

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

MIGUEL ÁNGEL CUESTA (*)

RESUMEN:- En el presente trabajo se realiza el estudio sistemático de los Lophiodontidae (Perissodactyla, Mammalia) de los yacimientos del Eoceno medio de la Cuenca del Duero (Castilla y León, España). Restos pertenecientes a esta familia se han encontrado en las localidades de Casaseca, Corrales y Jambrina (parte media del Eoceno medio, MP 13-14) y en San Morales y Caenes (parte superior del Eoceno medio, MP 16). En San Morales se ha establecido la especie *Lophiodon sanmoralense* nov.sp., perteneciente a las formas gigantes del género y caracterizada fundamentalmente por una especial morfología del hipoconúlido de M/3. En Casaseca existe la mayor diversidad de formas, con *Lophiodon* cf. *tapirotherium*, *Paralophiodon* aff. *isselense* y una tercera forma de menor talla y escasamente documentada. *Paralophiodon* aff. *isselense* está también presente en Corrales; en este yacimiento y en Jambrina y Caenes existe material fragmentario atribuible a Lophiodontidae.

ABSTRACT:- In the present paper the systematic study of the Lophiodontidae (Perissodactyla, Mammalia) of the middle Eocene sites in the Duero Basin Eocene (Castilla y León, Spain) is made. Remains belonging to this family have been found in the localities of Casaseca, Corrales and Jambrina (middle part of the middle Eocene, MP 13-14) and in San Morales and Caenes (upper part of the middle Eocene, MP 16). In San Morales has been established the species *Lophiodon sanmoralense* nov.sp., belonging to the giant forms of the genus and characterized mainly by a special morfology of the M/3 hipoconulid. In Casaseca occur the greatest diversity of forms, with *Lophiodon* cf. *tapirotherium*, *Paralophiodon* aff. *isselense* and a third form poorly documented of smaller size. *Paralophiodon* aff. *isselense* is also present in Corrales; in this site and in Jambrina and Caenes there is fragmentary material atributable to Lophiodontidae.

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

Palabras clave: *Lophiodon*, *Paralophiodon*, Lophiodontidae, Perissodactyla, Eoceno, Cuenca del Duero, Castilla y León, España.

Key words: *Lophiodon*, *Paralophiodon*, Lophiodontidae, Perissodactyla, Eocene, Duero basin, Castilla y León, Spain.

INTRODUCCIÓN

En la Cuenca del Duero los terrenos paleógenos continentales forman varios afloramientos más o menos extensos situados en los bordes de la cuenca (fig.1). Aparte de un único punto fosilífero en la depresión de Amblés (provincia de Avila; GARZÓN & LÓPEZ, 1978) sólo dos sectores, el suroccidental y la subcuenca de Almazán, han liberado fósiles de Vertebrados (información geológica, geográfica y bibliografía en: PORTERO *et al.*, 1982; JIMÉNEZ, 1983; JIMÉNEZ *et al.*, 1983; CORROCHANO & CARBALLEIRA, 1983; ALONSO-GAVILÁN, 1981; GUIADO *et al.*, 1988; ARMENTEROS *et al.*, 1989; GIL, 1992). En un principio las faunas de Vertebrados fueron muy imperfectamente conocidas y documentadas (VILANOVA, 1873; CALDERÓN, 1902; MIQUEL, 1906; HERNÁNDEZ-PACHECO, 1915, 1943; ROMAN & ROYO, 1922; ROMAN, 1923; SAENZ, 1934; CRUSAFONT & TRUYOLS, 1957). En los últimos años, gracias a las campañas de excavación en las localidades clásicas y otras descubiertas recientemente, se ha incrementado enormemente el material fosilífero disponible.

En todos los yacimientos los restos fósiles más frecuentes son los de Reptiles (Quelonios y Cocodrilos fundamentalmente) y en algunos de ellos abundan también los Peces (información reciente y bibliográfica sobre tales grupos en: CUESTA, 1993; DE LA PEÑA, 1992; JIMÉNEZ, 1992b; ORTEGA & BUSCALIONI, 1992)). Dentro de los Mamíferos están documentados los siguientes órdenes: Perisodáctilos (CUESTA, 1988, 1991, 1992b, 1993; JIMÉNEZ *et al.*, 1989), Lipotiflos, Marsupiales (PELÁEZ-CAMPOMANES *et al.*, 1989), Primates (MOYA & KÖHLER, 1992), Creodontos (CUESTA, 1992a), Roedores (LÓPEZ, 1984; PELÁEZ-CAMPOMANES, 1992, PELÁEZ-CAMPOMANES *et al.*, 1989) y Artiodáctilos (CUESTA, 1992c y en prensa). El grupo de Mamíferos más abundantes y mejor conocido es el de los Perisodáctilos, que están representados por los taxones típicos del Eoceno de Europa Occidental: Palaeotheriidae, Pachynolophidae (Pachynolophinae y Plagiolophinae), todos ellos Equoidea¹, así como Lophiodontidae, aquí estudiados. La familia Lophiodontidae, anteriormente sólo conocida en Corrales (HERNÁNDEZ-PACHECO, 1915; ROMAN & ROYO, 1922; ROMAN, 1923) está presente en 5 de los 9 yacimientos con Perisodáctilos: Casaseca, Corrales, Jambrina, Caenes y San Morales, todos ellos situados en la zona suroccidental de la Cuenca del Duero (fig.1). La posición estratigráfica de los yacimientos paleógenos con Mamíferos se ha establecido recientemente (fig.2) en base fundamentalmente a las faunas de Perisodáctilos

¹Seguimos la sistemática recientemente propuesta para los Equoidea del Eoceno europeo (CUESTA, 1991, 1992b, 1993).

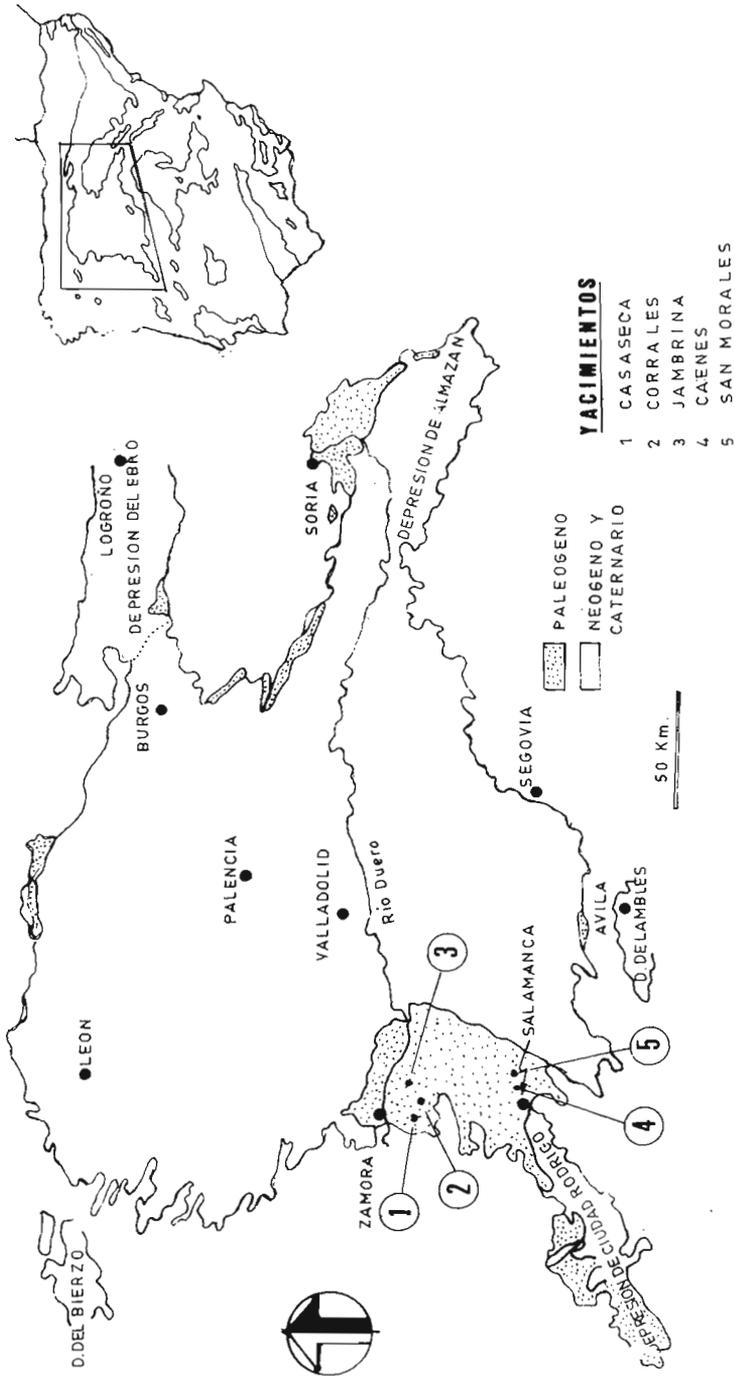


Figura 1: Localización geográfica de los yacimientos de la Cuenca del Duero (Castilla y León, España) con *Lophiodontidae*.

(CUESTA, 1991, 1992b) y de acuerdo con la biostratigrafía del Paleógeno continental europeo (SCHMIDT-KITTLER edit., 1987). Los yacimientos con Lophiodontidae comprenden el Eoceno medio, partes media y superior (ver JIMÉNEZ, 1992a para una revisión de las dataciones en la zona).

Es necesario resaltar la problemática planteada en el estudio de esta familia y otras formas relacionadas. Desde los primeros estudios de CUVIER (1804, 1805, 1822) la abundante bibliografía referente al género *Lophiodon* y formas relacionadas es de las más complejas y contradictorias dentro de todos los Perisodáctilos eocenos (como contribuciones más importantes para el grupo en cuestión destacan: RÜTIMEYER, 1862; FILHOL, 1888; DEPÉRET, 1902 a, b y c, 1921; STEHLIN, 1903-5; FISCHER, 1964 & 1977; SAVAGE & RUSSELL, 1966; SUDRE, 1971; DEDIEU, 1976, 1977a y b). Lo entrelazado y complicado de las sinonimias de las diferentes especies, la frecuente falta de coincidencia en los criterios taxonómicos usados por los distintos autores (comparar, por ejemplo, FISCHER, 1964; DEDIEU, 1976; SUDRE, 1971; HOOKER, 1986), el desconocimiento de la variabilidad intraespecífica unido a la pobre documentación de varias especies, dificultan enormemente el estudio de este grupo. Se resalta, por tanto, la necesidad de una revisión a fondo del género *Lophiodon* y del resto de Ceratomorpha del Eoceno europeo, considerando además su gran importancia en los conjuntos faunísticos de Mamíferos de dicha época. Para la sistemática dentro del género seguimos la aceptada por DEDIEU (1976), en espera de una revisión del grupo.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden Perissodactyla Owen, 1848
Suborden Ceratomorpha Wood, 1937
Superfamilia Tapiroidea Burnett, 1830
Familia Lophiodontidae Gill, 1872².

Género tipo: *Lophiodon* Cuvier, 1822.

Géneros incluidos: *Paralophiodon* Dedieu, 1977, *Lophiaspis* Depéret, 1910 y *Atalonodon* Dal Piaz, 1929.

Distribución: Parte superior del Eoceno inferior (MP 10) a parte superior del Eoceno medio (MP 16), Europa.

² Recientemente (PROTHERO & SCHOCH, 1989a y b; SCHOCH, 1989a y b) asocian la familia Lophiodontidae a Chalicotherioidea y la separan de Tapiroidea y Rhinoceroidea, restringiéndose el contenido del término Ceratomorpha a estos dos últimos grupos. Los géneros europeos eocenos *Hyrachyus* Leidy, 1871 y *Chasmothorium* Rüttimeyer, 1862 son situados en Rhinoceroidea. En este trabajo seguimos una concepción clásica, considerando a los Lophiodontidae como Tapiroidea.

		E O C E N O			
		INFERIOR	MEDIO		
OLIGOCENO	SUPERIOR	HEADONIENSE			
		MP20 ST. CAPRAISE			
		MP19 ESCAMPS			
		MP18 LA DEBRUGE			
	MEDI	RHENANIENSE	MP17 FONS 4	MOLINO DEL PICO DEZA MAZATERON	
			MP16 ROBIAC	BABILA FUENTE CAENES * SAN MORALES * MAZATERON	
			MP15 LA LIVINIERE 2		
			MP14 EGERKINGEN	* CASASECA * JAMBRINA * CORRALES EL VISO-SAN ZULES	
			MP13 GEISELTAL OMK		
			MP12 GEISELTAL UMK		
			MP11 GEISELTAL UK		
			NEUSTRIENSE	MP10 GRAUVES	
				MP 8-9 AVENAY	
MP7 DORMAAL					

Figura 2: Posición estratigráfica de los yacimientos de Mamíferos del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y León, España) según la escala de SCHMIDT-KITTLER (1987); los Lophiodontidae están presentes en los marcados con *.

Género *Lophiodon* Cuvier, 1822

Especie tipo: *Lophiodon tapiroides* (Cuvier), 1812.

Edad: Parte superior del Eoceno inferior (MP 10) a parte superior del Eoceno medio (MP 16).

Distribución: Europa; según HOOKER (1986) posiblemente suroeste de Asia.

Especies incluidas:

L. remense Lemoine, 1878, *L. tapirotherium* Desmarest, 1822, *L. cuvieri* Watelet, 1864, *L. medium* Fischer, 1829, *L. parisiense* Gervais, 1848-52, *L. thomasi* Depéret, 1906, *L. rhinoceros* Rüttimeyer, 1862, *L. lautricense* Noulet, 1851, *L. glandicus* Astre, 1960, *L. sanmoralense* nov.sp.

Diagnosis: FISCHER, 1977, p.1129.

Lophiodon* cf. *tapirotherium

(fig.3; tabs.1 y 3; láms.1 y 4)

Sinonimia: 1992 *Lophiodon* cf. *tapirotherium* CUESTA, p.112, fig.10.

Edad: Parte media del Eoceno medio (MP 13 o 14).

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

Material³:

Nº 9297: Mandíbula con P/2-M/2 izquierdos, P/2 derecho y sínfisis con incisivos y canino, y fragmento de rama izquierda con M/3 (Nº 9296).

Nº 9285: P4/ derecho

Nº 9286: P4/ izquierdo

Nº 9287: P3/ derecho

Nº 9288: P3/ izquierdo

Nº 8397: P2/ derecho

Nº 8402: P2/ izquierdo

Nº 9291: P2/ izquierdo

³Salvo las piezas sigladas con NM, pertenecientes al Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, el material estudiado está depositado en la "Sala de las Tortugas" (Universidad de Salamanca). La numeración de cada pieza corresponde al número de catálogo de aquella colección. La mayor parte de este material ha sido recopilado desde 1965 por el Dr. EMILIANO JIMÉNEZ FUENTES, de la Universidad de Salamanca, y su equipo de colaboradores, contribuyendo numerosas personas y entidades. Agradecemos la amabilidad del Dr. JORGE MORALES por habernos facilitado la revisión del material del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid.

- Nº 8387: fragmento de P4/ derecho
 Nº 9386: fragmento de P3/ derecho
 Nº 9289: M1/ derecho
 Nº 2990: M2/ derecho
 Nº 904: M2/ derecho

Descripción⁴:

Nº 9297: Mandíbula con M2-P/2 izquierdos, P/2 derecho y sínfisis (Nº 9297), fragmento de rama izquierda con M/3 (Nº 9296); tab.1, lám.1.

Morfología mandibular:

Presenta una sínfisis bien desarrollada hacia delante. Su punto más caudal se sitúa detrás de P/3. El diastema C-P/2 es largo. La rama horizontal tiene el borde ventral ligeramente convexo; cara medial convexa. Se observan varios forámenes mentonianos en la sínfisis y en la parte anterior de la rama horizontal.

Incisivos:

Marcada diferencia de tamaños. I/1 reducidos; I/2 poderosos, con aristas laterales cortantes al igual que el cingulo interno. Cingulo externo muy débil. I/3 reducido respecto a I/2 pero mayor que I/1; cingulos internos y aristas laterales en I/1 y I/3.

Caninos:

No separados de I/3. Corona poco arqueada hacia atrás, de sección oval. Una arista anterior, no cortante, nace del cingulo anterior. Arista posterior no marcada. Cingulo completo, más grueso del lado lingual.

P/2:

Algo deteriorados. Apariencia tosca, con contorno elíptico, proporcionalmente bastante ancho. Protocónido alto, macizo, de contorno redondeado, ocupando la mayor parte de la corona. Paralófidio reducido a una cresta muy baja y ancha en la parte anterior del protocónido. Metacónido ausente. Talónido muy reducido, con un hipocónido mucho más bajo que el protocónido y poco separado de éste (el surco vestibular está poco marcado); el hipocónido está situado labialmente. Metalófidio muy rudimentario. Ausencia de fosa talonidiana. Cingulos completos, el externo cortante, elevándose anterior y posteriormente y en la cara externa a nivel del protocónido.

P/3:

Contorno oval, más ancho en el talónido. Construcción tosca, similar a P/2. Protocónido alto; metacónido macizo, poco separado del protocónido, de aproximadamente la misma altura y en posición algo retrasada. Paralófidio poco desarrollado, dirigido lingualmente, fusionándose pronto con el cingulo anterior, delimitando una pequeña fosa trigonidiana. El talónido sólo está ligeramente más desarrollado que en P/2, con hipocónido bajo y poco separado del protocónido. Fosa talonidiana reducida. Cingulo externo continuo y cortante, elevado anteriormente, posteriormente y en la parte media; el interno interrumpido bajo el metacónido.

P/4:

Morfología similar a P/3, con contorno más ancho y poco avanzado respecto a él:

⁴Para la nomenclatura de los elementos dentarios ver FISCHER (1964, 1977) y DEDIEU (1976, 1977a y b).

- metacónido más separado e individualizado del protocónido, en posición más exterior
- talónido proporcionalmente más desarrollado, aunque el hipocónido tiene un desarrollo semejante.

M/1 y M/2:

Característica construcción braquidonta y bilofodonta, con contorno rectangular, ligeramente más anchos en el lóbulo posterior. M/1 usado, deteriorado en el metacónido; M/2 apenas usado, roto en el ángulo antero-interno y en el centro. M/1 de tamaño considerablemente reducido respecto a P/4 y M/2. Paralófidio muy bajo, romo, poco diferenciado del cingulo anterior. Fosa talonidiana reducida en M/1, no visible en M/2. Lóbulos anterior y posterior de aproximadamente la misma altura. Proto- e hipocónido adelantados respecto a meta- y entocónido. El metalófidio, bajo y apenas diferenciado de la masa de la corona, no alcanza el lóbulo anterior, permitiendo una amplia comunicación entre la parte labial y el valle talonidiano. En vista lateral la zona entre los dos lóbulos es baja, y el surco vestibular es de inclinación moderada. Cingulo externo continuo y alto, a veces constituido por arrugas; sin cingulo interno.

M/3:

No usado. Lóbulos anterior y posterior semejantes a M/2, si bien el segundo es más bajo. Fosa trigonidiana muy abierta. Valle talonidiano amplio, de perfil anteroposterior en U, ampliamente comunicado con el lado lingual, ya que el metalófidio está apenas diferenciado de la masa de la corona. Hipoconúlido bajo, bien desarrollado caudalmente, ligeramente más estrecho que el lóbulo posterior, de contorno redondeado, con punta poco marcada y sin cresta de unión de ésta con el lóbulo posterior. Cingulo externo continuo, a veces formado por arrugas serradas, llegando a la punta del hipoconúlido. Sin cingulo interno.

P4/ (Nº 9285 y 9286):

Derecho e izquierdo respectivamente. Probablemente del mismo individuo (fig.3, tab.3, lám.4). Nº 9285 está roto a nivel del parastilo y ligeramente más desgastado. Contorno rectangular, más ancho que largo. Parastilo poco prominente en relación al contorno, bien separado del paracono. Paracono y metacono casi iguales, algo mayor el paracono, con un surco de separación del lado labial; metacono en posición más lingual que el paracono. Costillas de para- y metacono bien marcadas. Protofofo bien desarrollado, uniendo el protocono a la zona entre paracono y parastilo. Protocono en posición central, ligeramente adelantada, no extendido caudalmente. El paracónulo⁵ está esbozado en el protofofo. Sin indicios de hipocono, metalofo y metacónulo. En la parte central existe una fosa delimitada por protocono, paracónulo, paracono y metacono. Cingulos anterior y posterior poderosos y cortantes; cingulo externo interrumpido bajo el paracono; el interno se eleva a nivel del protocono, interrumpiéndose en su punta.

P3/ (Nº 9287 y 9288):

Derecho e izquierdo respectivamente (fig.3, tab.3). Morfología muy similar a los anteriores P4/. No obstante para- y metacono están menos separados, las costillas de ambos son menos salientes y falta el paracónulo. Los cingulos tiene el mismo desarrollo, con una serie de pequeñas arrugas serradas bajo el paracono.

P2/ (Nº 8397 y 8402):

Derecho e izquierdo respectivamente (tab.3, lám.4); Nº 8397 algo menor. Su contorno trapezoidal y su lado anterior más oblicuo los distinguen de P3/ y P4/. Presentan simplificado el modelo de los P3/ y P4/ anteriores. Parastilo reducido respecto al paracono, más alejado de éste que en P3-4/, prominente en el contorno del diente, elevándose sobre él los cingulos

⁵Recientemente se ha generalizado el uso de "paracónulo", empleándose menos el de protocónulo, para denominar la cúspide situada entre paracono y protocono.

externo y anterior. Para- y metacono muy unidos, con surco labial presente, siendo mayor el paracono y situado en posición más labial. Protocono inclinado hacia delante, con el lado oral más abrupto que el caudal. Protolofo uniendo el protocono al punto de intersección del parastilo con el paracono. Fosa interna más anterior que en P3-4/. Cíngulo interno continuo, ascendiendo sobre el protocono, no interrumpiéndose en su punta; cíngulo externo bajo el paracono constituido por arrugas; el resto del cíngulo es continuo, el anterior alto y cortante.

P2/ (Nº 9291):

Izquierdo (tab.3). Roto en el parastilo; se diferencia de los P2/ Nº 8397 y 8402 por para- y metacono menos separados y protolofo interrumpido, sin contacto con el parastilo.

P4/ (Nº 8387):

Fragmento de P4/ derecho (fig.3, tab.3). Conserva la parte interna. Por talla y morfología puede corresponderse con los P4/ Nº 9285 y 9286, si bien el cíngulo interno no está interrumpido y se eleva menos sobre el paracono.

P3/ (Nº 9386):

Fragmento de P3/ derecho. Semejanzas con los P3/ Nº 9287 y 9288; con paracónulo; el cíngulo interno es continuo, con una protuberancia en su elevación sobre el protocono.

M2/ (Nº 2990):

Derecho (fig.3, tab.3, lám.1). Relativamente poco usado, deteriorado delante del protolofo, faltando el parastilo. Contorno trapezoidal, subcuadrado. Ectolofos dirigiéndose oblicuamente hacia dentro y atrás. Separación parastilo-paracono con un surco medianamente profundo; paracono robusto, mucho más alto que las demás cúspides. Costilla del paracono prominente; del lado lingual presenta un surco de separación con el protolofo y en posición más posterior tiene una costilla vertical que alcanza casi el fondo del valle transversal. Metacono desplazado lingualmente, extendido caudalmente, con una cresta aguda que alcanza la base de la corona, mucho más bajo que el paracono, y poco más que el hipocono. Costilla del metacono muy débil. Lofos transversales poco oblicuos hacia atrás y hacia dentro; protolofo más largo que metalofo, unido al ectolofos en el punto de unión paracono-parastilo. Paracónulo no diferenciado. Protocono mayor que el hipocono. Metalofo unido al ectolofos delante del metacono. Ambos lofos transversales son más abruptos del lado oral que del caudal. En el valle transversal la foseta interna es profunda. Cíngulos anterior (parcialmente roto) y posterior bien desarrollados, sin metastilo. Cíngulo externo interrumpido bajo el paracono; el interno se eleva sobre los conos internos interrumpiéndose algo en el protocono y más en el hipocono.

M2/ (Nº 904):

Derecho (tab.3). Poco usado, faltando la mitad posterior y parastilo roto. Ligeramente mayor al M2/ anterior pero muy similar en su morfología, distinguiéndose sólo por su costilla del paracono menos prominente, paracono más separado del parastilo, con surco parastílico menos profundo. Costilla interna del paracono apenas marcada. Cíngulo externo entre paracono y parastilo con arrugas.

M1/ (Nº 9289):

Derecho (fig.3, tab.3, lám.1). Elevado grado de desgaste. En líneas generales corresponde al modelo de los M2/ anteriores, siendo considerablemente menor, y con contorno más cuadrado, lo cual es la norma en todas las especies del género *Lophiodon*. Parastilo prominente y de contorno redondeado. Costilla del paracono menos saliente y ectolofos dirigido menos oblicuamente hacia dentro y hacia atrás que en M2/. Lofos transversales con alto grado de desgaste, en posición más transversal que en M2/; metalofo más breve que el protolofo. Cíngulos anterior y posterior presentes; cíngulo externo más continuo que en M2/, interrumpido sólo en la parte media del ectolofos; el interno asciende sobre los conos internos, estando interrumpido en el hipocono.

Discusión:

- Los caracteres morfológicos dentarios arriba señalados son propios de la familia Lophiodontidae. Refiriéndonos a las piezas dentarias inferiores, la morfología del metalófidio en los molares de la mandíbula N^o 9297 es característica del género *Lophiodon*, y lo diferencian de *Paralophiodon*, especialmente en M/3, y del género *Lophiaspis* que, entre otros caracteres, es de talla muy inferior. Dentro del género *Lophiodon*, *L. remense*, *L. parisiense* y *L. medium*, son de talla claramente menor, mientras que *L. rhinoceros* y *L. lautricense* son mucho mayores (tabs.1 y 4). La talla es intermedia entre *L. tapirotherium* y *L. tapiroides*, y está dentro de los límites de variabilidad de las medidas de *L. cuvieri*. En cuanto a *L. tapiroides*, especie escasamente documentada y de la que no existen descripciones de su dentición inferior, es significativamente mayor (P/2-P/4=78^o en *L. tapiroides* frente a 65 en
- Casaseca). Con relación a *L. cuvieri*, FISCHER (1964, p.38) señala que los molares inferiores son semejantes a los de *L. tapirotherium* y que en la dentición inferior las diferencias entre ambas especies son insignificantes. Según el citado autor los dientes yugales inferiores de *L. cuvieri* tienen cíngulos muy reducidos y poco marcados y en los premolares sólo hay un breve cíngulo en la parte posterior del lado externo. Por el contrario, en *L. tapirotherium* aparecen cíngulos continuos y fuertes, al igual que en nuestro material. Además, según FISCHER (1964) y FILHOL (1888), los premolares inferiores de *L. cuvieri* llaman la atención por su robusto talónido, especialmente P/2, normalmente más desarrollado que en *L. tapirotherium*, y en algunos P/2 y P/3 aparece un entocónido y en un P/2 un metacónido.

Según todo esto la dentición inferior de *Lophiodon* de Casaseca se diferencia de *L. cuvieri* por:

- cíngulos externos fuertes y continuos
- - menor desarrollo del talónido en los premolares, con hipolófidio ni siquiera desarrollado en P/4
- premolares más primitivos sin indicios de molarización.

Lophiodon de Casaseca se caracteriza además por la construcción tosca de los premolares inferiores, fuerte desarrollo transversal de los mismos y reducción del tamaño de M/1 respecto a M/2 y P/4.

Las mayores similitudes en la dentición inferior se aprecian con *L. tapirotherium*, diferenciándose de esta especie, no obstante, por:

- talla ligeramente mayor
- talónido menos desarrollado
- falta de hipolófidio
- reducción de M/1.

La dentición inferior se diferencia de la de *Paralophiodon* aff. *isselense*, presente en el mismo yacimiento, por:

- talla algo mayor
- premolares más anchos, de construcción diferente, más tosca, cíngulos más fuertes y menor desarrollo del hipolófidio
- reducción de M/1 en relación a P/4 y M/2
- molares no rinocerotoideos.

⁶Medidas en mm.

Las piezas dentarias superiores (Nº 9285, 9286, 9287, 9288, 8397, 8402, 9291, 8387, 9386, 9289, 2990, 904) pueden relacionarse con las inferiores arriba descritas.

P4/ (Nº 9285 y 9286), P3/ (Nº 9287 y 9288) y P2/ (Nº 8397 y 8402) muestran un mismo modelo morfológico e incluso pueden pertenecer algunos P3/ y P4/ al mismo individuo. La falta de metalofo los diferencia de los premolares superiores de *Paralophiodon*, siendo además *P. leptorhynchum* y *P. buchsowillanum* menores. Por otra parte está ausente todo indicio de "crista" en el lado lingual del paracono, rasgo típico de *Paralophiodon*. Además el contorno es más cuadrangular en *P. isselense*. La morfología de estas piezas se corresponde mejor con *Lophiodon*, y dentro de este género se diferencian por talla de las especies menores *L. remense*, *L. medium* y *L. parisiense*, así como de las mayores *L. tapiroides*, *L. rhinocerodes* y *L. lautricense* (referencias sobre medidas en tabs. 1 y 4); *L. thomasi* tiene molarizado el P4/. Presenta mayores afinidades con *L. tapirotherium* y *L. cuvieri*.

Los premolares superiores de Casaseca son de talla muy ligeramente superior a los máximos dados por FISCHER (1964) para *L. tapirotherium*, estando dentro de los límites de variación de *L. cuvieri*. No obstante se diferencia de esta última especie por:

- mayor dimensión transversal
- cingulos externos en la parte anterior y posterior del ectofofo
- costilla del metacono menos prominente
- P3/ sin indicio de hipocono
- para- y metacono más separados en P2/
- P2/ más trapezoidal, en *L. cuvieri* cuadrado.

Las coincidencias con *L. tapirotherium* son patentes si bien en P2/ el protolofo no alcanza al ectofofo en esta especie.

Nº 9291, 8387 y 9386 son relacionables con los premolares anteriores.

M1/ y M2/ (Nº 9289, 9290 y 904) son relacionables con la mandíbula de *L. cf. tapirotherium*, así como con los P2-4/ Nº 9285, 9286, 9287, 9288, 9397 y 8402. Los molares superiores corresponden, por la morfología del ectofofo, al tipo "rinocerotoide" (STEHLIN, 1903, DEDIEU, 1976), con pared externa plana detrás del paracono y costilla del metacono muy débil. Falta cualquier indicio de la "crista" en el lado lingual del paracono, característica de *Paralophiodon* (ver DEDIEU, 1976, 1977a y b) lo que diferencia a estos molares de los de *P. isselense* con el cual coincide aproximadamente en la talla. Son, por otro lado, claramente mayores que *L. remense* (FISCHER, 1977). El aplanamiento del ectofofo detrás del paracono es una diferencia con las formas "tapiroides", *L. medium*, *L. parisiense*, *L. thomasi* y *L. cuvieri*. Esta última especie tiene una talla similar pero se diferencia por su poderosa costilla del metacono, contornos redondeados y extrema debilidad de los cingulos. Además hemos observado en molares superiores de Jouy (localidad tipo de *L. cuvieri*) un mesostilo que falta en nuestros ejemplares. Comparando con las especies "rinocerotoides" con las que comparte un semejante modelo de pared externa, se diferencia de las formas de gran talla o gigantes *L. tapiroides*, *L. rhinocerodes* y *L. lautricense*, acercándose por talla a *L. tapirotherium*. En relación con este último, M1/ y M2/ de Casaseca son muy ligeramente superiores a los máximos dados por FISCHER (1964), coincidiendo, salvo pequeños detalles como ausencia de mesostilo en Casaseca, con las piezas de Issel (DEDIEU, 1976).

Género *Paralophiodon* Dedieu, 1977

Especie tipo: *P. isselense* (Fischer), 1829.

Especies incluidas:

P. buchsowillanum (Desmarest, 1822), *P. leptorhynchum* (Filhol, 1888), *P. compactus* (Astre, 1960).

Edad: Eoceno medio (MP 12-15).

Distribución: Europa occidental.

Diagnosis: DEDIEU, 1977b, p.23.

***Paralophiodon* aff. *isselense* (Fischer, 1829)**
(fig.3; tabs.2 y 3; láms.1 y 2)

Sinonimia: 1923 *Lophiodon isselense* ROMAN, pp.13-15, lám.I, figs.1-4.
1992 *Paralophiodon* aff. *isselense* CUESTA, p.112, fig.10.

Edad: Parte media del Eoceno medio (MP 13 o 14).

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

Material:

Casaseca

Nº 9292: hemimandíbula derecha con I/2-M/3.

Nº 9295: P/2 izquierdo

Nº 9294: P/3 izquierdo

Nº 9293: fragmento de hemimandíbula izquierda con M/1-2.

Nº 2032: P4/ derecho

Nº 8398: fragmento de M3/ derecho

Nº 8399: fragmento de M3/ derecho

Corrales

NM 19035-75: M3/ derecho

NM 43034-75: P4/ izquierdo, ambos figurados y descritos por ROMAN (1923, pp.13-15, lám.I, figs.1-4)

NM 43034-75: P3/.

Descripción:

Hemimandíbula derecha (Nº 9292), P/2 izquierdo (Nº 9295), P/3 izquierdo (Nº 9294), fragmento de hemimandíbula izquierda con M/1-2 (Nº 9293), pertenecientes al mismo individuo (tab.2, lám.2).

Morfología mandibular:

Sínfisis bien desarrollada respecto al resto de la mandíbula; el punto más caudal de la sínfisis se sitúa un poco por detrás del límite P/3-P/4. Rama horizontal con borde ventral convexo, presentando la mayor altura bajo el límite M/1-M/2. Foramen mentoniano bajo la parte posterior de P/2. Cara lateral de la rama horizontal aplanada y la medial ligeramente convexa. La rama ascendente tiene una rotura diagonal y desplazamiento de la parte posterior lateralmente, influyendo en ciertas medidas. Borde anterior de la rama ascendente recto, ligeramente inclinado hacia delante. Apófisis coronoide alta con punta roma, dirigida hacia arriba. Borde posterior de la apófisis descendiendo oblicuamente. Escotadura sigmoidea poco delimitada (el borde posterior de la apófisis llega casi hasta el cóndilo). Cóndilo articular grueso, roto en su cara interna, con el eje casi horizontal; superficie articular elíptica. Borde angular deteriorado, aparentemente poco sobresaliente hacia atrás. Fosas poco profundas.

Canino:

Relativamente reducido. No separado de I/3. Corona ligeramente arqueada hacia atrás, de sección oval, con la cara lingual menos convexa que la labial. Una arista recorre los bordes anterior y posterior, alcanzando la punta de la corona y uniéndose al cóngulo posterior. La cresta anterior se ensancha en su parte inferior, fusionándose al cóngulo y siendo más aguda hacia el lado lingual. Cóngulo lingual fuerte y cortante; no hay cóngulo labial.

Incisivos:

Sólo se conservan I/2 y I/3 derechos. I/2 es algo mayor que I/3. Sin cóngulo externo. Cóngulo interno irregular, con protuberancias. Aristas laterales poco cortantes.

P/2:

Contorno oval, más ancho en el talónido. Protocónido alto, cónico, de punta roma, ocupando casi todo el trigónido. No hay indicios de metacónido. Paralófidio bajo, poco separado del protocónido, curvado lingualmente; fosa trigonidiana muy reducida. Talónido reducido, separado del trigónido por un surco vestibular bien marcado. Hipocónido menor y más bajo que el protocónido, situado en el centro del talónido; un corto metalófidio lo une a la parte posterior del protocónido. Hipolófidio muy rudimentario, delimitando una fosa talonidiana apenas diferenciada. Cóngulo externo discontinuo, formado por finas arrugas; cóngulo interno sólo detrás del protocónido.

P/3:

Contorno elipsoidal, con igual anchura en el trigónido que en el talónido. El trigónido tiene un paralófidio más desarrollado que en P/2, dirigido lingualmente, delimitando una fosa trigonidiana mayor. Metacónido perfectamente individualizado, apenas más bajo que el protocónido, bien alineado transversalmente con él, ligeramente retrasado. Talónido relativamente mayor que en P/2, ocupando el hipocónido una posición labial. Este es bajo y está unido al trigónido por un metalófidio que llega al medio de las dos cúspides anteriores. El bajo hipolófidio desciende hacia el lado lingual, presentando una pequeña protuberancia que es el único indicio de entocónido. Fosa talonidiana bien formada. Cóngulos externos formados por arrugas y reducidos a la porción anterior y posterior; sin cóngulos internos.

P/4:

Muy similar a P/3, de mayor tamaño. Contorno más rectangular. Paralófidio más desarrollado y doblado en ángulo hacia el lado lingual, de la misma forma que en los molares. Fosa trigonidiana extendida transversalmente, menor que en los molares. Protocónido y metacónido altos, metacónido más separado que en P/3, algo retrasado. En el talónido, el hipocónido está bien desarrollado aunque sigue siendo bajo. Metalófidio, hipolófidio y fosa talonidiana más desarrollados que en los premolares anteriores. Pequeña elevación del extremo lingual del hipolófidio (indicio de entocónido). Cóngulos semejantes a P/3.

M/1-2:

Corona de contorno rectangular, con la estructura braquidonta y bilofodonta característica

de Lophiodontidae. Paralófidio bajo, delgado, delimitando una fosa trigonidiana alargada transversalmente y estrecha. Los dos lóbulos tienen aproximadamente la misma altura, desgastados en M/1, intactos en M/2. Protocónido e hipocónido situados más hacia adelante que metacónido y entocónido. Metalófidio (rama vestibular del hipolófidio según DEDIEU, 1976) alto en vista lateral y forma una cresta que alcanza el protolófidio, aproximadamente en su parte media. Un surco vestibular profundo y recto separa externamente el trigónido del talónido. El metalófidio impide toda comunicación vestibulo-lingual, quedando delimitada una fosa talonidiana sólo abierta del lado lingual. Esta fosa tiene una sección antero-posterior en V en su extremo lingual y en V abierta en su parte media. Cíngulo interno constituido por arrugas, interrumpido a nivel de proto- e hipocónido; cíngulo posterior bien desarrollado con una elevación en su parte media; sin cíngulos externos.

M/3:

No emergido totalmente del alvéolo, no siendo visible el hipoconúlido. Los dos lóbulos anteriores muestran una morfología completamente similar a M/2.

P4/ (Nº 2032 y NM-43035):

P4/ derecho Nº 2032 (tab.3) de Casaseca, presenta contorno rectangular, con la misma longitud del lado interno que del externo, con los lados anterior y posterior paralelos. Parastilo reducido, poco prominente. El paracono ocupa una posición más central que los P4/ de *L. cf. tapirotherium* del mismo yacimiento, y la costilla del metacono es menos prominente labialmente. Protocono macizo, ocupando toda la zona lingual. Paracónulo ligeramente marcado. Protofofo bien desarrollado. Hipocono completamente ausente. Existe una protuberancia entre metacono y protocono, con un indicio de metalofo; todo ello cierra del lado posterior la foseta interna ("medisinus" de DEDIEU, 1976). Cíngulos anterior y posterior continuos, menos elevados y cortantes que en P4/ de *L. cf. tapirotherium*; la interrupción del cíngulo interno a nivel del protocono es más amplia; cíngulo externo inexistente.

El P4/ izquierdo NM 43035-75, de Corrales, fue considerado por ROMAN (1923) como un probable P3/. Sin embargo parece corresponder mejor con un P4/ y está incluido en un fragmento de maxilar del que forma parte un P3/. La morfología del P4/ coincide, en líneas generales, con la del P4/ Nº 2032 de Casaseca, a pesar del grado de desgaste que impide observar algunos caracteres.

El P3/ izquierdo, con el mismo número que el anterior, está roto en su porción anterior, conservando la raíz interna. Paracono mayor y más prominente que el metacono. Protocono macizo. Metacono no unido por un metalofo al protocono. Pequeño cíngulo postero-externo, con arrugas. Cíngulo posterior presente, el interno interrumpido.

Dimensiones:⁷

P3/ A=21

P4/ L=19; A=25

M3/ (NM-19035-75, Nº 8398 y Nº 8399):

M3/ derecho NM-19035-75 de Corrales, tiene contorno subtriangular, con el ectolofo muy oblicuo hacia atrás y al interior, y el metacono desplazado lingualmente. Paracono más débil que el parastilo, con costilla externa bien marcada en la pared externa. Mesostilo muy reducido, formado por un abultamiento de la base de la corona, detrás del paracono. Metacono constituido por una cresta alargada que llega hasta el cíngulo basal. Lofos transversales en ángulo agudo cerrado. Crista en el lado lingual del paracono poco desarrollada. Cíngulo externo entre parastilo-paracono y detrás del mesostilo, conectando con el metacono y el cíngulo posterior, que es continuo y con arrugas; cíngulo interno sólo en la salida del valle interno; cíngulo anterior continuo, hasta el parastilo. Raíces internas fusionadas.

⁷: Para abreviaturas, ver las tablas.

Dimensiones:

	L	A
NM-119035-755	37	42
Issel, F.S.T.	36	37
" "	36	40
" "	37	36

Los N° 8398 y N° 8399 de Casaseca, son fragmentos de M3/ derechos relacionables con el anterior (fig.3, tab.3, lám.1); el primero conserva la parte interna y el segundo el ángulo antero-interno. En 8389 se observa del lado lingual una costilla rota que podría interpretarse como un indicio de "crista", presente en *Paralophiodon*.

Discusión:

La morfología de la dentición inferior, representada por material menos fragmentario que la superior, es la propia del género *Paralophiodon*; en especial, los molares con metalófido bien marcado que se pone en contacto con el lóbulo anterior impidiendo la comunicación entre el lado labial y el lingual del molar, lo asemejan a dicho género *Paralophiodon* tal y como ha sido definido y diferenciado de *Lophiodon* por DEDIEU (1976, 1977a y b). Dentro de aquel género presenta mayores similitudes con *P. isselense*. *P. buchsowillanum* tiene una cresta del metalófido más marcada y está dirigida más hacia adelante mientras que *P. leptorhynchum* es de talla muy inferior (tab.2). No obstante se aprecian una serie de diferencias con *P. isselense*:

- molares con metalófido menos marcado
- en la fosa talonidiana la sección mesio-distal no es en V tan marcada
- premolares, tanto en longitud como en anchura mayores que todas las medidas de *P. isselense* (tab.2); M/1 corresponde a los máximos de esta especie; M/2 es también claramente mayor.

Por otro lado la morfología de los premolares coincide, salvo pequeños detalles, si bien se ha señalado la existencia de un pequeño entocónido en algunos P/3 y P/4 de *P. isselense*.

En cuanto a la morfología mandibular hay que tener en cuenta que son escasas las descripciones y estudios comparativos de mandíbulas de Lophiodontidae (FILHOL, 1888; DEPÉRET, 1921; DAL PIAZ, 1929; HELLER, 1932; ASTRE, 1960; FISCHER, 1964 y 1977). La mandíbula N° 9292 se aparta de la morfología de *Lophiaspis occitanicus* y *P. leptorhynchum*, ya que ambas especies poseen una apófisis coronoide muy recurvada hacia atrás, y su punta tiene forma de gancho. Además en *P. leptorhynchum* el talón está mucho más extendido caudalmente (DEPÉRET, 1921, fig.1) y el diastema postcanino es proporcionalmente más largo. La forma de la sínfisis, de desarrollo normal, lo diferencia de *P. compactus*. Comparada con las descripciones dadas por FISCHER (1964, pp.10-11, fig.3) la mandíbula N° 9292 se asemeja a las de *P. buchsowillanum* por la forma de la apófisis coronoide y su borde posterior oblicuo, diferenciándose por ser la rama ascendente más desarrollada antero-posteriormente, por tener una sínfisis más breve, ausencia de diastema postcanino y por el borde ventral de rama horizontal casi horizontal en *P. buchsowillanum*. Por el contrario existen mayores coincidencias con *P. isselense* de Issel si bien en éste la punta de la apófisis coronoide está más arqueada hacia atrás y las dimensiones de la mandíbula de Casaseca son mayores que los máximos de Issel.

Los dientes superiores aislados de Casaseca, P4/ N° 2032, fragmentos de M3/ N° 8398 y 8399 y de Corrales, M3/ NM 19035-75 y P3-4/ NM 43034-75 pueden relacionarse con la dentición inferior de *P. aff. isselense*.

El P4/ N° 2032 de Casaseca se asemeja al P4/ de *P. isselense*, por sus dimensiones que entran dentro de los límites de variación dados para esta especie en Issel por DEDIEU (1977a). Son patentes las semejanzas en el contorno y posiciones de parastilo, paracono y metacono. El hinchamiento vertical del lado lingual del paracono se parece al inicio de "crista" descrito en Issel, si bien en el material francés ésta está más desarrollada y más extendida hacia la depresión central. El desarrollo del protocono y del protofolo es muy parecido en ambos. DEDIEU (op.cit.) señala la existencia, en el lado interno del metacono, de un indicio de metacónulo que también se observa en Casaseca, pero cierra completamente la depresión central, mientras que en Issel existe comunicación de esta depresión con la parte posterior del diente. También se diferencia de *P. isselense* por:

- parastilo menos prominente
- costilla del metacono menos saliente
- cingulos menos desarrollados; el externo es prácticamente inexistente; el interno está interrumpido a nivel del protocono. No obstante este carácter es variable en Issel.

Este P4/ es relacionable con la dentición inferior de *P. aff. isselense*.

P3-4/ de Corrales presentan grandes similitudes tanto con el P4/ de Casaseca como con el material de Issel.

El contorno subtriangular y la marcada oblicuidad del ectolofa del M3/ NM-19035-75, de Corrales, son características del género *Paralophiodon*. ROMAN (1923) atribuyó este M3/ a *Lophiodon isselense* en base a:

- "oblicuidad de la muralla externa"
- "separación de las colinas transversas"
- "desarrollo notable del parastilo".

La presencia de una crista en la cara interna del paracono está a favor de la relación de esta pieza con el género *Paralophiodon*.

Comparando con los ejemplares de Issel se observan en la pieza de Corrales las diferencias siguientes:

- contorno proporcionalmente más ancho, algo menos triangular, con el metacono más cercano al paracono
- costilla del paracono más marcada
- mesostilo más reducido
- metacono con costilla más aguda
- crista menos desarrollada.

Por su parte los fragmentos de M3/ N° 8398 y 8399 de Casaseca, similares al M3/ de Corrales, pueden asociarse también con *P. aff. isselense*. N° 8398 se ha comparado con ejemplares de Issel, coincidiendo con ellos en la brevedad del metalofa y en la posición retrasada del metacono, éste con forma de cresta alargada, alcanzando la base de la corona. N° 8399 coincide con la descripción de los molares de Issel; la costilla del paracono está algo más desarrollada. El ángulo formado por el lado externo y anterior es demasiado agudo como para corresponder a un M1/ o un M2/. El contorno triangular también corresponde a *Paralophiodon*. Un indicio de "crista" en la cara lingual del paracono estaría de acuerdo con esta interpretación.

***Lophiodon sanmoralense* nov.sp.**

(fig.4; tab.4; lám.3)

Sinonimia: 1992 *Lophiodon* nov.sp. CUESTA, pp.112 y 117, figs.9 y 10.

Derivatio nominis: de su yacimiento de origen (San Morales, provincia de Salamanca).

Edad: parte superior del Eoceno medio, MP 16.

Localidad tipo: San Morales, sector suroccidental, Cuenca del Duero (provincia de Salamanca, Castilla y León, España; fig.1).

Distribución: conocido sólo en la localidad tipo.

Holotipo: fragmento de hemimandíbula derecha con M/1-3, con sínfisis y restos de caninos y premolares, N° 2563 (fig.4; tab.4; lám.3).

Diagnosis:

Lophiodon de talla grande, sólo comparable a las especies gigantes *L. rhinoceros* y *L. lautricense*. Rama horizontal de constitución robusta, baja y muy gruesa. Diastema medianamente largo. Molares inferiores de tipo "tapiroide", con metalófido reducido y amplia comunicación vestibulo-lingual del valle talonidiano. Hipoconúlido de M/3 proporcionalmente reducido, de contorno triangular y sobresaliendo caudalmente, con punta aguda.

Descripción del holotipo:

Rama mandibular muy gruesa y robusta, con borde inferior ligeramente convexo. Quedan restos de raíces de P/4 y M/1 está muy deteriorado, conservando sólo el lóbulo posterior. M/2 presenta un elevado grado de desgaste. A M/3 le falta la porción del metaconónido y está ligeramente usado. M/2 y M/3 son braquidontos y presentan la morfología típica del género *Lophiodon*, con metalófido reducido y dirigido hacia delante, no existiendo contacto entre el hipocónido y el lóbulo anterior, y valle talonidiano con comunicación vestibulo-lingual completa. El surco vestibular tiene una inflexión a media altura en M/3. Valle talonidiano amplio y de fondo plano. Paralófido muy bajo, delimitando una fosa trigonidiana apenas marcada. Protolófido e hipolófido oblicuos, con proto- e hipocónido adelantados respecto a meta- y entocónido; el hipolófido es algo más oblicuo hacia atrás. Como se aprecia bien en M/3, los lófidios transversales son bajos, al igual que los cónidos. Cíngulos externos continuos y con arrugas; los internos están ausentes. M/3 reducido en anchura respecto a M/2. El hipoconúlido de M/3 es muy característico, y totalmente distinto al de cualquier especie de *Lophiodon* conocida: comparado con el resto de especies está considerablemente reducido en relación a los dos lóbulos anteriores, y es relativamente estrecho en su base pero bastante saliente hacia atrás. El contorno es casi triangular, con la punta dirigida hacia atrás. La cara superior es plana. La sínfisis está bien desarrollada de delante a atrás y, a juzgar por los alvéolos de los caninos, éstos debieron ser potentes. Se aprecia además un diastema C-P/2 (se conservan las raíces de los premolares).

Discusión:

Dentro del género *Lophiodon* sólo es comparable por las dimensiones de M/2 y M/3 con las formas "gigantes" *L. rhinoceros* y *L. lautricense* (tab.4), con las que hemos realizado una comparación directa con material procedente de yacimientos de Europa occidental (Egerkingen, Robiac); todas las demás especies del género son de talla claramente inferior. *L. lautricense*, muy abundante en Robiac (ver SUDRE, 1971) tiene, en sus valores medios, una talla mayor, presentando además unos lófidios claramente más altos; M/3 es proporcionalmente mayor que M/2. No obstante la diferencia más acusada se observa en el hipoconúlido de M/3, siendo en *L. lautricense*:

- * mucho más desarrollado y robusto
- * en vista oclusal el contorno es semicircular
- * la punta está dirigida hacia arriba
- * es más ancho respecto a los lóbulos anteriores del diente
- * sobresale menos del contorno.

L. rhinoceros, abundante en Egerkingen (STEHLIN, 1903) es comparable en talla al ejemplar de San Morales y los lófidios son bajos en la misma medida; no obstante el hipoconúlido de M/3 en *L. rhinoceros* es similar al de *L. lautricense*, y por tanto diferente al de San Morales, cuya morfología no ha sido observada en ninguna otra especie del género. La rama mandibular, baja y gruesa es también una peculiaridad de la forma de San Morales y diferente a la observada en *L. lautricense* de Robiac.

En resumen, *L. sanmoralense* tiene como particularidades:

- rama mandibular baja y gruesa
- molares inferiores con lófidios bajos, con metalófidio reducido (de tipo "tapiroide"), asemejándose en esto último a *L. rhinoceros*.
- ligera reducción de M/3 respecto a M/2
- hipoconúlido de M/3 exclusivo de esta especie, diferente de cualquier otra especie del género y de la familia. Tan sólo *P. buchsowillanum* tiene un hipoconúlido más reducido, pero en el resto de características es muy diferente.

Lophiodontidae indet. A

(Lám. 2)

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

Edad: Parte media del Eoceno medio, MP 13 o 14.

Material:

Nº 8403: M/2 o M/1 izquierdo

Descripción:

M/2 o M/1 (Nº 8403):

Izquierdo (lám.2). Al lado de *L. cf. tapitotherium* y *P. aff. isselense* se ha identificado en Casaseca una tercera forma de Lophiodontidae, de talla claramente inferior y representada

por un molar inferior. Contorno rectangular alargado, estrechado entre los dos lóbulos, más ancho en el lóbulo posterior. Paralófidio bajo desde su inicio en el protocónido. Fosa trigonidiana relativamente estrecha. Lófidios transversales (protolófidio e hipolófidio) bastante oblicuos hacia atrás, sobre todo el posterior. Proto- e hipocónido adelantados respecto a meta y entocónido. Cónidos internos ligeramente más altos que los externos. Metalófidio de desarrollo moderado, tomando contacto con el protolófidio en su base; la comunicación vestibulo-lingual está algo interrumpida a este nivel y el surco vestibular es largo y marcado; el metalófidio está marcadamente arqueado hacia el lado lingual. Fosa talonidiana amplia y de fondo relativamente plano. Cíngulo externo muy tenue o inexistente, sólo bien marcado en la parte anterior del protocónido; el interno reducido a unos trazos en la salida del valle posterior y detrás del paralófidio; el posterior bien desarrollado, ascendiendo en su porción lingual.

Discusión:

Las dimensiones de este molar inferior lo aproximan a *Hyrachyus*, *Chasmotherium* y *Lophiaspis*. *Hyrachyus* (dimensiones en RADINSKY, 1967, tabs. 4 y 5) es menor, tiene molares inferiores proporcionalmente más anchos, lófidios transversales no oblicuos y el metalófidio menos desarrollado, no alcanzando el trigónido. *Chasmotherium cartieri* (dimensiones en STEHLIN, 1903) es de la misma talla, pero también tiene molares más anchos, lófidios menos oblicuos y metalófidio más tapiroide, más reducido. Mayores similitudes se observan con *Lophiaspis* (diagnosis en RADINSKY, 1964, p.8), cuya dentición inferior es, por otra parte, mal conocida. Tanto en *Lophiaspis* como en nuestro ejemplar el metalófidio está más desarrollado que en los dos géneros anteriores y se dirige hacia el metacónido. De las tres especies descritas *Lophiaspis maurettei*, del Eoceno inferior, es claramente menor y posee un metastílido junto al metacónido; *L. baicherei*, del inicio del Eoceno medio, es también de menor talla. Presenta mayores similitudes con *L. occitanicus* del Eoceno medio, lo cual no está en desacuerdo con la edad supuesta para el resto de la fauna del yacimiento; esta misma especie ha sido citada en el Eoceno medio prepirenaico (CRUSAFONT, 1958). Según DEPÉRET (1921) los molares inferiores de *L. occitanicus* no tienen metastílido, como ocurre en nuestro ejemplar. Por otra parte las medidas de nuestro ejemplar están dentro de los límites de variación de *Lophiodon remense* (FISCHER, 1977), pero en esta especie los molares son proporcionalmente más anchos.

Dimensiones: L=22,3; A=13,2.

Lophiodontidae indet. B

(Fig. 3)

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

Edad: Parte media del Eoceno medio, MP 13 o 14.

Material:

Nº 8407 y 1921: caninos

Nº 1405, 2562, 8048, 8406, 9283 y 9284: incisivos.

Descripción y discusión:

Caninos

Fig.3. Diámetro dorsoventral en la base de la corona, N^o 8407 = 26,5; N^o 1921=20. El N^o 8407 es probablemente un canino inferior, y es de la misma talla que el canino de la mandíbula N^o 9292 (*P. aff. isselense*); no obstante carece de cíngulo rodeando la base de la corona, así como de la cresta que en aquél va desde el cíngulo hasta la punta. La forma de la pieza es más parecida a los caninos de la mandíbula N^o 9297 (*L. cf. tapirotherium*), pero estos también tienen cíngulo basal. El canino N^o 1921 es menor, con dos facetas de desgaste en su lado interno y probablemente corresponda a un canino superior. La raíz presenta un hinchamiento y un surco recorriendo longitudinalmente el lado interno y es más del doble de largo que la corona. Presenta un cíngulo basal del lado interno (comparar con SAVAGE & RUSSELL, 1966, fig.13).

Incisivos (N^o 1405, 2562, 8048, 8406, 9283 y 9284):

Morfología típica de Lophiodontidae. El N^o 8408 por talla, morfología y disposición de las crestas laterales y cíngulo lingual coincide con I2/ de *L. cf. tapirotherium*. N^o 9284 corresponden mejor a *P. aff. isselense* (I2/). El resto son más difícilmente relacionables.

Lophiodontidae indet. C

(Lám. 4)

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

Edad: Parte media del Eoceno medio, MP 13 o 14.

Material:

N^o 1032: P3/ o P4/ derecho (lám.4).

Descripción:

En vista oclusal contorno aproximadamente rectangular, más largo que ancho, con menor longitud en el lado ligal. Parastilo de desarrollo moderado, apenas saliente en el contorno del diente. Para- y metacono muy unidos, con surco externo entre ambos muy tenue; paracono mayor que metacono, ocupando el centro de la cara externa. Protocono más bajo que los conos externos, sin indicios de hipocono. Protofo sin paracónulo, unido al parastilo. Pequeña cresta ("pseudometalofo") que une metacono y protocono, delimitando una fosa interna cerrada casi completamente; el paracono posee en su lado interno una costilla poco marcada. Presencia de cíngulos anterior y posterior; el interno interrumpido bajo el protocono; el externo inexistente.

Dimensiones:

L=18, A=23,5.

Discusión:

Es probablemente un P3/, por el grado de unión de para- y metacono. Presenta una morfología distinta a la descrita en los premolares superiores de Casaseca, atribuidos a *L. cf. tapirotherium* y *P. aff. isselense*. Su talla menor, constitución de la pared externa y conos de la misma, tipo de unión metacono-protocono, forma de la fosa interna, ausencia de paracónulo y falta de cíngulo externo, lo diferencian de aquellas dos formas. El desarrollo del "pseudometalofo" y el cierre de la fosa interna están presentes en *Paralophiodon* y *Lophiaspis*. No obstante este último género es menor en talla, y sus premolares son de constitución diferente. Dentro de

Paralophiodon, el pseudometalofo falta en *P. isselense*, mientras que *P. buchsowillanum* tiene un cierre de la fosa interna mucho más marcado, debido al mayor desarrollo de la comunicación metacono-PROTOCONO, y en *P. leptorhynchum*, de talla similar, el pseudometalofo está más desarrollado. No puede descartarse, por otro lado, su pertenencia al género *Lophiodon*, ya que en algunas especies existe una pequeña comunicación metacono-PROTOCONO.

Lophiodontidae?

(Fig. 5)

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

Edad: Parte media del Eoceno medio, MP 13 o 14.

Material:

Nº 2959: fragmento de hemimandíbula izquierda con M/3 y restos de la porción posterior de M/2 (fig.5).

Descripción:

La pieza está rota en toda la porción inferior de la rama horizontal, conservando muy poco de la rama ascendente.

M/3 presenta un grado regular de desgaste. Su característica más notable es el hipoconúlido, el cual está fuertemente reducido respecto al resto del diente: la cresta que nace en su punta, está dirigida hacia el lado lingual, hacia el entocónido; contorno del hipoconúlido redondeado, interrumpiéndose los cíngulos en su base. Cónidos internos, metacónido y entocónido, muy poderosos y elevados, especialmente el metacónido. Proto- e hipolófidido dispuestos oblicuamente hacia atrás. Paralófidido poco desarrollado y fosa trigonidiana, relativamente ancha. Metalófidido bien desarrollado, dirigiéndose al medio del protolófidido (del lado labial es alto y alcanza el lóbulo anterior); no obstante en su porción anterior está poco diferenciado de la masa de la corona. En vista lateral el surco vestibular es largo y bien marcado. Fosa talonidiana amplia y de fondo plano, con perfil antero-posterior entre U y V (la comunicación vestibulo-lingual no es tan completa como en *Lophiodon*). Cíngulo externo interrumpido ampliamente bajo el protocónido y menos bajo el hipocónido, alcanzando el hipoconúlido; en el lado lingual de éste existe un corto cíngulo interno, que falta en el resto del lado lingual.

Dimensiones: L=38,5; A=19.

Discusión:

La fuerte reducción del hipoconúlido y su morfología diferencian al M/3 de Corrales de todos los géneros de "Ceratomorpha" europeos del Eoceno. *Hyrachyus*, *Chasmothorium* y *Atalonodon* carecen de hipoconúlido en M/3; *Lophiodon*, *Paralophiodon* y *Lophiaspis* poseen un hipoconúlido proporcionalmente mucho mayor; tan sólo *P. buchsowillanum* (ver FISCHER, 1964, fig.14) tiene un hipoconúlido reducido, pero proporcionalmente menos que en nuestro ejemplar. La cresta del hipoconúlido, dirigida lingualmente, guarda semejanzas en ambos, pero los molares inferiores "rinocerotoideos" con fuerte metalófidido, así como la disposición menos oblicua de los lófididos transversales diferencian a *P. buchsowillanum* de nuestro ejemplar.

Por otra parte presenta ciertas similitudes con algunos Helaletidae norteamer-

ricanos (*Helaletes* Marsh, 1872, y especialmente *Heptodon* Cope, 1882) con una reducción del hipoconúlido similar (comparar con RADINSKY, 1963, pl.2). No obstante dichos Tapiroidea norteamericanos son de talla mucho menor, con un modelo dentario más tapiroide, con protolófido e hipolófido menos oblicuos hacia atrás y metalófido más reducido.

Lophiodontidae? de Corrales, en conclusión, posee unas características desconocidas en el resto de "Ceratomorpha" europeos del Eoceno, las cuales impiden, por el momento, incluirlo en alguno de los géneros conocidos.

Lophiodontidae indet. D

(Lám. 4)

Localidad: Caenes, sector suroccidental, Cuenca del Duero (provincia de Salamanca, Castilla y León, España; fig.1).

Edad: Parte superior del Eoceno medio, MP 16.

Material:

Nº 2558: premaxilar derecho con I1-3/.

Nº 11026: Mt IV izquierdo.

Descripción y discusión:

Premaxilar Nº 2558:

Talla comparable a *L. tapiroides* y *L. rhinoceros*. La escotadura nasal (lám.4) alcanza la posición de I3/. Los tres incisivos presentan aproximadamente el mismo tamaño y un cíngulo continuo, rodeando toda la corona; dos crestas antero-interna y postero-externa recorren la corona hasta la punta, empalmando con los cíngulos, en las tres piezas.

La escotadura nasal profunda diferencia a este premaxilar de los presentes en *Lophiodon* primitivos, en los que apenas está desarrollada dicha escotadura (ver, por ejemplo *L. remense* en SAVAGE & RUSSELL, 1966, fig.112). En otras especies del género es poco acentuada, así como en los Tapiroides norteamericanos *Homogalax* Hay, 1899, e *Isectolophus* Scott & Osborn, 1887. En *Paralophiodon leptorhynchum* es menos profunda que en nuestro ejemplar (DEPÉRET, 1902 y 1903, pl.I y III) y aún menos en *P. buchxowillanum* (FISCHER, 1977a, fig.1). Su talla similar a *L. rhinoceros* no descarta su relación con *L. sanmoralense* nov.sp. de San Morales, yacimiento temporal y espacialmente cercano a Caenes.

Metatarsiano IV (Nº 11026):

Lado izquierdo. Gran talla (L=167) y aspecto macizo (lám.4). Epífisis proximal con una faceta proximal, correspondiente al cuboides, aplanada de delante a atrás, de contorno ovalado. La parte antero-medial de esta faceta se continúa por otra rectangular alargada, con un ángulo entre ambas poco pronunciado, correspondiendo al cuboides o al gran cuneiforme. Debajo de esta faceta se encuentra la faceta anterior para el Mt III, más o menos trapezoidal alargada, en ángulo aproximadamente recto entre ambas. En la parte posterior, en posición vertical, existe otra faceta para el Mt III, menor y más o menos circular, separada de las facetas anteriores por un profundo y ancho surco, y situada sobre una gruesa protuberancia postero-medial. No hay restos de facetas para el Mt V.

La diáfisis se estrecha en su parte media. La epífisis distal presenta las facetas de articulación con la falange correspondiente. Por encima de ésta, los ángulos antero- interno y postero-externo están ensanchados.

La gran talla de este metápodo sólo puede corresponderse con Lophiodontidae o un gran

Palaeotherium. En *Palaeotherium* el Mt IV es mucho más esbelto y nunca se observa una diferencia de desarrollo tan acentuada entre las epífisis y la parte media de la diáfisis. Además en las especies con metápodos de tipo "corto" (ver STEHLIN, 1938 y FRANZEN, 1968) la diáfisis es casi tan ancha como las epífisis y está aplanada antero-posteriormente. Las similitudes son mayores con Lophiodontidae, de los que desgraciadamente faltan datos sobre esqueleto postcranial de la mayoría de las especies (ver DEPÉRET, 1903, pl.IV; DEDIEU, 1976, fig.11). Las dimensiones son superiores a las medidas en *L. lautricense* (la especie de mayor talla; ver DEDIEU, 1976, tab.19). Según DEDIEU (1976, pp.132-133) ciertas características en el Mt IV pueden diferenciar *Lophiodon* de *Paralophiodon*:

- *Lophiodon* posee un pie tetradáctilo, con Mt V, por lo que en el Mt IV existe una pequeña faceta para aquél en la cara lateral; por el contrario, en *Paralophiodon* el pie es tridáctilo, careciendo el Mt IV de dicha faceta.
- en *Lophiodon* la cara proximal de la epífisis proximal sólo se articula con el cuboides, mientras que en *Paralophiodon* se articula además con el gran cuneiforme.

Hay que tener en cuenta que las comparaciones efectuadas por DEDIEU, se basan exclusivamente en *L. lautricense* y *P. leptorhynchum*, sin tener en cuenta más especies de ambos géneros, en las que se desconoce la pieza en cuestión. En el ejemplar de Caenes no hay indicio de facetas para el Mt V, mientras que las facetas de la cara proximal no está claro si sólo se articulan con el cuboides o también lo hacen con el gran cuneiforme. Teniendo en cuenta todo lo anterior, bien puede tratarse de un gran *Paralophiodon* o de una forma especial de *Lophiodon* con pie tridáctilo, no descartándose su relación con el premaxilar anteriormente descrito y presente en el mismo yacimiento, o con *L. sanmoralense* nov.sp. de la cercana localidad de San Morales.

BIOESTRATIGRAFIA

Teniendo en cuenta la escala de SCHMIDT-KITTLER edit. (1987) para el Paleógeno continental europeo y las asociaciones faunísticas de Perisodáctilos (CUESTA, 1991, 1992b, 1993), los yacimientos del Eoceno de la Cuenca del Duero con Lophiodontidae se agrupan en dos conjuntos (fig.2):

Parte media del Eoceno medio (MP 13-14): Casaseca, Corrales y Jambrina. Casaseca es el yacimiento más rico, con tres Lophiodontidae: *Lophiodon* cf. *tapirotherium*, *Paralophiodon* aff. *isselense* y una tercera forma de menor talla determinada como Lophiodontidae indet.; tales formas guardan similitudes con otras de la parte media del Eoceno medio europeo y su asociación con *Plagiolophus* primitivos, *Pachynolophus*, y escasos Palaeotheriidae es la propia de los yacimientos europeos de aquella edad, como por ejemplo Geiseltal OMK, Egerkingen, Issel, Bouxwillwer (FRANZEN & HAUBOLD, 1986a y b, 1987; HARTENBERGER, 1970; JAEGER, 1971).

Parte superior del Eoceno medio (MP 16): Caenes y San Morales Coexistencia de Lophiodontidae con formas más modernas de Equoidea, tanto Palaeotheriidae (*Franzenium durensis* Cuesta, 1993), como Plagiolophinae (*Plagiolophus* nov.sp., *Plagiolophus* sp.) y Pachynolophinae (*Paranchilophus remyi* Casanovas & Santafé, 1989). En los niveles familiar y subfamiliar tal asociación es característica de la parte superior del Eoceno medio (Robiac, Le Bretou, Creech Barrow; SUDRE, 1969; REMY, 1988; HOOKER, 1986).

Desde un punto de vista biogeográfico hay que destacar el acusado carácter endémico que presentan las faunas de Perisodáctilos de esta época (CUESTA, 1991, 1992b), que en el caso concreto de los Lophiodontidae se manifiesta por la especie *Lophiodon sanmoralense* nov.sp..

CONCLUSIONES

En la Cuenca del Duero, a partir del material fósil recientemente recolectado, los Lophiodontidae están presentes en cinco yacimientos, lo cual supone un notable avance en el conocimiento del grupo en esta zona. Tales yacimientos, en base fundamentalmente a las asociaciones de Perisodáctilos, se sitúan como sigue: Eoceno medio, parte media (MP 13-14): Casaseca, Corrales y Jambrina; Eoceno medio, parte superior (MP 16): San Morales y Caenes. La mayor diversidad de formas la encontramos en Casaseca: *Lophiodon* cf. *tapirotherium*, *Paralophiodon* aff. *isselense*, ambas de talla grande, y una tercera forma de menor talla determinada como Lophiodontidae indet., posiblemente relacionable con el género *Lophiaspis*. En Corrales está también presente *Paralophiodon* aff. *isselense* junto con Lophiodontidae?, forma de atribución familiar incierta y de gran interés por la peculiar morfología de M/3. En San Morales se ha establecido la especie *Lophiodon sanmoralense* nov.sp., de talla sólo comparable a las denominadas especies gigantes *Lophiodon rhinoceros* y *L. lautricense*, y con una especial morfología del hipocónulido de M/3. En Jambrina y Caenes existe escaso material determinado como Lophiodontidae indet.

AGRADECIMIENTOS

A los Doctores Emiliano Jiménez (Universidad de Salamanca) y Jorge Morales (Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid) por su ayuda y colaboración esenciales para el desarrollo de este trabajo.

A las siguientes personas e instituciones por su acogida y todas las facilidades que me dispensaron para poder estudiar sus respectivas colecciones y consultar sus bibliotecas:

Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid

Museo Provincial de Paleontología "Miguel Crusafont" de Sabadell, Barcelona: María Lourdes Casanovas, José Vicente Santafé-Llopis, Salvador Moyà-Solà y Luis Checa.

Museum National d'Histoire Naturelle, Paris: 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.

A Angel Cuesta, que realizó los dibujos.

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

A la Universidad de Salamanca, Junta de Castilla y León, Santiago Jiménez (Iberdrola) y todas las personas que han colaborado en las excavaciones.

Al equipo de E. Jiménez y especialmente a Santiago Martín, Santiago Gil, Javier Ortega y Benito Fincias.

A Carla Laube, Laurent Desirée y Pilar Segura por su cordial acogida en mis visitas a Paris y Basilea.

BIBLIOGRAFIA

- 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 (inédita).
- ARMENTEROS, I., DABRIO, C.J., GUIADO, R. & SÁNCHEZ DE VEGA, A. (1989). Megasecuencias sedimentarias del Terciario del borde oriental de la cuenca de Almazán (Soria-Zaragoza). *Studia Geologica Salmanticensis*, **vol.esp.5**: 107-127.
- ASTRE, G. (1969). Quelques variants extrêmes chez *Lophiodon*. *Bull.Soc.Hist.Nat.*, Toulouse, **95**: 213-224.
- CALDERÓN, S. (1902). Noticia del descubrimiento de huesos fósiles en una caliza terciaria de Villamayor (Salamanca). *Bol.R.Soc.Esp.Hist.Nat.*, **2**: 230-231.
- CORROCHANO, A. & CARBALLEIRA, A. (1983). Las depresiones del borde suroccidental de la Cuenca del Duero. In: *Libro Jubilar de J.M Rios, Geología de España, vol.2*, IGME: 513-521.
- CRUSAFONT-PAIRÓ, M. (1958). Los mamíferos del Luteciense superior de Capella (Huesca). *Not. Com.*, IGME, **50**: 259-279.
- CRUSAFONT-PAIRÓ, M. & 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*, **IX**: 83-85.
- CUESTA, M.A. (1988). Perisodáctilos del Eoceno de la Cuenca del Duero. *IV Jornadas de Paleontología, Resúmenes de las comunicaciones*, Salamanca: 34.
- CUESTA, M.A. (1991). *Perisodáctilos del Eoceno de la Cuenca del Duero*. Tesis Doctoral, Fac.Biología, Univ.Salamanca, 2 vols.: texto 1-322 (inédita).
- 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). *Est. Geol.*, **49**: 87-109.
- CUESTA, M.A. (en prensa). Cuatro formas de Artiodactyla del yacimiento Eoceno de Mazaterón (Soria, Cuenca del Duero, España). *Treb.Mus.Geol.Barc.*, (en prensa).
- CUVIER, G. (1804). Aditions et corrections à l'article sur les ossements fossiles du Tapir. *Ann.Mus.Nat.Hist.Nat.*, **5**: 52-55.

- CUVIER, G. (1805). Sur les ossements fossiles trouvés en divers endroits de France, et plus ou moins semblables à ceux de *Palaeotherium*. *Ann.Mus.Hist.Nat.*, **6**: 346-355.
- CUVIER, G. (1822). Recherches sur les Ossements Fossiles. 4^a ed., Paris, 10 vols.
- DAL PIAZ, G. (1929). *Atalonodon*, nuovo genere di perissodattilo dell'Eocene di Gonnese (Sardegna). *Mem.Inst.Geol.Univ.Padua*, **VIII**: 1-9.
- DE LA PEÑA, A. (1992). Peces fósiles de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (Coord. E. JIMÉNEZ). Museo de Salamanca: 43-45.
- DEDIEU, P. (1976). *Les Tapiroidea (Mammalia, Perissodactyla) du gisement lutétien d'Issel (Aude)*. Tes.Doc.3^o ciclo, Univ.Poitiers: 179 pp (inérita).
- DEDIEU, P. (1977a). Le Tapiroidea à dentadure rhinocérotoide du gisement lutétien d'Issel (Aude): *Paralophiodon isselensis* (Fischer, 1829). *Bull.Soc.Hist.Nat.*, Toulouse, **113** (1-2): 32-39.
- DEDIEU, P. (1977b). Sur la systématique des Tapiroidea (Mammalia) de l'Éocène européen. *C.R.Acad.Sc.Paris*, **D**: 2219-2222.
- DEPÉRET, CH. (1902a). Sur les caractères crâniens des Lophiodons. *Bull.Soc.Géol.Fr.*, (4) **2**: 323-324.
- DEPÉRET, CH. (1902b). Sur la patte antérieure des Lophiodons. *Bull.Soc.Géol.Fr.*, (4) **2**: 344.
- DEPÉRET, CH. (1902c). Sur les caractères crâniens et les affinités des Lophiodons. *C.R.Acad.Sc.Paris*, **134**: 1278-1281.
- DEPÉRET, CH. (1903). Etudes paléontologiques sur les Lophiodon du Minervois. *Arch.Mus.Hist.Nat.Lyon*, **IX**: 49 pp.
- DEPÉRET, CH. (1921). Sur un petit Lophiodontidé (*Lophiaspis occitanicus* mutation *cesserasicus*) des grés Eocènes de Laure (Aude). *Bull.Soc.Études Sc.Aude*, **27**: 44-54.
- FILHOL, H. (1888). Etude sur les vertébrés fossiles d'Issel (Aude). *Mém.Soc.Géol.Fr.*, (3) **5**: 188 pp.
- FISCHER, K.H. (1964). Die tapiroiden Perissodactylen aus der eozänen Braunkohle des Geiseltals. *Akademic-Verlag.*, Berlin, **45**: 102pp.
- FISCHER, K.H. (1977). Neue Funde von *Rhinocerocephalon* (n.gen.), *Lophiodon* und *Hyrachyus* (Ceratomorpha, Perissodactyla, Mammalia) aus dem Eozän des Geiseltals bei Halle. Teil 1 *Rhinocerocephalon*, 909-919; Teil 2 *Lophiodon*, 1129-1152. *Z.Geol.Wiss.*, **5** (7).
- FRANZEN, J.L. (1968): Revision der gattung *Palaeotherium* Cuvier, 1804 (*Palaeotheriidae*, *Perissodactyla*, *Mammalia*). Tesis Doctoral, Univ.Freiburg, 2 vols., texto 1-181.

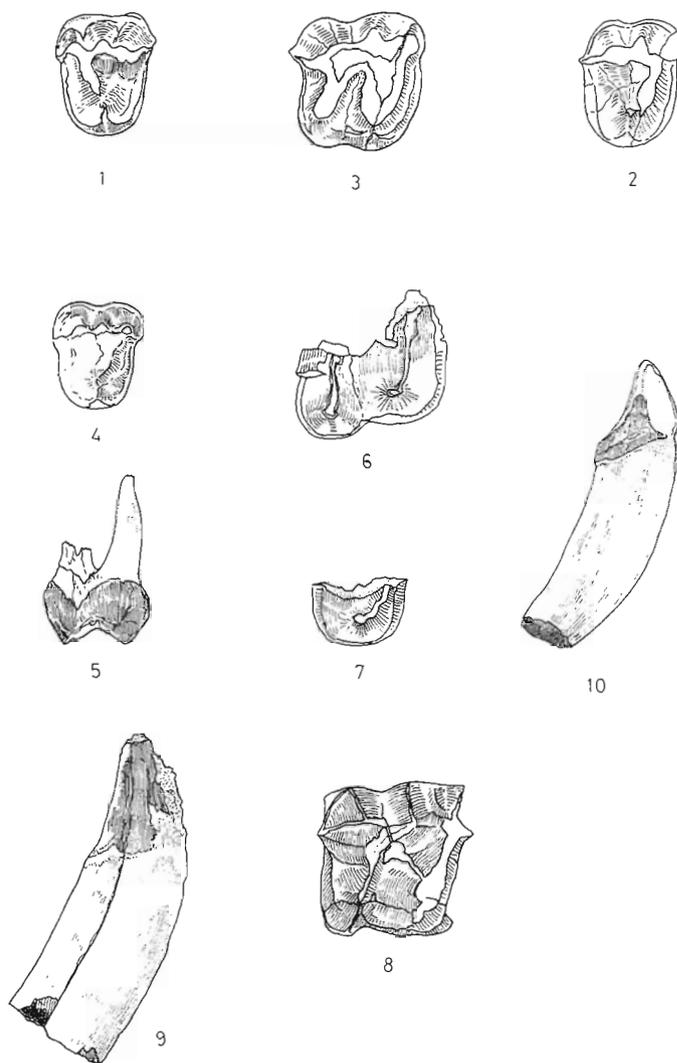


Figura 3: Lophiodontidae de Casaseca, parte media del Eoceno medio (MP 13-14), Cuenca del Duero (provincia de Zamora, Castilla y León, España). Tamaño natural.

1. *Lophiodon* cf. *tapirotherium*; N° 9286, P4/ izquierdo, vista oclusal. 2. *Lophiodon* cf. *tapirotherium*; N° 9285, P4/ derecho, vista oclusal. 3. *Lophiodon* cf. *tapirotherium*; N° 9289, M1/ derecho, vista oclusal. 4. *Lophiodon* cf. *tapirotherium*; N° 9287, P3/ derecho, vista oclusal. 5. *Lophiodon* cf. *tapirotherium*; N° 9286, P4/ izquierdo, vista posterior. 6. *Paralophiodon* aff. *isselense*; N° 8398, fragmento de M3/ derecho, vista oclusal. 7. *Lophiodon* cf. *tapirotherium*; N° 8387, fragmento de P4/ derecho, vista oclusal. 8. *Lophiodon* cf. *tapirotherium*; N° 2990, M2/ derecho, vista oclusal. 9. Lophiodontidae indet. B; N° 8407, Canino. 10. Lophiodontidae indet.; N° 1921, Canino.

- FRANZEN, J.L. & HAUBOLD, H. (1986a). The Middle Eocene of European Mammalian Stratigraphy. Definition of the Geiseltalian. *Modern Geology*, **10**: 159-170.
- FRANZEN, J.L. & HAUBOLD, H. (1986b). Revision der Equoidea aus den Eozänen Braunkohlen des Geiseltales bei Halle. *Palaeovertebrata*, **16** (1): 1-34.
- FRANZEN, J.L. & HAUBOLD, H. (1987). The biostratigraphic and palaeoecologic significance of the Middle Eocene locality Geiseltal near Halle (German Democratic Republic). *Münchner Geowiss.Abh.*, **A(10)**: 93-100.
- GARZÓN, G. & LÓPEZ, N. (1978). Los Roedores fósiles de Los Barros (Avila). Datación del Paleógeno continental en el Sistema Central. *Estudios Geológicos*, **34**: 571-575.
- 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. & DABRIO, C.J. (1988). Sedimentación continental paleógena entre Almazul y Deza (Cuenca de Almazán Oriental, Soria). *Studia Geologica Salmanticensis*, **25**: 67-85.
- HARTENBERGER, J.L. (1970). Les Mammifères d'Egerkingen et l'histoire des faunes de l'Eocène d'Europe. *Extrait.Bull.Soc.Geol.Fr.*, sér.7, **XII**: 886-893.
- HELLER, F. (1932). *Lophiodon munieri* Filhol, aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle-Saale. *Nov.Acta.Leop.Carol.Halle*, **1**: 37-45.
- HERNÁNDEZ-PACHECO, E. (1915). Estratigrafía y Paleontología del Mioceno de Palencia. *Mem.Com.Inv.Paleont.Prehist.*, **5**: 1-295.
- HERNÁNDEZ-PACHECO, E. (1943). Observaciones respecto al Paleógeno continental hispánico. *Las Ciencias*, Madrid, **8** (3): 545-555.
- HOOKE, J.J. (1986). Bartonian Mammals (middle/late Eocene) of the Hampshire Basin, southern England. *Bull.Br.Mus.Nat.Hist.*, **39** (4): 1-478.
- JAEGER, J.J. (1971). La faune de mammifères lutétiens de Bouxwiller (Bas Rhin) et sa contribution à l'élaboration d'une échelle de zones biochronologiques de l'Eocène européen. *Bull.Serv.Carte Géol.Als.Lor.*, **24** (2-3): 93-105.
- JIMÉNEZ, E. (1983). Síntesis del Paleógeno Continental de la Cuenca del Duero. In: *Libro Jubilar de J.M Ríos, Geología de España, vol.2*, IGME: 103-106.
- JIMÉNEZ, E. (1992a). Las dataciones del Paleógeno de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (Coord. E. JIMÉNEZ). Museo de Salamanca: 39-42.
- JIMÉNEZ, E. (1992b). Quelonios fósiles de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (Coord. E. JIMÉNEZ). Museo de Salamanca: 71-100.



Figura 4. *Lophiodon sanmoralense* nov.sp.; N^o 2563, fragmento de hemimandíbula derecha con M/2-3 y parte de M/1; San Morales, parte superior del Eoceno medio (MP 16), Cuenca del Duero (provincia de Salamanca, Castilla y León, España).

A. Vista lateral externa. B. Vista oclusal.

- JIMÉNEZ, E.; CORROCHANO, A. & ALONSO-GAVILÁN, G. (1983). El Paleógeno de la Cuenca del Duero. In: *Libro Jubilar de J.M Rios, Geología de España, vol.2*, IGME: 489-494.
- JIMÉNEZ, E.; CUESTA, M.A.; MARTÍN, S.; MULAS, E.; PÉREZ, E. & JIMÉNEZ, S. (1989). Primera nota sobre los vertebrados del Eoceno Superior de Mazaterón y Deza (Soria). *Studia Geologica Salmanticensia*, **vol.esp.5**: 59-66.
- LÓPEZ, N. (1984). Memoria explicativa del Mapa Geológico 1:50.000, Hoja 479 (Peñaranda de Bracamonte). *Plan Magna*, IGME.
- MIQUEL, M. (1906). Restos fósiles de Vertebrados encontrados en San Morales (Salamanca). *Bol.R.Soc.Esp.Hist.Nat.*, **6**: 352-357.
- MOYÀ-SOLÀ, S. & KÖHLER, M. (1992). Primates del Paleógeno de Castilla y León: Una introducción. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (Coord. E. JIMÉNEZ). Museo de Salamanca: 121-125.
- ORTEGA, F.J. & BUSCALIONI, A.D. (1992). Cocodrilos fósiles de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (Coord. E. JIMÉNEZ). Museo de Salamanca: 59-70.
- PELÁEZ-CAMPOMANES, P. (1992). Los Roedores del Paleógeno de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (Coord. E. JIMÉNEZ). Museo de Salamanca: 105-109.
- PELÁEZ-CAMPOMANES, P.; DE LA PEÑA, A. & LÓPEZ, N. (1989). Primeras faunas de micromamíferos del Paleógeno de la Cuenca del Duero. *Studia Geologica Salmanticensia*, **vol.esp.5**: 135-157.
- PORTERO, J.M.; OLMO, P.; RAMÍREZ, J. & VARGAS, I. (1982). Síntesis del Terciario continental de la Cuenca del Duero. *1ª Reunión de la Geología de la Cuenca del Duero, Salamanca, 1979*, IGME, **1**: 11-40.
- PROTHERO, D.R. & SCHOCH, R.M. (1989a). Origin and evolution of the Perissodactyla: summary and syntesis. In: *The Evolution of the Perissodactyls* (edits. PROTHERO & SCHOCH), Oxford Univ.Press, New York: 504-529.
- PROTHERO, D.R. & SCHOCH, R.M. (1989b). Classification of the Perissodactyla. In: *The Evolution of the Perissodactyls* (edits. PROTHERO & SCHOCH), Oxford Univ. Press, New York: 530-537.
- RADINSKY, L.B. (1963). Origin and early evolution of North American Tapiroidea. *Bull.Peabody Mus.Nat.Hist.*, Yale Univ., **17**: 1-106.
- RADINSKY, L.B. (1964). *Palaeomoropus*, a new Early Eocene chalicothere (Mammalia, Perissodactyla), and a revision of Eocene chalicotheres. *Amer. Mus. Novit.*, **2179**: 1-28.
- RADINSKY, L.B. (1967). *Hyrachyus*, *Chasmotherium* and the early evolution of helaletid tapiroids. *Amer.Mus.Novit.*, **2313**: 1-21.

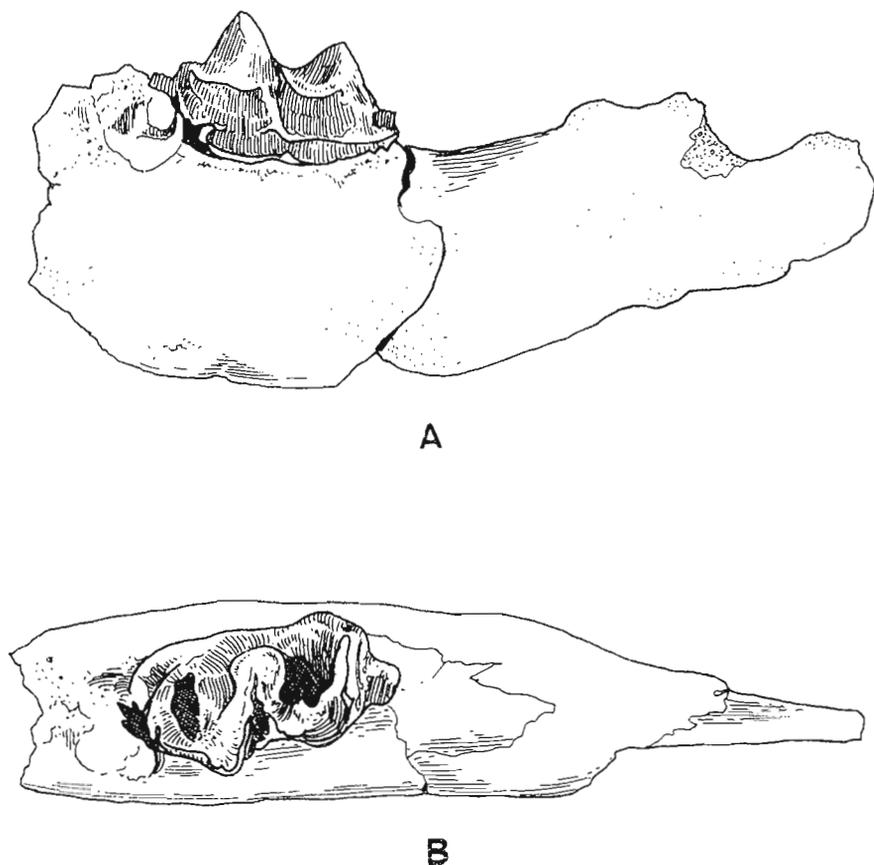


Figura 5. Lophiodontidae?; N^o 2959, fragmento de hemimandíbula izquierda con M/3 y restos de M/2; Corrales, parte media del Eoceno medio (MP 13-14), Cuenca del Duero (provincia de Zamora, Castilla y León, España).

A. Vista lateral externa. B. Vista oclusal.

- REMY, J.A. (1988). Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Eocène supérieur. VIII. Perissodactyles. *Palaeontographica*, A, **205**: 155-172.
- ROMAN, M.F. (1923). Algunos dientes de Lofiodóntidos descubiertos en España. *Mem.Com.Inv.Paleont.Prehist.*, **33**: 1-22.
- ROMAN, M.F. & ROYO, J. (1922). Sur l'existence des mammifères lutétiens dans le bassin du Douro (Espagne). *C.R.Acad.Sc.Paris*, **175**: 1221-1223.
- RÜTIMEYER, L. (1862). Eozäne Säugetiere aus dem Gebiet des Schweizer Jura. *Neue Denkschrift allg. schweiz. Ges. ges. Naturwiss.*, **19**: 58.
- SAENZ, C. (1934). Nuevos yacimientos de vertebrados fósiles en la Cuenca Terciaria del Duero. *Bol.R.Soc.Esp.Hist.Nat.*, **34**: 181-185.
- SAVAGE, D.E. & RUSSELL, D.E. (1966). Ceratomorpha and Ancylopoda (Perissodactyla) from the lower Eocene Paris Bassin, France. *Univ.Calif.Publ.Geol.Sci.*, **66**: 38 pp.
- SCHMIDT-KITTLER, N. edit. (1987). International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene. *Münchner Geowiss.Abh.*, **10**: 1-311.
- SCHOCH, R.M. (1989a). A brief historical review of perissodactyl classification. In: *The Evolution of Perissodactyls* (edits. PROTHERO & SCHOCH), Oxford Univ.Press, New York: 13-23.
- SCHOCH, R.M. (1989b). A review of the tapiroids. In: *The Evolution of Perissodactyls* (Edits. PROTHERO & SCHOCH), Oxford Univ.Press, New York: 298-321.
- STEHLIN, H.G. (1903). Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Critischer Catalog der Materialen. *Abh.Schweiz.Pal.Ges.*, **30**: 153 pp.
- STEHLIN, H.G. (1904). Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Critischer Catalog der Materialen. *Abh.Schweiz.Pal.Ges.*, **31**: 155-445.
- STEHLIN, H.G. (1905). Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Critischer Catalog der Materialen. *Abh.Schweiz.Pal.Ges.*, **32**: 447-595.
- STEHLIN, H.G. (1938). Zur Charakteristik einiger Palaeotheriumarten des oberen Ludien. *Eclog.Geol.Helv.*, **31** (2): 263-292.
- SUDRE, J. (1969). Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères. *Palaeovertebrata*, **2** (3): 95-156.
- SUDRE, J. (1971). Etude de la variabilité chez *Lophiodon lautricense* Noulet. *Palaeovertebrata*, **4**: 67-95.
- VILANOVA, J. (1873). Noticias de Vertebrados hallados en Sanzoles (Zamora). *Act.Soc.Esp.Hist.Nat.*, **2**: 41, 42, 47 y 52.

Tabla 1. Dimensiones de la dentición inferior de *Lophiodon*.

	(1)		(2)		(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)
	n	m-M	\bar{X}	n						
P/2	L	7	9,7-18,5	12,9	2	17-18,5	17,7			
	A	7	6,2-10,7	8,2	2	11,6-11,8	11,7	18-26		m-M 16-17 12,5-13,5
P/3	L	7	11,9-18,7	15,2	2	20,-20,8	20,4			
	A	7	7,9-13,3	10,5	2	14-14,2	14,1	19,5-25,5		17-19 14-16
P/4	L	8	14,1-19,6	16,8	2	21-21	21			
	A	7	10,4-14-7	12,6	2	16,2-16,5	16,3	23-30		17,5-22,5 14,5-17
M/1	L	8	17,4-24,2	19,7	1	26,2	26,2			
	A	7	12-16,9	13,9	1	17,8	17,8	29-30,5		21-24 15-18
M/2	L	9	20-27,3	23,8	1	32,2	32,2			
	A	7	12,9-20,5	15,7	1	20,4	20,4	35-38,5	ca.27	22-31,4 15,7-21
M/3	L	8	31-39,5	34,9	1	47	47			
	A	8	14,2-21,7	17,4	1	24,8	24,8	49-55	ca.35	33-45 17,7-29
P/2-M/3	L	6	103,5-145	127,7	1	164	164	192		127-147,5
P/2-P/4	L	3	35-54,5	46,5	1	59	59	71	78	46-56
M/1-M/3	L	4	68,5-90,5	80,8	1	107	107	121	151	80-94

Las medidas dentarias se basan en FISCHER (1964 y 1977) y DEDIEU (1976, 1977a y b). n = número de ejemplares; m = mínimo; M = máximo; \bar{X} = media;

L = longitud; A = anchura; ca. = aproximadamente.

(5): *L. tapiroides*, según FISCHER (1964).

(6): *L. parisiense*, según STHELIN (1903).

(7): *L. tapirotherium*, según FISCHER (1964, incluidos *L. remense* y *L. medium*).

(8): *L. cf. tapirotherium*, Casaseca Nº 9296 y 9297.

(1): *L. remense*, Geiseltal, según FISCHER (1977).

(2): *L. cuvieri*, Geiseltal, según FISCHER (1977).

(3): *L. cuvieri* tipo, Geiseltal, según FISCHER (1977).

(4): *L. cuvieri*, según FISCHER (1964).

Tabla 2. Dimensiones de la dentición inferior de *Paralophiodon*.

	<i>P. buchswillamun</i> Geisslial, FISCHER, 1964			<i>P. leptorhynchum</i> Minervois, DEPERET, 1903			<i>P. isselense</i> Issel, DEDIEU, 1977a			<i>P. aff. isselense</i> Casaseca, 9292 9293		
	n	m-M	\bar{X}	n	m-M	\bar{X}	n	m-M	\bar{X}	n	m-M	\bar{X}
P/2	L	3	12,3-13,8	13			2	13,8-15	14,4	2	17,7-18	17,8
	A	3	8-9,6	8,6			2	8-8,5	8,25	2	13,2-13,4	13,3
P/3	L	5	15-16,4	15,6			4	17-18,5	17,3	2	20,2-20,5	20,3
	A	5	10,2-10,9	10,4			4	10-12	10,7	2	14,7-15	14,8
P/4	L	6	17,2-18,9	18			5	18-20	19,4	1	24,5	24,5
	A	5	13,5-14,4	14			5	13,5-15,5	14,3	1	18,7	18,7
M/1	L	2	23-23	23			10	25-30	27,2	2	30-30	30
	A	1	15,8	15,8			10	17,5-22	19,6	2	21,2-21,4	21,3
M/2	L	5	26,8-28,5	28,1			14	30-35	32,2	2	39-39	39
	A	4	17,4-19,7	19			14	21,5-24	22,4	2	26,2-26,4	26,3
M/3	L	3	40,5-43,3	42,1			9	42-47	44,8	-	-	-
	A	3	21-22,4	22			9	22-26	24,1	1	ca.26	ca.26
P/2-P/4	L				3	41-48	44	4	46-50	48	1	62
M/1-M/3	L				3	84-88	85	3	96-100	97,6		
P/2-M/3	L							3	140-147	144	1	ca.165

Medidas como en tabla 1.

Tabla 3. Dimensiones de dentición superior de Lophiodontidae de Casaseca.

		8402	9291	8397	9287	9288	9285	9286	2032	8387	9289	9290	904	8398
P2/	L	18,8	18,2	18,5										
	A	20,6	19,2	19,3										
P3/	L				21,7	21,7								
	A				25,3	25,4								
P4/	L						22,9	23,4	20	21				
	A						29	28,3	27,5	-				
M1/	L										31,5			
	A										32,1			
M2/	L											37	-	
	A											37	38	
M3/	L													37

Medidas como en tabla 1.

Tabla 4. Dimensiones de la dentición inferior de formas gigantes de *Lophiodon*.

	<i>L. lauricense</i> Robiac; SUDRE, 1971			<i>L. rhinoceros</i> Egerkingen; STEHLIN, 1903			<i>L. sammoralese</i> nov.sp. San Morales
	n	m-M	\bar{X}	n	m-M	\bar{X}	
P/2	L	25-34	29,2	4	26-32	28,5	
	A	16,5-24	18,8	2	20-21	20,5	
P/3	L	30-37	33,3	2	30-33	31,5	
	A	21-34,5	25,4	2	23-23	23	
P/4	L	34-41	37	4	35-38	36,5	
	A	23-24	28,3	3	27-29	28	
M/1	L	38-48	43,5	1	49	49	36
	A	23-32	28,2	1	28	28	29
M/2	L	46-60	53,3	1	51	51	49
	A	30,5-40	33,8	1	32	32	33,5
M/3	L	66-83	71,7	1	68	68	65
	A	26-43,5	36,7	1	32	32	31,7

Medidas como en tabla 1.

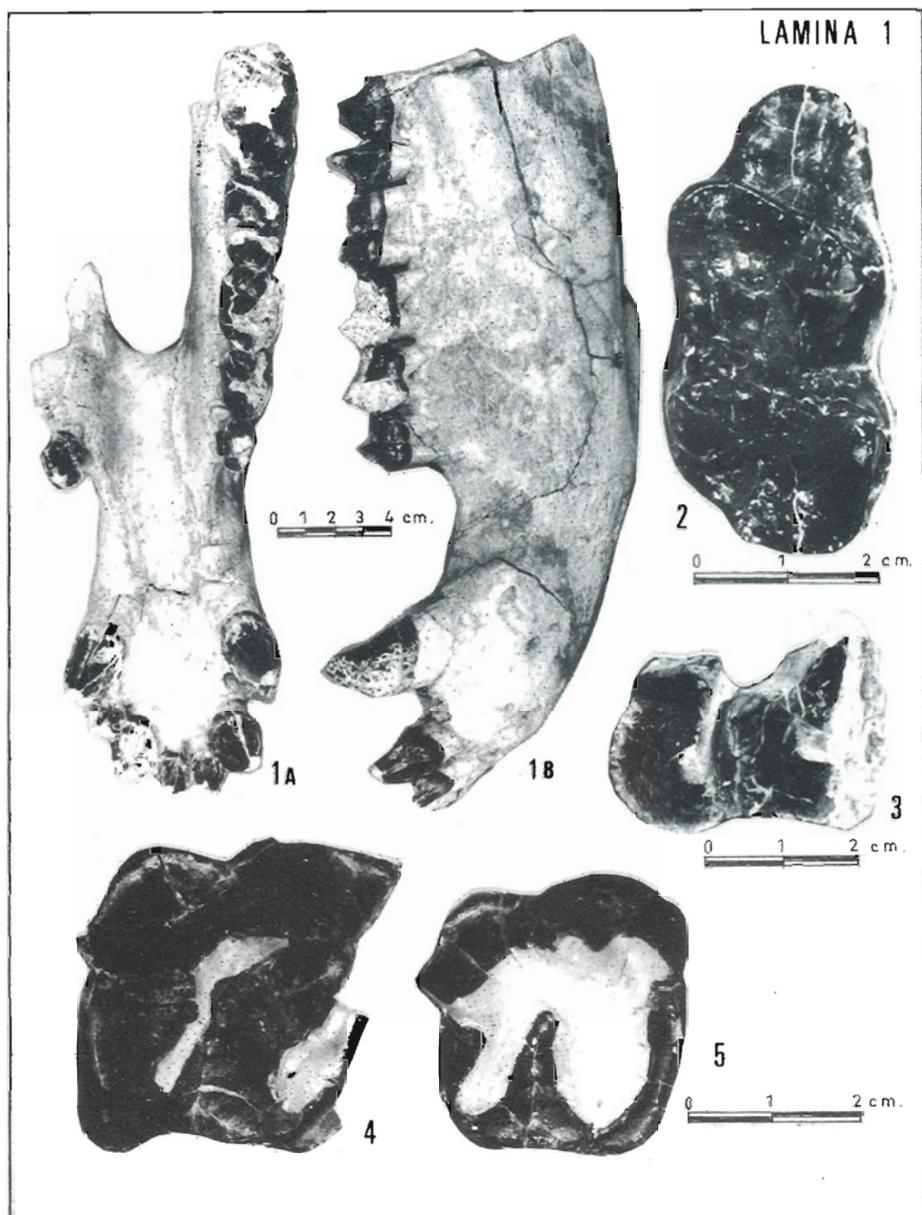


LÁMINA 1
(en la página 59)

Lophiodontidae de Casaseca, parte media del Eoceno medio (MP 13-14),
Cuenca del Duero (provincia de Zamora, Castilla y León, España).

1. *Lophiodon* cf. *tapirotherium*; N^o 9297, fragmento de mandíbula con P/2-
M/2 izquierdos, P/2 derecho, I y C.
A. Vista oclusal. B. Vista lateral externa.
2. *Lophiodon* cf. *tapirotherium*; N^o 9296, M/3 izquierdo, vista oclusal.
3. *Paralophiodon* aff. *isselense*; N^o 8398, fragmento de M3/ derecho, vista
oclusal.
4. *Lophiodon* cf. *tapirotherium*; N^o 2990, M2/ derecho, vista oclusal.
5. *Lophiodon* cf. *tapirotherium*; N^o 9289, M1/ derecho, vista oclusal.

LÁMINA 2

Lophiodontidae de Casaseca, parte media del Eoceno medio (MP 13-14),
Cuenca del Duero (provincia de Zamora, Castilla y León, España).

1. Lophiodontidae indet. A; N^o 8403, M/1 o M/2 izquierdo, vista oclusal.
2. *Paralophiodon* aff. *isselense*; N^o 9292, hemimandíbula derecha con I/2-
M/3.
A. Vista lateral interna. B. Vista oclusal. C. Vista lateral externa.

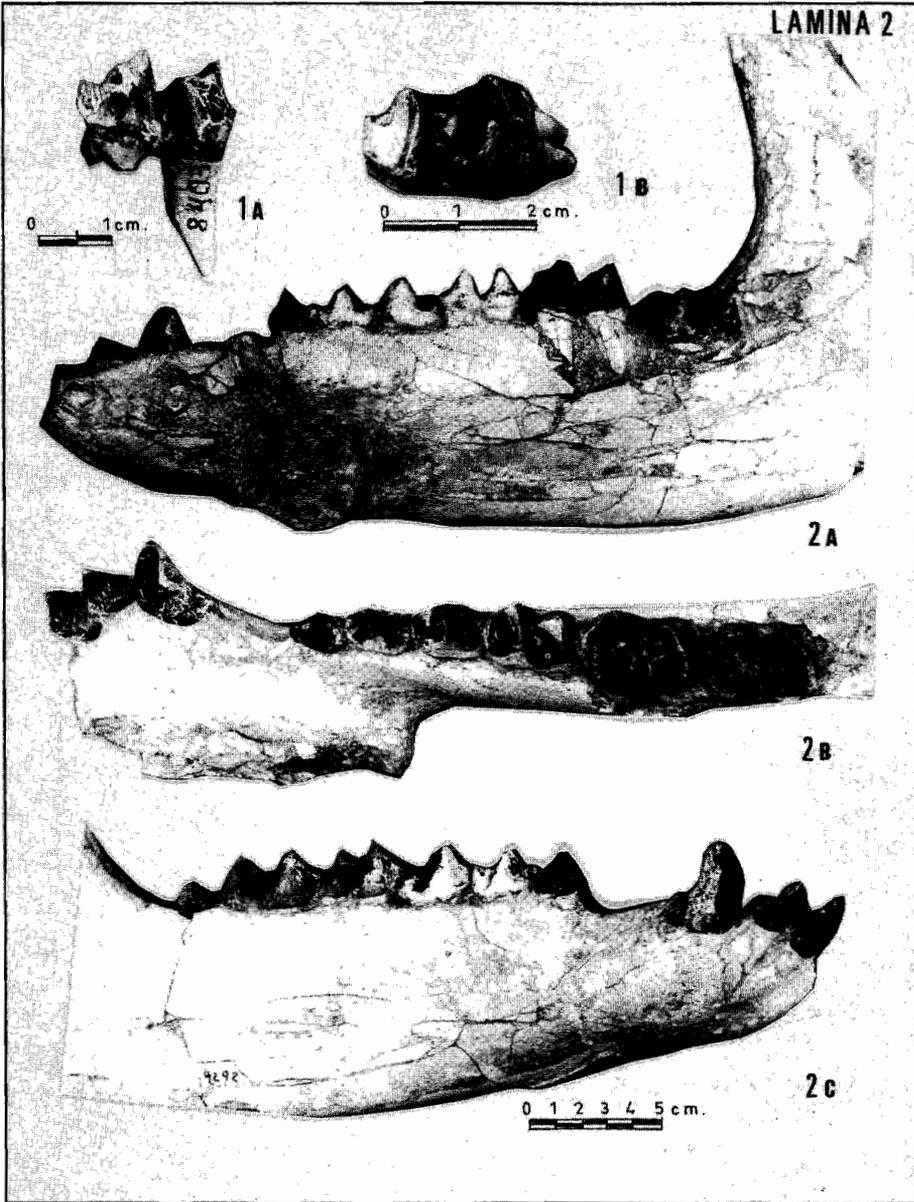


LÁMINA 3

1. *Lophiodon sanmoralense* nov.sp.; N^o 2563, fragmento de hemimandíbula derecha con M/2-3 y parte de M/1; San Morales, parte superior del Eoceno medio (MP 16), Cuenca del Duero (provincia de Salamanca, Castilla y León, España).

- A. Vista lateral externa.
B. Vista oclusal.
C. Vista lateral interna.

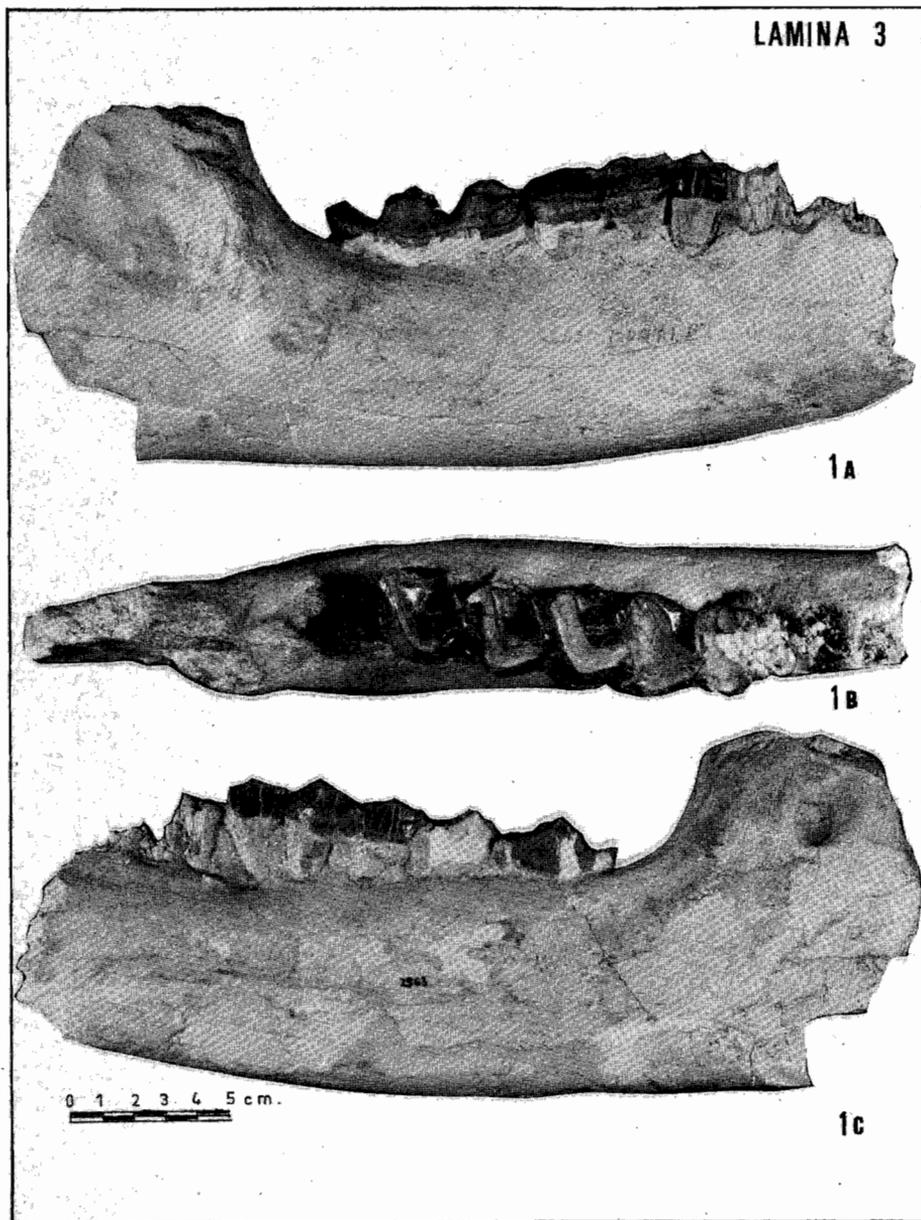
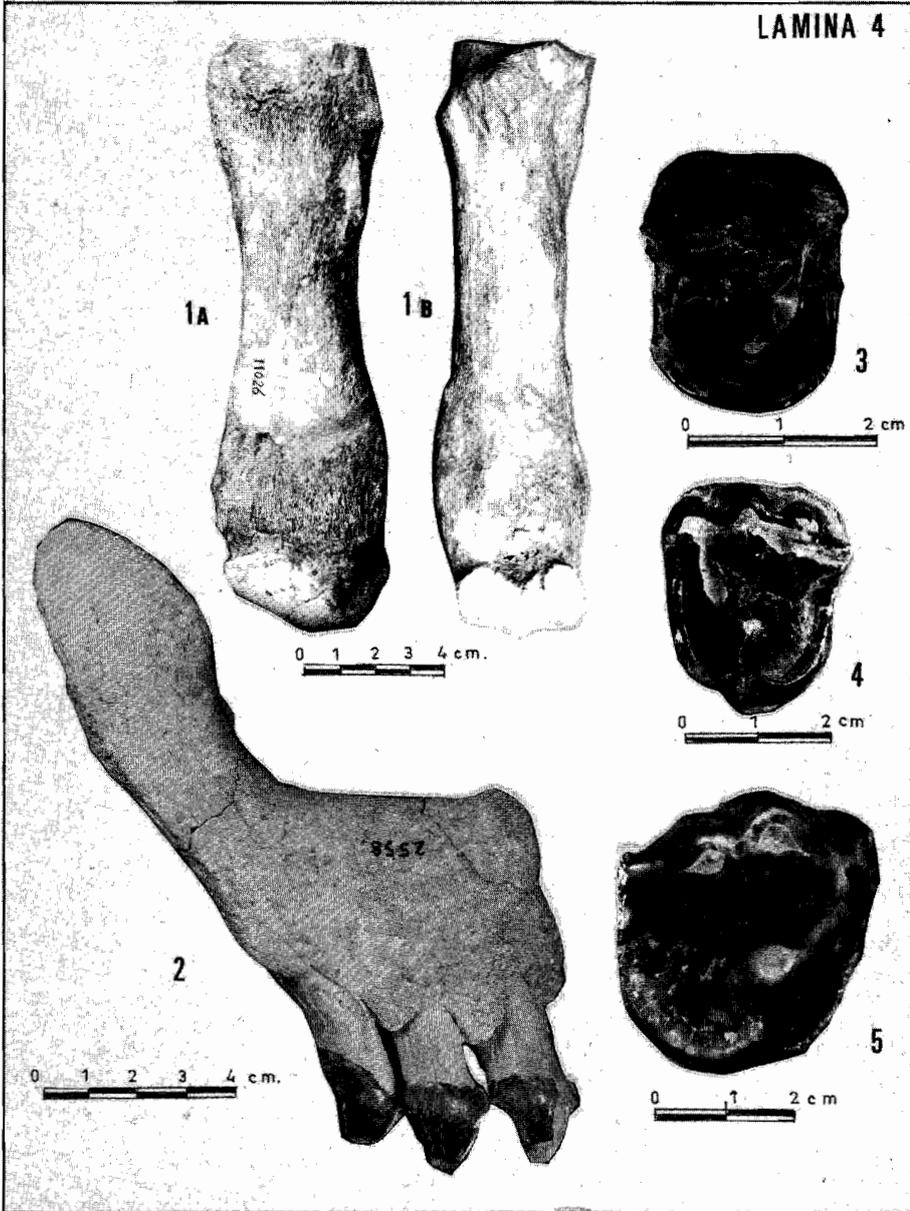


LÁMINA 4

1. Lophiodontidae indet. D; N^o11026, Mt IV izquierdo; Caenes, parte superior del Eoceno medio (MP 16), Cuenca del Duero (provincia de Salamanca, Castilla y León, España).
A.Vista dorsal.
B.Vista plantar.
2. Lophiodontidae indet. D; N^o 2558, premaxilar derecho con I1-3/, vista lateral externa; mismo yacimiento 1.
3. Lophiodontidae indet. C; N^o 1032, P3/ o P4/ derecho, vista oclusal; Jambrina, parte media del Eoceno medio (MP 13-14), Cuenca del Duero, provincia de Zamora, Castilla y León, España.
4. *Lophiodon* cf. *tapirotherium*; N^o 9286, P4/ izquierdo, vista oclusal; Casaseca, parte media del Eoceno medio (MP 13-14), Cuenca del Duero (provincia de Zamora, Castilla y León, España).
5. *Lophiodon* cf. *tapirotherium*; N^o 8397, P2/ derecho, vista oclusal; mismo yacimiento 4.



STVDIA GEOLOGICA SALMANTICENSIA
XXIX

E. JIMÉNEZ, M. A. CUESTA & S. GIL TUDANCA: <i>Vertebrados fósiles del Eoceno de Fuentesauco (Zamora)</i>	7
MIGUEL ANGEL CUESTA: <i>Los Lophiodontidae (Perissodactyla, Mammalia) del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y León, España)</i>	23
M. R. RIVAS CARBALLO: <i>Estudio sistemático y morfológico de la Palinología miocena de la región suroriental de la Depresión del Duero (España). I: Esporas</i>	67
M. R. RIVAS CARBALLO: <i>Estudio sistemático y morfológico de la Palinología miocena de la región suroriental de la Depresión del Duero (España). II: Gymnospermae</i>	77
HANS-VOLKER KARL: <i>Some aspects of evolution in Dermochelyidae (Reptilia, Testudines)</i>	89
E. JIMÉNEZ FUENTES & L. ALONSO ANDRÉS: <i>Nuevos hallazgos de Trionychidae (Chelonii) en el Eoceno de Salamanca y Zamora. Consideraciones sobre los ecosistemas fluviales durante el Eoceno en la Cuenca del Duero</i>	95
C. FUENTES VIDARTE: <i>Contribución al conocimiento de la fauna fósil de Torralba - Ambrona, Soria (España). Parte I</i>	115
O. LEGASA, A. D. BUSCALIONI & Z. GASPARINI: <i>The serrated teeth of Sebecus and the iberoccitanian crocodile. A morphological and ultrastructural comparison</i>	127
ILDEFONSO ARMENTEROS: <i>Síntesis del Paleógeno del borde oriental de la Cuenca de Almazán (Soria): Geología del yacimiento de Mazaterón</i>	145
M. A. CUESTA & E. JIMÉNEZ FUENTES: <i>Síntesis del Paleógeno del borde oriental de la Cuenca de Almazán (Soria): Vertebrados de Mazaterón</i>	157

ISSN: 0211-8327



Fecha de publicación
de este volumen: 21 de Junio 1994