (1989). Character polarities in early perissodactyls and their significance for *Hyracotherium* and infraordinal relationships. In: *The Evolution of the Perissodactyls* (eds. D. R. Prothero y R. M. Schoch). Oxford Univ. Press, New York, 79-101.
- Jaeger, J. J. (1971). La faune de mammifères lutétiens de Bouxwiller (Bas Rhin) et sa contribution à l'élaboration d'une échelle de zones biochronologiques de l'Eocène européen. *Bull. Serv. Carte Géol. Als. Lor.*, 24, 93-105.
- Jiménez, E. (1983). Síntesis del Paleógeno Continental de la Cuenca del Duero. In: *Libro Jubilar de J. M. Ríos, Geología de España*, 2, 103-106.
- Jiménez, E. (1992a). Las dataciones del Paleógeno de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (ed. E. Jiménez). Museo de Salamanca, 39-42.
- Jiménez, E. (1992b). Quelonios fósiles de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (ed. E. Jiménez). 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*, 2, 489-494.
- Jiménez, E., Cuesta, M. A. y Gil, S. (1994). Vertebrados fósiles del Eoceno de Fuentesauco (Zamora). *Studia Geol. Salmanticensia*, 29, 7-22.
- 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 Geologica Salmanticensia*, 5, 59-66.
- López, N. (1984). Memoria explicativa del Mapa Geológico 1:50.000, Hoja 479 (Peñaranda de Bracamonte). Plan Magna, IGME.
- MacFadden, B. J. (1976). Cladistic analysis of primitive equids, with notes on other perissodactyls. *Systematic Zoology*, 25, 1-14.
- Miquel, M. (1906). Restos fósiles de Vertebrados encontrados en San Morales (Salamanca). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 6, 352-357.
- Moyà-Solà, S. y Köhler, M. (1992). Primates del Paleógeno de Castilla y León: Una introducción. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (coord. E. Jiménez). Museo de Salamanca, 121-125.

- Ortega, F. J. y Buscalioni, A. D. (1992). Cocodrilos fósiles de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (ed. E. Jiménez). Museo de Salamanca, 59-70.
- Peláez-Campomanes, P. (1992). Los Roedores del Paleógeno de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (ed. E. Jiménez). 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 Geologica Salmanticensia*, 5, 135-157.
- Portero, J. M., Olmo, P., Ramírez, J. y Vargas, I. (1982). Síntesis del Terciario continental de la Cuenca del Duero. I Reunión de la Geología de la Cuenca del Duero, Salamanca, 1979, IGME, 1, 11-40.
- Prothero, D. R., Manning, E. M. y Fischer, M. (1988). The phylogeny of the ungulates. In *The phylogeny and classification of the tetrapods*, vol. 2, *Mammals* (ed. M. J. Benton). Systematic Association Special Volume, Clarendon Press, 35B, 201-234.
- Prothero, D. R. y Schoch, R. M. (1989b). Classification of the Perissodactyla. In: *The Evolution of the Perissodactyls* (eds. D. R. Prothero y R. M. Schoch). Oxford Univ. Press, New York, 530-537.
- Remy, J. A. (1965). Un nouveau genre de Paleothériidé de l'Eocène supérieur de Midi de la France. *Comptes Rendus des Seances de l'Académie des Sciences de Paris*, 260, 4362-4364.
- Remy, J. A. (1967). Les Palaeotheriidae (Perissodactyla) de la faune de mammifères de Fons 1 (Eocène supérieur). *Palaeovertebrata*, 1, 1-46.
- Remy, J. A. (1976). Etude comparative des structures dentaires chez les Palaeotheriidae et divers autres Périssodactyles fossiles. Thèse 3 cycle, Univ. Strasbourg, 1, 1-207.
- Remy, J. A. (1985). Nouveaux Gisements de Mammifères et Reptiles dans les Grés de Célas (Eocène Sup. du Gard). Etude des Palaeothériidés (Perissodactyla, Mammalia). *Paleontographica*, 189, 171-225.
- Remy, J. A. (1988). Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Eocène supérieur. VIII Perissodactyles. *Paleontographica*, 205, 155-172.
- Román, M. F. (1923). Algunos dientes de Lofiodóntidos descubiertos en España. *Comisión de Investigaciones Paleontológicas y Prehistóricas*, 33, 1-22.
- Román, M. F. y Royo, J. (1922). Sur l'existence des mammifères lutétiens dans le bassin du Douro (Espagne). *Comptes Rendus des Seances de l'Académie des Sciences de Paris*, 175, 1221-1223.
- Savage, D. E., Russell, E. D. y Louis, P. (1965). European Eocene Equidae (Perissodactyla). *University of California publications in Geological Sciences*, 56, 1-94.
- Schmidt-Kittler, N. (ed.) (1987). International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene. *Münchner Geowiss. Abh.*, 10, 1-311.
- Simpson, G. G. (1945). The principles of classification and classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85, 1-350.
- Stehlin, H. G. (1904a). Sur les mammifères des sables bartoniens du Castrais. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 4, 445-475.
- Stehlin, H. G. (1904b). Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Critischer Catalog der Materialien. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft*, 31, 155-445.
- Stehlin, H. G. (1905). Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Critischer Catalog der Materialien. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft*, 32, 447-595.
- Sudre, J. (1969). Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères. *Palaeovertebrata*, 2, 95-156.
- Viret, J. (1958). Perissodactyla. In: *Traité de Paléontologie T. 6* (ed. J. Piveteau), 2, 368-475.
- Zdanzky, O. (1930). Die alttertiären Chinas nebst stratigraphischen Bemerkungen. *Pal. Sin.*, 6, 1-87.

Recibido el 29 de noviembre de 1993
Aceptado el 4 de octubre de 1994

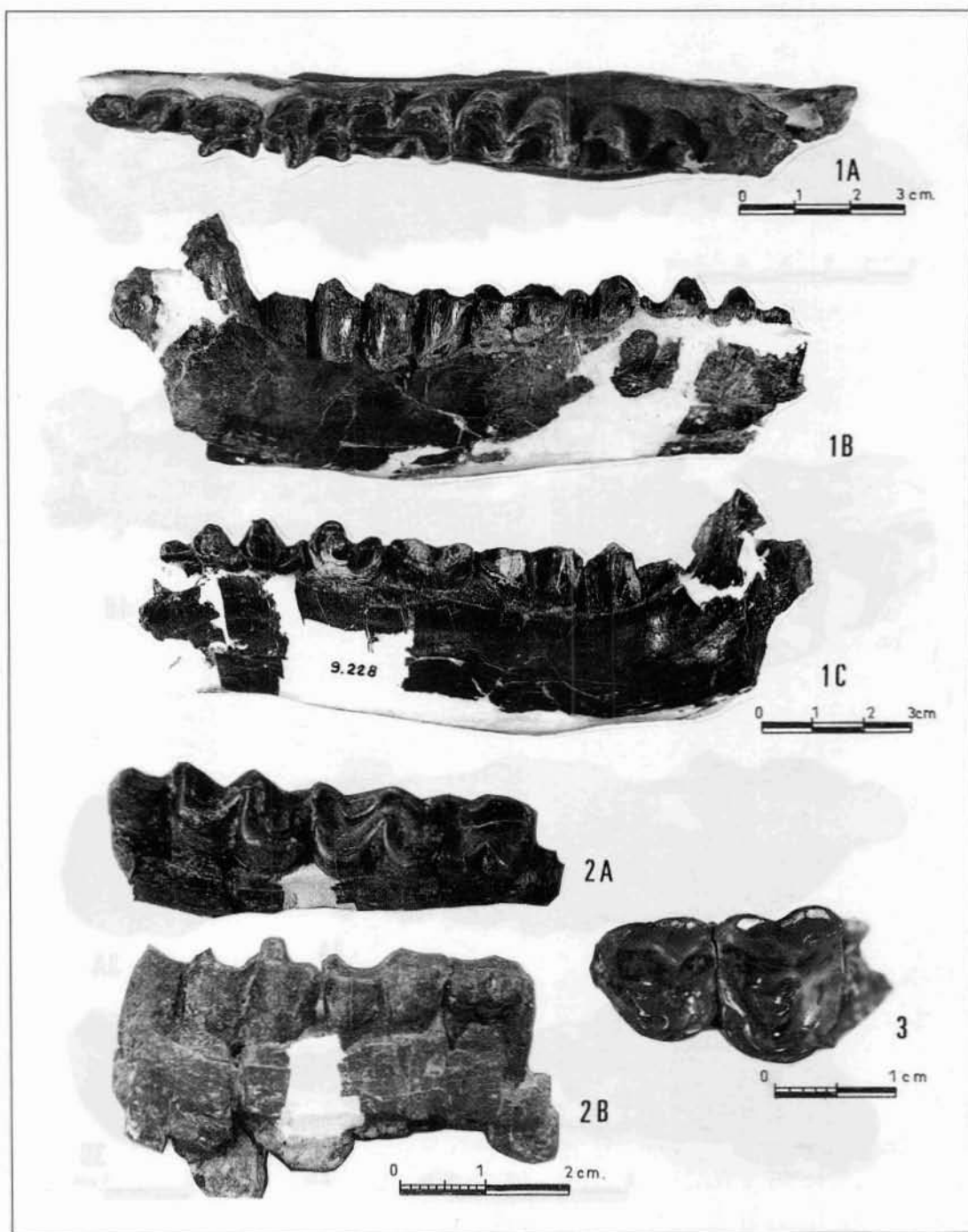


LAMINA 1

Fig. 1.—*Plagiolophus mazateronensis* nov. sp.; cráneo con P1/-M3/ de ambos lados (holotipo, n.º 9232); Mazaterón, Eoceno medio-Eoceno superior (MP 16-17). A) Vista lateral. B) Vista ventral.

Fig. 2.—*Plagiolophus mazateronensis* nov. sp.; maxilar derecho con P1/-M3/ (n.º 2633); Caenes, Eoceno medio, parte superior (MP 16). A) Vista labial. B) Vista oclusal.

Fig. 3.—*Leptolophus* sp.; M2/ derecho (n.º 8599); Mazaterón, Eoceno medio-Eoceno superior (MP 16-17). A) Vista labial. B) Vista oclusal.

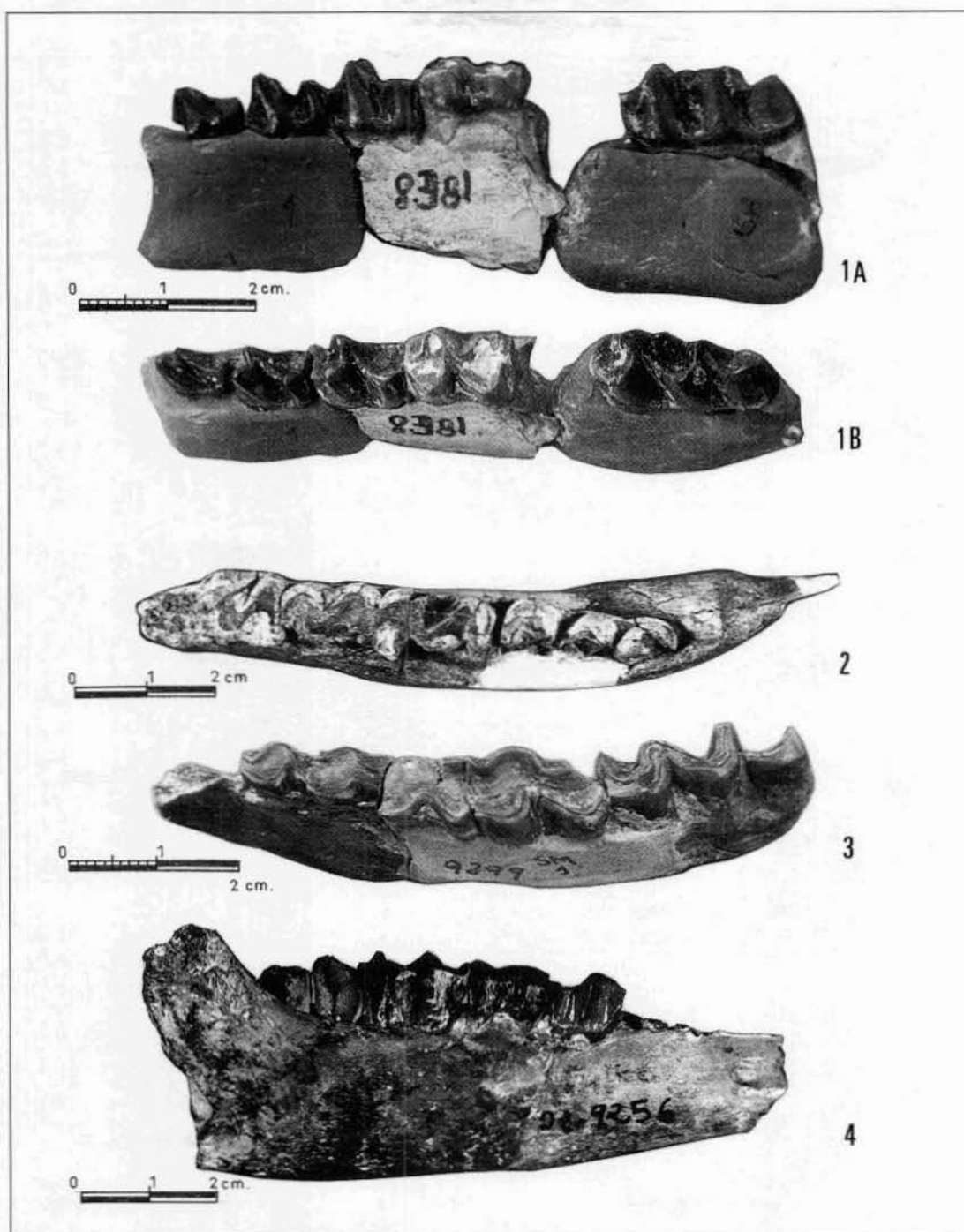


LAMINA 2

Fig. 1.—*Plagiolophus mazateronensis* nov. sp.; hemimandíbula derecha con P1/-M3/ (paratipo, n.º 9228); Mazaterón, Eoceno medio-Eoceno superior (MP 16-17). A) Vista oclusal. B) Vista labial. C) Vista lingual.

Fig. 2.—*Plagiolophus* sp. II; fragmento de hemimandíbula derecha con M/1-M/3 (n.º 9223); Mazaterón, Eoceno medio-Eoceno superior (MP 16-17). A) Vista oclusal. B) Vista labial.

Fig. 3.—*Plagiolophus* sp. I; fragmento de maxilar izquierdo con P2/-P3/ (n.º 8416); El Viso-Sanzoles, Eoceno medio, parte media (MP 13-14). Vista oclusal.



LAMINA 3

Fig. 1.—*Plagiolophus casasecaensis* nov. sp.; serie inferior izquierda con P/2-M/1 y M/3 (holotipo, n.º 8281); Casaseca, Eoceno medio, parte media (MP 13-14). A) Vista labial. B) Vista oclusal.

Fig. 2.—*Plagiolophus* cf. *casasecaensis* nov. sp.; fragmento de hemimandíbula derecha con P/4-M/3 (n.º 9250); Jambрина, Eoceno medio, parte media (MP 13-14). Vista oclusal.

Fig. 3.—*Plagiolophus* sp. II; fragmento de hemimandíbula izquierda con P/3-M/3 (n.º 9229); San Morales, Eoceno medio, parte superior (MP 16). Vista oclusal.

Fig. 4.—*Plagiolophus* sp. II; fragmento de hemimandíbula derecha con P/4-M/3 y restos de P/2 y P/3 (n.º 9256); Deza, Eoceno superior. Vista labial.