

# ARTIODÁCTILOS DEL YACIMIENTO DE SOSSÍS (EOCENO SUPERIOR, CUENCA PREPIRENAICA, PENÍNSULA IBÉRICA)

*Miguel Angel CUESTA RUÍZ-COLMENARES*<sup>1,2</sup>,  
*Lluís CHECA SOLER*<sup>3</sup> y *M.<sup>a</sup> Lourdes CASANOVAS  
CLADELLAS*<sup>3,4</sup>

<sup>1</sup> Plaza de León, 5, 3ºE, 34005 Palencia, macuesta@agro.uva.es

<sup>2</sup> Departamento de Geología y Sala de Las Tortugas, Facultad de Ciencias (Universidad de Salamanca), Plaza de los Caídos, S/N, 37008 Salamanca

<sup>3</sup> Institut de Paleontologia "M. Crusafont", Sabadell (Barcelona), lluische@hotmail.com

<sup>4</sup> Calle Sant Jaume, 11, 2n, 2a. 08192 Sant Quirze del Vallès, Barcelona

Cuesta Ruíz-Colmenares, M.A., Checa Soler, L. & Casanovas Cladellas, M.L. 2006. Artiodáctilos del yacimiento de Sossís (Eoceno superior, Cuenca Prepirenaica, Península Ibérica). [Artiodactyla from Sossís bed (upper Eocene, Prepyrenean Basin, Iberian Peninsula).] *Revista Española de Paleontología*, **21** (2), 123-144. ISSN 0213-6937.

## ABSTRACT

In this work the artiodactyls from the Sossís bed (lower Headonian, Prepyrenean basin, Iberian Peninsula) are described and figured. Six species belonging to six genera and three families are identified: Cebochoeridae (*Cebochoerus helveticus* and *Acotherulum* sp.), Anoplotheriidae (*Dacrytherium ovinum*) and Xiphodontidae (*Leptotheridium lugeoni*, *Xiphodon intermedium* and *Haplomeryx euzetensis*). Sossís and the close locality of Roc de Santa are the beds where *X. intermedium* is better documented. The genus *Acotherulum*, is identified for the first time. *Catodontherium* and *Dichodon*, previously identified in Sossís, have been classified as belonging to other known species in the bed. The Sossís artiodactyls association confirms it as belonging to the lower Headonian, reference level of Fons 4 (MP 17 a), since the same species that in the French and Swiss beds of the above mentioned level are present. Furthermore, artiodactyls confirm the Western European character of Sossís fauna where the typical Iberian endemic taxa are absent.

**Key words:** Artiodactyla, upper Eocene, Prepyrenean basin, Catalonia, Iberian Peninsula.

## RESUMEN

En este trabajo se describen y figuran los artiodáctilos del yacimiento de Sossís (Headoniense inferior, Cuenca Prepirenaica, Península Ibérica). Han sido determinadas seis especies pertenecientes a seis géneros y tres familias: Cebochoeridae (*Cebochoerus helveticus* y *Acotherulum* sp.), Anoplotheriidae (*Dacrytherium ovinum*) y Xiphodontidae (*Leptotheridium lugeoni*, *Xiphodon intermedium* y *Haplomeryx euzetensis*). Sossís y la cercana localidad de Roc de Santa son los yacimientos en los que *X. intermedium* está mejor documentada. *Catodontherium* y *Dichodon*, anteriormente reconocidos en Sossís, se han asignado a otras especies reconocidas en el yacimiento. Se identifica por primera vez el género *Acotherulum*. La asociación de artiodáctilos de Sossís se confirma como perteneciente al Headoniense inferior, nivel de referencia de Fons 4 (MP 17a), ya que están presentes las mismas especies que en los yacimientos franceses y suizos de dicho nivel. Además, los artiodáctilos confirman el carácter europeo-occidental de la fauna de Sossís en la que están ausentes los taxones endémicos ibéricos.

**Palabras clave:** Artiodáctilos, Eoceno superior, Cuenca Prepirenaica, Cataluña, Península Ibérica.

## INTRODUCCIÓN

El yacimiento headoniense de Sossís (provincia de Lleida, Cuenca Prepirenaica, Península Ibérica) es uno de los más importantes del Eoceno superior continental ibérico. Desde los primeros trabajos paleontológicos de los años 40 del siglo pasado, se han sucedido numerosas publicaciones. Casanovas (1998) resume los antecedentes históricos de los estudios paleontológicos en este yacimiento y Checa & Casanovas (1990) sintetizan las citas referentes a esta localidad. Recientemente López-Martínez *et al.* (1998) realizan una revisión sobre varios grupos de mamíferos del yacimiento de Sossís, entre los que cabe citar los invertebrados y paliníforas (Civis *et al.*, 1998); algunos micromamíferos como los glíridos (Agustí & Arcas, 1997; Van Dam, 1998), los pseudosciúridos (Cuenca, 1998) y *Theridomys* (ver Peláez Campomanes, 1998), y los perisodáctilos (Casanovas *et al.*, 1998). En dicho trabajo no se estudiaron los artiodáctilos.

Asimismo, los trabajos que exponen los antecedentes geológicos de esta zona también son muchos y muy dispersos. A modo de resumen, el yacimiento de Sossís se halla sito en la subcuenca de La Pobla de Segur, enclavada en la Cuenca de Tremp-Graus (ver mapas de situación y geológico en fig. 1 y fig. 2 de López-Martínez *et al.*, 1998: 10-11). El estudio sedimentológico y estratigráfico fue inicialmente realizado por Casanovas (1975), que enclava dicho yacimiento en el Miembro Sossís de la Formación Collegats. Las subdivisiones estratigráficas propuestas por Casanovas (1975) se basan en las indicadas por Rosell-Sanuy & Riba (1966), posteriormente modificadas por Robles (1984), Robles & Ardevol (1984) y, finalmente, Mellere & Marzo (1992). En cuanto a la evolución sedimentaria de dicha cuenca, ha sido estudiada por Barnolas-Cortinas (1992) y Barnolas-Cortinas *et al.* (1991), quienes destacan que en ella se acumularon esencialmente sedimentos terrígenos continentales y de plataforma. Finalmente, en el trabajo de síntesis de López-Martínez *et al.* (1998), se incluye un estudio sedimentológico y petrológico sobre los yacimientos de Sossís y Claverol (Arribas-Mocoroa, 1998).

Bataller (1942) cita por vez primera la presencia de artiodáctilos en Sossís, señalando la presencia dudosa de *Anoplotherium commune* Cuvier, 1804, de acuerdo con la determinación del donante de unos fósiles provenientes del yacimiento. Sin embargo, tal determinación era errónea y Villalta & Crusafont (1944) lo asignan posteriormente a *Palaeotherium magnum* Cuvier, 1804. Crusafont (1964, 1965, 1966, 1967) cita varios artiodáctilos recalando que se trata de determinaciones provisionales: *Dacrytherium ovinum*, *Leptotheridium lugeoni*, *Xiphodon intermedium*, *Haplomeryx euzetensis* y *Dichodon cervinum*. Golpe (1971, 1972, 1974) resume las sinonimias, describe brevemente y determina varios artiodáctilos de Sossís presentando la siguiente lista: *Choeromorus helveticus*, *Catodontherium* sp., *Dacrytherium ovinum* y *Leptotheridium lugeoni*, no haciendo referencia a *Xiphodon intermedium*, *Haplomeryx euzetensis* y *Dichodon*

*cervinum*. Una lista prácticamente igual a esta última es publicada en el catálogo de Crusafont & Casanovas (1973). Poco después, Casanovas (1975) presenta una lista de los taxones hallados en Sossís basada en la bibliografía existente, añadiendo a los cuatro anteriores los tres últimos que habían sido obviados por Golpe (1971, 1972, 1974).

Sudre (1978a), en su revisión de los artiodáctilos del Eoceno medio y superior de Europa occidental, presenta una lista faunística que es idéntica a la de Casanovas (1975) con la excepción de la atribución a *Cebochoerus (C.) lacustris* de un molar superior anteriormente determinado como *Ch. helveticus*; éste es el único material de Sossís que revisa dicho autor, junto con medidas que aporta del material de *Xiphodon intermedium*. Checa & Casanovas (1990) presentan una lista faunística similar con la salvedad de referenciar *?Dichodon cervinum*; esta lista es transcrita sin cambios por Antunes *et al.* (1997) y Casanovas *et al.* (1998). La cita de *Dichodon* debe ser considerada como impropia al arrastrarse en la bibliografía la determinación inicial de Crusafont de material que posteriormente fue asignado primero a *Cebochoerus lacustris* después a *Cebochoerus minor* (ver Hooker, 1986) y finalmente a *Cebochoerus helveticus* de acuerdo con Hooker & Weidmann (2000).

En conclusión, los artiodáctilos de Sossís habían sido frecuentemente citados pero escasamente estudiados. Numerosas publicaciones los citaban o presentaban listas faunísticas apoyadas en trabajos anteriores. No obstante faltaba un estudio exhaustivo y de conjunto de este material que tampoco había sido figurado. El propósito de este trabajo es, por un lado, la revisión y puesta al día de los artiodáctilos del yacimiento describiendo todo el material disponible, tanto el que aparece en trabajos anteriores como una serie de piezas no descritas ni referenciadas en la bibliografía; por otro lado, figurar las especies presentes y por último discutir sus implicaciones bioestratigráficas y biogeográficas.

Para la nomenclatura de los elementos dentarios ver Morales & Soria (1995). En este trabajo seguimos fundamentalmente la sistemática de artiodáctilos usada por Hooker & Weidmann (2000) que en gran parte se basa en el trabajo de Gentry & Hooker (1988).

El material estudiado se encuentra depositado en el Museo Provincial de Paleontología "Miguel Crusafont" de Sabadell (Barcelona); las siglas y numeración de las piezas corresponde a la colección de dicho museo.

Para la biocronología nos basamos en la escala de niveles de referencia de mamíferos del Paleógeno europeo (niveles MP) establecida en Mainz (Schmidt-Kittler, 1987) y ampliada y matizada en Montpellier (Biochron'97; Aguilar *et al.*, 1997). También hacemos referencia a la ELMA (*European Large Mammal Age*, Haq & Eysinga, 1998). Beaud *et al.* (2003) cuestionan la correlación aceptada hasta ahora para los niveles MP con los pisos marinos (Berggren *et al.*, 1995) según la cual los niveles MP14 a 16 se correlacionan con el Bartonense y MP17-MP20 con el Priabonense. Basándose en datos magnetoestratigráficos obtenidos en series

sedimentarias de los Pirineos centrales, dichos autores hacen corresponder los niveles MP14 y MP15 con el Luteciense y MP16 y MP17 temprano con el Bartonense inferior.

## PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Clase MAMMALIA

Orden ARTIODACTYLA Owen, 1848

Familia **Cebochoeridae** Lydekker, 1883

Género *Cebochoerus* Gervais, 1852

### *Cebochoerus helveticus* (Pictet & Humbert, 1869)

Fig. 1a

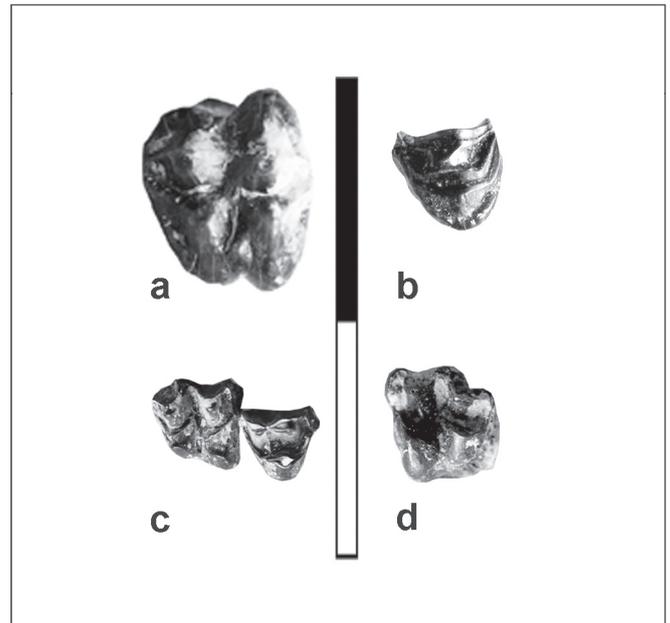
- 1964 *Dichodon cervinum* (Owen); Crusafont, 162.  
 1965 *Dichodon cervinum* (Owen); Crusafont, 6.  
 1967 *Dichodon cervinum* (Owen); Crusafont, 615.  
 1971 *Choeromorus helveticus* Pictet & Humbert, 1869; Golpe, 63.  
 1972 *Choeromorus helveticus* Pictet & Humbert, 1869; Golpe, 97.  
 1973 *Dichodon cervinum* (Owen, 1841); Crusafont & Casanovas, 137.  
 1973 *Choeromorus helveticus* Pictet & Humbert, 1869; Crusafont & Casanovas, 124.  
 1974 *Choeromorus helveticus* Pictet & Humbert, 1869; Golpe, 10.  
 1975 *Choeromorus helveticus*; Casanovas, 9.  
 1978a *Cebochoerus (Cebochoerus n.s.g.) lacustris* Gervais, 1856; Sudre, 74.  
 1986 *Cebochoerus minor* Gervais; Hooker, 397.  
 1990 *Cebochoerus (Cebochoerus) lacustre* Gervais; Checa & Casanovas, 28.  
 1997 *Cebochoerus (Cebochoerus) lacustris*; Antunes *et al.*, 346.  
 1998 *Cebochoerus (Cebochoerus) lacustre* Gervais; Casanovas, 44.

**Lista de material:** IPS 5889 (=1821) M2/ derecho (Fig.1a). IPS 5887 (= 1471) fragmento de M/1 o M/2 derecho. IPS 5867 fragmento posterior de M/3.

**Descripción:** El molar superior derecho IPS 5889 ya fue sucintamente descrito por Golpe (1971: 309). Sudre (1978a: 75) aportó dimensiones (L=8,2; l=9) y Hooker (1986: figs. 57 y 60) lo incorporó a dos gráficos de dimensiones de ceboquéridos. Es una pieza apenas usada, de modelo bunodonto aunque menos que otras especies de *Cebochoerus*. Paracono y metacono cónicos con la base muy ensanchada, especialmente en el lado labial. Mesostilo ausente. Una cresta poco marcada va, en sentido antero-posterior, desde la parte anterior de paracono a la parte posterior del metacono. Protocono y metacónulo menores que los conos externos, con ligeras crestas en V, no muy marcada en el metacónulo; preprotocrista corta y gruesa, unida al paracónulo; postprotocrista baja y gruesa, que llega hasta la base del metacono. Cresta anterior del paracónulo baja y gruesa. Paracónulo menor que el resto de conos pero bien visible. Cíngulo anterior delante del paracono y del protocono; cíngulo posterior entre metacono y metacónulo. Mamelón bajo en metacónulo, en la zona del endoflexo.

El fragmento posterior de molar inferior derecho (IPS 5887; anchura 8 mm) fue citado por Golpe (1971: 310; número 1471) como parte anterior derecha de ?M/2 de *Choeromorus helveticus* Pictet & Humbert, 1869. Se trata del talónido de un M/1 o M/2 en el que se observan un hipocónido y un endocónido bunodontos, así como una pequeño hipoconúlido. El fragmento de M/3 (IPS 5867) conserva la parte posterior del talónido y el hipoconúlido, que es muy grande y prominente hacia atrás.

**Discusión:** Crusafont (1964, 1965, 1967) atribuye las piezas IPS 5889 y 5887 a *Dichodon cervinum* (Owen, 1841) de forma provisional. Golpe (1971, 1972) transcribe erróneamente estas citas, al utilizar la denominación “*Dichobune cervinum*” y las describe y determina como *Choeromorus helveticus*. Crusafont & Casanovas (1973) y Casanovas (1975), al presentar la lista faunística de Sossís, transcriben esta determinación. Sudre (1978a: 75), en su revisión de la familia Cebochoeridae, determina este material como *Cebochoerus (Cebochoerus) lacustris* Gervais, 1859 y con tal denominación es remitida en publicaciones posteriores (Checa & Casanovas, 1990; Casanovas, 1998).



**Figura 1.** **a**, *Cebochoerus helveticus* (Pictet & Humbert, 1869) de Sossís; IPS 5889 (=1821) M2/ derecho. **b**, *Leptotheridium lugeoni* Stehlin, 1910 de Sossís; IPS 5817 (= IPS 1820): P4/ izquierdo. **c** y **d**, *Haplomeryx euzetensis* Depéret, 1917 de Sossís; **c**, IPS 5842 P4/-M1/ derechos, P4/ poco usado, M1/ relativamente usado; **d**, IPS 5888 M3 o M2/ superior izquierdo, apenas usado. Todos en Norma oclusal. Escala = 1 cm.

**a**, *Cebochoerus helveticus* (Pictet & Humbert, 1869) from Sossís; IPS 5889 (=1821) right M2/. **b**, *Leptotheridium lugeoni* Stehlin, 1910 from Sossís; IPS 5817 (= IPS 1820): left P4/; occlusal view. **c** and **d**, *Haplomeryx euzetensis* Depéret, 1917 from Sossís; **c**, IPS 5842 right P4/-M1/; **d**, IPS 5888 left M3 o M2/. All in occlusal view. Scale bar = 1 cm.

La morfología dentaria del molar superior corresponde a un Cebochoeridae, familia de artiodáctilos suiformes de talla pequeña y media con dentición bunodonta presentes en Europa occidental desde el Eoceno medio hasta el Oligoceno inferior. Las dimensiones entran dentro de los límites de variación del género *Amphirhagatherium* Depéret, 1908 (Choeropotamidae); de acuerdo con Hooker & Thomas (2001) este último género es más selenodonto, los molares superiores presentan parastilo y los mesostilos son generalmente grandes y bulbosos, los contornos de los molares superiores son más trapezoidales y los cíngulos son muy marcados. Según la revisión y puesta a punto de Sudre (1978a) los ceboquéridos incluyen dos géneros: *Cebochoerus* (diagnosis en Hooker, 1986: 390) y *Acotherulum* Gervais, 1850 (diagnosis en Hooker, 1986: 399). Esta concepción es mantenida por Hooker (1986) y más recientemente por Hooker & Weidmann (2000). Queda invalidada la denominación genérica *Choeromorus* Gervais, 1848-52 mientras que *Moiachoerus simpsoni* Golpe, 1972 de San Cugat de Gavadons (cuenca catalana central), fue reasignado a otro género por Sudre (1978a) que lo reclasificó como *Acotherulum simpsoni* (Golpe, 1972).

Los molares superiores de *Acotherulum* se diferencian de IPS 5889 por su menor talla, por estar fuertemente desarrollados en sentido transversal, por tener una corona de mayor altura del lado lingual que del labial y por estar el paracónulo muy reducido, prácticamente ausente. Además, las crestas y los cíngulos mesial y distal son débiles.

Sudre (1978a) distribuyó las especies de *Cebochoerus* en dos subgéneros, *Cebochoerus* y *Gervachoerus* Sudre, 1978a. Sin embargo, ni Hooker (1986) ni Hooker & Weidmann (2000) aceptan dichos subgéneros.

Siguiendo a Hooker (1986) el género *Cebochoerus* incluye las siguientes especies: *C. anceps* Gervais, 1852, *C. lacustris* Gervais, 1856, *C. minor* Gervais, 1859 [incluyendo a *Cebochoerus* (*C.*) *helveticus* (Pictet & Humbert, 1869)], *C. rütimeyeri* Stehlin, 1908, *C. robiancensis* Depéret, 1917, y *Cebochoerus fontensis* Sudre, 1978a. Según Hooker (1986: 390) *Cebochoerus anceps* debe ser considerada provisionalmente como especie tipo del género, por razones nomenclatorias. Sin embargo, según Stehlin (1908), Sudre (1978a) y Depéret (1917), debe ser puesto en sinonimia con *Acotherulum saturninum* Gervais, 1850. *C. campichii* (Pictet, 1855-1857) de Sudre (1978a) se reparte según Hooker (1986) entre *C. robiancensis* y *Acotherulum campichii* (Pictet, 1857). Según Sudre (1978a) también estarían incluidas en el mismo género *Cebochoerus suillus* (Gervais, 1848-52), *Cebochoerus jaegeri* Sudre, 1978a [*Gervachoerus jaegeri* (Sudre, 1978a) en Erfurt & Haubold, 1989, entre otros] y *Cebochoerus dawsoni* Sudre, 1978a, todas ellas del Rhenaniense inferior y medio. Estas últimas especies así como *C. rütimeyeri* (Rhenaniense medio), *C. robiancensis* (Rhenaniense superior) y *Cebochoerus fontensis* (Headoniense inferior) son de talla significativamente inferior a IPM 5889 (Sudre, 1978a: tabs. 5 y 6).

Hooker (1986) considera problemático el status sistemático de las especies *C. helveticus*, *C. minor* y *C. lacustris* revisando las concepciones de Sudre (1978a) sobre dichas especies y concluyendo que a nivel dentario la única diferencia entre ellas es la talla. En este sentido, Hooker (1986: 397) reclasificó el molar superior de Sossís como *C. minor* basándose en el hecho de que sus dimensiones están más de acuerdo con las de esta última especie que con las de *C. lacustris*. Más recientemente Hooker & Weidmann (2000: 78) vuelven a tratar el tema y consideran que *C. minor* es sinónimo más joven que *C. helveticus*. Según tales autores *C. helveticus* incluye todos los especímenes considerados como *C. minor* en Hooker (1986), es decir el material de Lamanidine, Le Bretou, Barton, Sossís y varios puntos de Mormont (Eclépens Gare, Eclépens T) mientras que *C. minor* incluye los denominados de esta forma por Sudre (1978a), es decir los de Euzèt, Mas St.-Puelles y Antiguas Colecciones del Quercy. *C. helveticus* de Sossís es sólo ligeramente inferior en talla a *C. minor* (Sudre, 1978a: tab.5). Todo lo anterior es una prueba de que la sistemática de los ceboquéridos queda aún lejos de estar bien asentada. La diferenciación de todos estos taxones es problemática basándose en los caracteres morfológicos y se fundamenta esencialmente en las dimensiones (ver Stehlin, 1908; Depéret, 1917; Sudre, 1978b; Hooker & Weidmann, 2000).

Es notable la presencia de *C. helveticus* en Sossís, de edad Headoniense inferior, ya que el resto de yacimientos donde está presente esta especie son del Rhenaniense superior.

El fragmento de molar inferior (IPS 5887) presenta una morfología típica de Cebochoeridae y su anchura se corresponde bien con las de IPS 5889. El fragmento de M/3 (IPS 5867) también es asignable a la misma especie.

#### Género *Acotherulum* Gervais, 1850

##### *Acotherulum* sp.

**Lista de material:** IPS 29660: M1/ o M2/ derecho. IPS 29661: fragmento de M3/ derecho. IPS 29662: fragmentos de M inferiores. IPS 29663: M inferior izquierdo. IPS 29664: P/2 o P/3 derecho. IPS 29665: P/2 o P/3 izquierdo. IPS 29666: D/4.

**Descripción:** M1/ o M2/: apenas usado. Contorno cuadrado-trapezoidal. Paracono y metacono cónicos, ligeramente comprimidos transversalmente, unidos entre sí y a los cíngulos de los ángulos antero-externo y postero-externo por una cresta baja. Protocono y metacónulo cónicos pero con tendencia "crescentiforme". El protocono tiene una preprotocrista baja y corta que llega hasta el paracónulo que es pequeño pero bien diferenciado. Cresta anterior del paracónulo hasta el parastilo. Una corta y baja postprotocrista llega hasta la base del metacónulo hasta donde llega una también baja y corta cresta anterior del metacónulo. La cresta posterior del metacónulo se dirige hacia el lado externo fusionándose con el cíngulo posterior. Conos externos y especialmente internos con una cierta tendencia a cerrarse unos contra otros estrechando el valle central. Metastilo ausente. Parastilo y metastilo ligeramente indicados por unas elevaciones y engrosamientos del cíngulo a su

		M1/	M2/	M3/	M/1	M/2	P/2	P/3
<i>Acotherulum</i> sp.	L l	5 5		5,3	5,9 4		5,6 3	
<i>A. campichii</i>	L l	5-5,6 5,6-6	5,3-6,5 7-7,1	5,3-6,7	5,1-6 3,1-3,3	5,3-6 3,8-4,2	5,1-6 1,8-2	6
<i>A. pumilum</i>	L l	4,6 4,7	5 5,1		4,8 3,2			
<i>A. saturninum</i>	L l	5,5 6,1	5-6,3 6,5-7		5-6,2 4-5	5,7-6,3 4-5,5		5,5-6,2 3
<i>A. quercyi</i>	L l	6,5-7 7,6-8	7 8,5	7 8	6,5-6,8 4,9-5,5	7,2 5,5		

**Tabla 1.** Dimensiones de dientes superiores e inferiores de *Acotherulum* sp. de Sossís (M1/ o M2/ IPS 29660, M3/ IPS 29662, M/1 o M/2 IPS 29663, P/2 o P/3 29664) y de otros *Acotherulum* (según Sudre, 1978a: tab. 5; para procedencia del material ver dicha obra; L=longitud, l=anchura; medidas en mm).

*Upper and lower teeth dimensions of Acotherulum sp. from Sossís (M1/ or M2/ IPS 29660, M3/ IPS 29662, M/1 or M/2 IPS 29663, P/2 or P/3 29664) and others Acotherulum (in sense of Sudre, 1978a: table 5; for localities and institution origin see this work; L=length, l=width; measurements in mm).*

nivel. Cíngulo continuo en el lado externo y en los ángulos anteroexterno y posteroexterno; cíngulo interno sólo en el valle entre protocono y metacónulo; resto de cíngulo delante de protocono y detrás de metacónulo.

El fragmento de M3/ derecho (IPS 29661), que está casi completo y poco usado, es similar pero con una forma más trapezoidal, con la mitad posterior más reducida que la anterior y el paracónulo más masivo y desarrollado.

Molar inferior izquierdo (IPS 29663): probablemente M/2. Apenas usado. Cónidos internos bunodontos; los externos bunodontos con ligera tendencia selenodonta. Protocónido y metacónido unidos, el último ligeramente desdoblado en su ladera anterior; paracrística y protocristida que cierran completamente el valle anterior. Cristida oblicua completa, que llega hasta el lado posterior de la protocristida. Del hipocónido salen tres crestas: cristida oblicua, un corto hipolófidio hasta el endocónido y postprotocristida hasta un pequeño tubérculo similar a un hipocónulido de M/3 pero más reducido (hipocónulido rudimentario). Cíngulos ligeros anterior y posterior. Los numerados como IPS 29662 son fragmentos similares pero menores (M/1?).

P/2 o P/3 uno derecho y otro izquierdo (IPS 29664 y 29665). Una cúspide anterior. Talón con una pequeña elevación, unido por una baja cresta con la cúspide anterior.

D/4 (IPS 29666): algo usado. Estructura típica de cuarto molar de leche: forma alargada con tres lóbulos bituberculados. Lóbulo anterior más estrecho y claramente separado de los siguientes. Cúspides cónicas con crestas de unión entre ellas bajas y poco marcadas. Sin cíngulos.

**Discusión:** Las piezas descritas, de pequeña talla (tabla 1) y modelo bunodonto, corresponden a la familia Cebochoeridae. Pertenecen a un pequeño ceboquérido diferente, especialmente por sus dimensiones, al anteriormente determinado como *Cebochoerus helveticus*. La escasez de material dificulta notablemente su estudio comparativo que se basan en

gran parte en las dimensiones. La mayor parte de las especies incluidas en el género *Cebochoerus* son de talla significativamente mayor (Sudre, 1978a: tabs 5 y 6) y tan sólo es comparable a las formas más pequeñas y más antiguas del Rhenaniense medio (MP 13), *C. jaegeri* y *C. dawsoni* (Sudre, 1978a: tab. 5; Erfurt & Haubold, 1989: 143). Sin embargo, la morfología primitiva de éstas las diferencian del pequeño ceboquérido de Sossís. Por otra parte, en *Cebochoerus* generalmente el paracónulo está más desarrollado e individualizado que en el material descrito.

Basándonos en Sudre (1978a: 56) y Hooker (1986: 399, fig. 56) los molares superiores e inferiores estudiados presentan una serie de similitudes con el género *Acotherulum*:

- molar superior fuertemente desarrollado en sentido transversal
- molares menos bunodontos que los *Cebochoerus* de pequeña talla
- paracónulo muy débil, prácticamente ausente
- raíces, especialmente las del lado lingual, divergentes hacia abajo
- molar inferior con las puntas de los tubérculos bastante alejadas de la línea media

El género *Acotherulum* se inicia, según Hooker (1986) y Hooker & Weidman (2000), en el Rhenaniense superior (MP 16) con *A. campichii* y continua en el Headoniense con *A. pumilum* (Stehlin, 1908), *A. saturninum* Gervais, 1850, que es la especie tipo, y *A. quercyi* (Stehlin, 1908). Las medidas del molar superior (IPS 29660, tabla 1) del pequeño ceboquérido de Sossís son significativamente inferiores a las de *A. quercyi* y están entre las de *A. campichi* y *A. saturninum* por un lado y las de *A. pumilum* por otro. Por el contrario el M3/, el M/3 y los premolares inferiores están dentro de los límites de variación de *A. campichi* y *A. saturninum*.

En conclusión, dada la escasez de material y la sistemática bastante problemática en el seno de los Cebochoeridae, se determina el pequeño ceboquérico de Sossís como *Acotherulum* sp.

Suborden TYLOPODA Illiger, 1811

Superfamilia **Anoplotherioidea** Bonaparte, 1850  
(*sensu* Gentry & Hokker, 1988)

Familia **Anoplotheriidae** Bonaparte, 1850

Sufamilia **Dacrytheriinae** Depéret, 1917

Género *Dacrytherium* Filhol, 1876

### *Dacrytherium ovinum* (Owen, 1857)

Fig. 2 y 3

- 1964 *Dacrytherium ovinum* Owen; Crusafont, 6.  
1965 *Dacrytherium ovinum* Owen; Crusafont, 162.  
1967 *Dacrytherium ovinum* Owen; Crusafont, 615.  
1971 *Dacrytherium ovinum* Owen; Golpe, 65.  
1971 *Catodontherium* sp.; Golpe, 99.  
1972 *Dacrytherium ovinum* Owen; Golpe, 100.  
1973 *Dacrytherium ovinum* (Owen, 1857); Crusafont & Casanovas, 126.  
1974 *Dacrytherium ovinum* Owen, 1857; Golpe, 10.  
1974 *Catodontherium* sp.; Golpe, 10.  
1975 *Dacrytherium ovinum* Owen; Casanovas, 9.  
1975 *Catodontherium* sp.; Casanovas, 9.  
1978a *Dacrytherium ovinum* Owen; Sudre, 239.  
1990 *Dacrytherium ovinum* Owen; Checa & Casanovas, 28.  
1990 *Catodontherium* sp.; Checa & Casanovas, 28.  
1997 *Dacrytherium ovinum*; Antunes *et al.*, 346.  
1997 *Catodontherium* sp.; Antunes *et al.*, 346.  
1998 *Dacrytherium ovinum* Owen; Casanovas, 44.  
1998 *Catodontherium* sp.; Casanovas, 44.

#### **Lista de material y dimensiones** (Longitud x Anchura en mm):

IPS 5850 So-45: P4/ izquierdo (Fig. 2e) (8,2 x 8,6). IPS 5828: M1/ izquierdo (Fig. 2c) (9,5x10,6). IPS 5851: M2/ izquierdo (Fig. 2b). IPS 5852 So-27: M2/ derecho (Fig. 2a) (10,4x12,7). IPS 5859 So-26: M2/ derecho, rotura desde protocono a metacónulo (11,3x c.13,2). IPS 5829: M3/ izquierdo (Fig. 2d) (11,6x12,4). IPS 5833: I/3 derecho (6,2x4). IPS 5830: C derecho (8x4,4). IPS 5831: P/1 derecho (7,5x4,2). IPS 5846 So-31: P/2 o P/3 izquierdo (Fig. 3g) (10,5x5). IPS 5832: P/3 derecho (10,2x4,9). IPS 5841: P/3 izquierdo (Fig. 3f) (9,4x5,5). IPS 5843 So-30: P/3 izquierdo (Fig. 3h) (11x5,8). IPS 5839: P/4 izquierdo (Fig. 3e) (9,5x5,9). IPS 5849 So-29: P/4 izquierdo (Fig. 3c) (9,8x5,8). IPS 5844: M/1 o M/2 izquierdo (Fig. 3a) (11,1x7,8). IPS 5847 So-28: M/1 o M/2 derechos (Fig. 3b) (10,5x7,4). IPS 5845 So-32: fragmento anterior de molar inferior izquierdo. IPS 5848 So-33: fragmento posterior de molar inferior izquierdo. IPS 7817: M/2 izquierdo (10,9x8,2). IPS 5816: M/3 derecho, endocónido roto (13,8x7). IPS 5840: M/3 izquierdo 14,7x7). IPS 5656: fragmento de mandíbula izquierda con M/3 y restos de M/2 (Fig. 3a) (16,6x7x7).

**Descripción:** P4/ (IPS 5850, So-45): contorno triangular. Un único y poderoso cono del lado externo que se marca en el ectofofo como una costilla mediana. De dicho cono externo parten dos cres-

tas, una anterior hasta el parastilo, otra posterior hasta el metastilo; ambos estilos están marcados si bien son poco prominentes. En el lado interno hay un poderoso y cónico protocono del que salen dos ramas que conforman una V, la preprotocrista hasta el paracónulo y la postprotocrista hasta el metastilo; en la postprotocrista no se aprecia ningún denticulo intermediario o metacónulo. Paracónulo mucho menor que el protocono pero bien visible; cresta anterior del paracónulo hasta el parastilo.

Molares superiores (M1/ IPS 5828, M2/ IPS 5852 y 5859 M3/ IPS 5829): presentan unos contornos trapezoidales con el lado labial mayor que el lingual y el lado anterior mayor que el posterior; están más desarrollados en sentido transversal. El contorno es más cuadrado en M1/ y se hace más trapezoidal y asimétrico en M2/-M3/. Modelo bunosenodonto: protocono bunodonto, poderoso y cónico, sin trazas de pre- y postprotocrista a excepción del M1/ IPS 5828 en que aparecen de forma rudimentaria. Paracono, metacono y metacónulo "crescentiformes". Paracono con paracrista hasta parastilo y centrocrista hasta mesostilo; metacono con centrocrista y metacrista hasta metastilo; metacónulo con cresta anterior hasta el valle central y cresta posterior hasta el metastilo. Mesostilo profundamente excavado en su interior. Paracónulo con cresta anterior bien formada que llega a la parte antero-externa del parastilo y cresta posterior prácticamente inexistente. Ectofofo con masivos y redondeados para-, meso- y metastilo y muralla externa marcadamente deprimida hacia el centro de la corona a la altura de paracono y metacono; potencia de parastilo, mesostilo y metastilo incrementándose de M1/ a M3/. Costillas de ambos conos externos bien visibles sobre la muralla externa. Cíngulos variables, por lo general con cíngulo anterior delante de protocono y paracónulo, cíngulo interno más o menos discontinuo y el posterior sólo bajo el metacónulo.

Dentición inferior: un incisivo, un canino, siete premolares y cinco molares completos además de algunas piezas fragmentarias. I/3 derecho (IPS 5833): similar a P/1 algo más pequeño y más corto en sentido antero-posterior. Cúspide central con dos crestas, anterior y posterior, la anterior algo más alta en su extremo anterior que en P/1. Pared externa ligeramente convexa, la interna más plana, marcándose en el centro la cúspide central. C derecho (IPS 5830): similar al incisivo anterior pero con la cúspide más puntiaguda y las dos crestas más bajas, de pendiente más acusada.

Premolares inferiores: en conjunto, son poco alargados, aumentando de delante a atrás en longitud y complicación.

P/1 (IPS 5831, no figurado): contorno alargado. Diente más pequeño y comprimido que los premolares siguientes. Muy sencillo, formado por una única cúspide central (protocónido) de la que parten dos crestas, una anterior y otra posterior que bajan hasta los extremos anterior y posterior de la corona. No se aprecia ninguna traza de cónido interno. Cíngulo tan sólo en la cara postero-interna que se une a la cresta posterior. Posee una única raíz gruesa.

P/3 (IPS 5846 So-31: P/2 o P/3 izquierdo fig. 3g, IPS 5832, 5841, 5843): dientes más desarrollados que P/1. Gran cúspide central (protocónido). Cresta anterior dirigida lingualmente en su extremo anterior. Cresta posterior hasta el extremo posterior de la corona, uniéndose al cíngulo postero-interno. Cónido interno prácticamente no esbozado. Talónido incipiente. En la cresta posterior se marca una segunda cúspide (hipocónido) mucho más pequeña y baja que la cúspide principal. Cíngulos internos interrumpidos bajo la cúspide principal. Dos raíces. IPS 5841 tiene cíngulos internos menos visibles. IPS 5843 tiene un mayor desarrollo en anchura de la porción posterior del diente.

P/4 (IPS 5839 y 5849): contorno menos alargado, con mayor anchura en relación a la longitud que los anteriores. Cierta tendencia a la molarización, con dos lóbulos. Trigónido más largo y alto. El protocónido es la cúspide más elevada y maciza; metacónido más bajo y pequeño, en posición algo más retrasada. Paracrístida dirigida lingualmente hasta el ángulo antero-interno. Talónido más bajo y corto y algo más ancho que el trigónido. Hipocónido más bajo que el metacónido, en la vertiente posterior del protocónido,

unido a éste último por una corta cresta. Baja cresta desde hipocónido al ángulo postero-interno. Tenues cíngulos internos por delante y detrás del metacónido. Cíngulo posterior poco marcado.

Molares inferiores: poseen dos lóbulos subiguales con trigónido más corto pero más ancho que el talónido. Modelo de molar bunoselenodonto. Cónidos externos, protocónido e hipocónido, selenodontos cada uno con dos crestas dirigidas hacia el lado lingual: desde el protocónido, paracrístida hacia la base anterior del metacónido y protocristida hacia la cara postero-interna del metacónido. Desde hipocónido, crístida oblicua hacia la base postero-interna del metacónido por detrás de la protocristida, hipolófidio hasta la cara postero-interna del endocónido. Cónidos internos de tipo bunodonto, de base cónica y redondeada en su cara labial, más o menos aplanada en la cara lingual. Valle anterior completamente cerrado, el posterior abierto, con la abertura situada entre metacónido y endocónido ya que la crístida oblicua llega hasta el metacónido. Se aprecia una cresta o pliegue en la ladera posterior del metacónido, que llega a la salida del valle posterior. Cíngulos e hipoconúlido presentes excepto en IPS 5847.

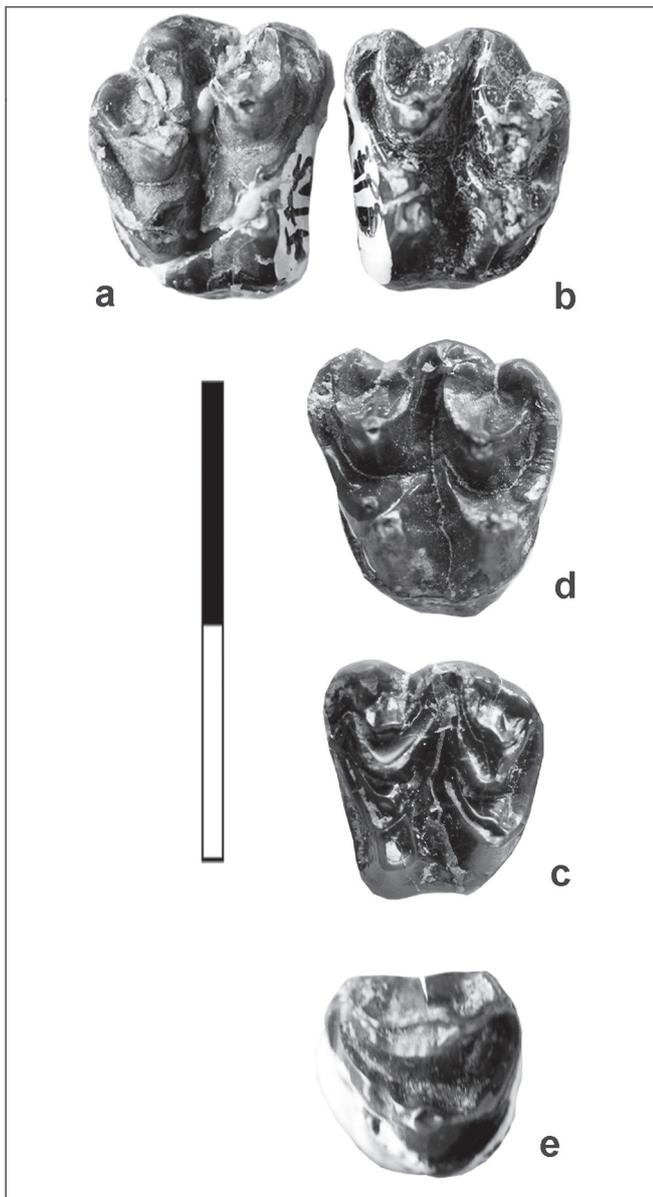
Los M/3 presentan un grado variable de desgaste observándose en mayor o menor medida sus cúspides y crestas. Muestran un modelo similar a los M/1-2 anteriores, observándose el pliegue ya mencionado, pero con un hipoconúlido fuerte, bastante desarrollado longitudinalmente hacia atrás, más estrecho que el talónido y algo más bajo que el hipocónido.

**Discusión:** Crusafont (1964, 1965, 1967) cita en Sossís *Dacrytherium ovinum* sin aportar ninguna descripción. Golpe (1971) describe varias piezas inferiores. Sudre (1978a) referencia dicha especie en la lista faunística que aporta para Sossís. Por otra parte, Golpe (1971, 1974) describe brevemente un posible M/1 izquierdo (IPS 1817) determinándolo como *Catodontherium* sp., género que Sudre (1978a) no cita en su lista faunística de Sossís. Autores posteriores (ver sinonimia) referencian tanto *D. ovinum* como *Catodontherium* sp. en Sossís.

La morfología dentaria del material descrito, de modelo bunoselenodonto, es la característica de la subfamilia Dacrytheriinae; Depéret (1917) elevó dicha subfamilia a la categoría de familia, criterio que es seguido por Sudre (1978a). Según dichos autores incluye los géneros *Catodontherium* Depéret, 1908, *Leptotheridium* Stehlin, 1910, *Tapirulus* Gervais, 1850 y *Dacrytherium* Filhol, 1876. Recientemente *Leptotheridium* ha sido incluido en la familia Xiphodontidae Flower, 1884 (Hooker & Weidmann, 2000) y *Tapirulus* en Choeropotamidae Owen, 1845 (sensu Hooker & Weidmann, 2000; Hooker & Thomas, 2001). Además Gentry & Hooker (1988) y Hooker & Weidmann (2000) consideran a Dacrytheriinae como subfamilia dentro de Anoplotheriidae, como habían mantenido anteriormente una serie de autores (Simpson, 1945; Viret, 1961; Romer, 1966; entre otros).

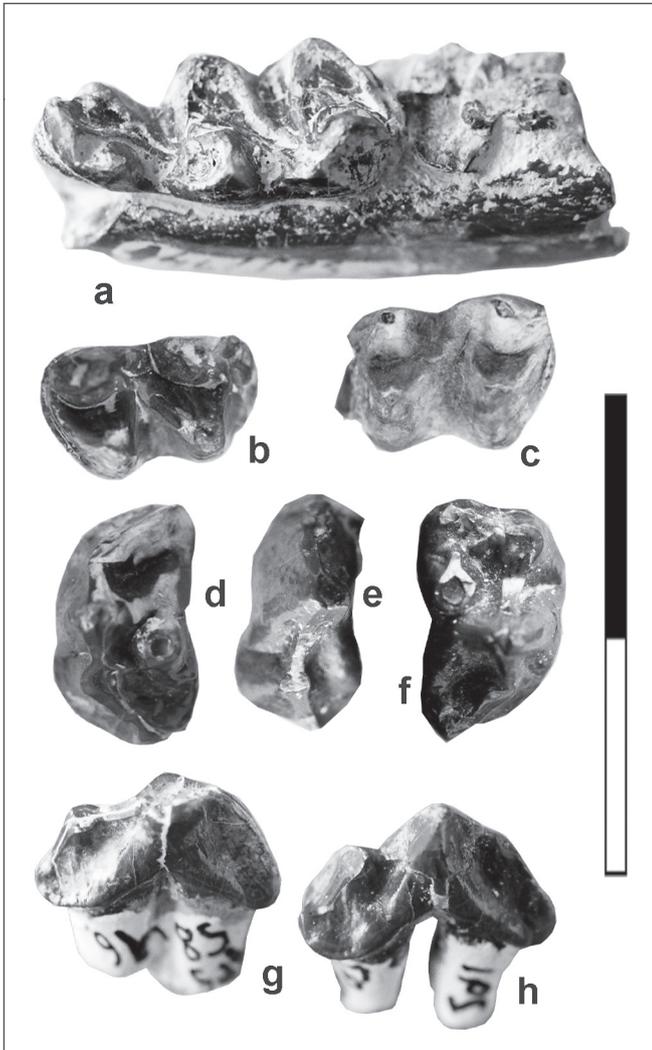
Siguiendo esencialmente a Stehlin (1910) la dentición de *Catodontherium* se diferencia de *Dacrytherium* fundamentalmente por:

- talla algo mayor en las formas del Rhenaniense superior, significativamente mayor en la especie más tardía, *C. robiacense* Depéret, 1906.



**Figura 2.** *Dacrytherium ovinum* (Owen, 1857) de Sossís; dentición superior. **a**, IPS 5852 So-27: M2/ derecho. **b**, IPS 5851: M2/ izquierdo. **c**, IPS 5828: M1/ izquierdo. **d**, IPS 5829: M3/ izquierdo. **e**, IPS 5850 So-45: P4/ izquierdo. Todos en Norma oclusal. Escala = 1 cm. *Dacrytherium ovinum* (Owen, 1857) from Sossís, upper teeth. **a**, IPS 5852 So-27: right M2/. **b**, IPS 5851: left M2/. **c**, IPS 5828: left M1/. **d**, IPS 5829: left M3/. **e**, IPS 5850 So-45: left P4/. All in occlusal view. Scale bar = 1 cm.

- serie premolar, especialmente P2 y P3, fuertemente alargada, de manera similar a *Xiphodon* Cuvier, 1822 y *Dichodon* Owen, 1848.



**Figura 3.** *Dacrytherium ovinum* (Owen, 1857) de Sossís, dentición inferior. **a**, IPS 5656: fragmento de mandíbula izquierda con M/3 y restos de M/2; norma semi-occlusal. **b**, IPS 5844: M/1 o M/2 izquierdo; norma oclusal. **c**, IPS 5847 So-28: M/1 o M/2 derecho; norma oclusal. **d**, IPS 5849 So-29: P/4 izquierdo; norma oclusal. **e**, IPS 5839: P/4 izquierdo; norma oclusal. **f**, IPS 5841: P/3 izquierdo; norma oclusal. **g**, IPS 5846 So-31: P/2 o P/3 izquierdo, norma bucal. **h**, IPS 5843 So-30: P/3 izquierdo; norma lingual. Escala = 1 cm. *Dacrytherium ovinum* (Owen, 1857) from Sossís, lower teeth. **a**, IPS 5656: left mandible with M/3 and fragments of M/2; semi-occlusal view. **b**, IPS 5844: left M/1 o M/2; occlusal view. **c**, IPS 5847 So-28: right M/1 or M/2; occlusal view. **d**, IPS 5849 So-29: left P/4; occlusal view. **e**, IPS 5839: left P/4; occlusal view. **f**, IPS 5841: left P/3; occlusal view. **g**, IPS 5846 So-31: left P/2 or P/3; buccal view. **h**, IPS 5843 So-30: left P/3; lingual view. Scale bar = 1 cm.

- fisonomía de los molares más tosca, con puntas y crestas más romas.
- molares superiores con parastilo, mesostilo y en M3/ metastilo menos desarrollados y menos hinchados; mesostilo menos ahuecado en el lado interno.
- P4/ con los ángulos antero-externo y postero-externo sobresalientes en la misma medida, más desarrollado el primero en *Dacrytherium*.
- molares inferiores con la base del endocónido más grande; pliegue detrás del metacónido menos marcado.

Tanto por la talla, de tipo medio, como por los caracteres morfológicos, el material descrito se corresponden con el género *Dacrytherium* (diagnósis en Depéret, 1917: 114-115). La especie tipo del género es *Dacrytherium cayluxi* Filhol, 1876 del Headoniense inferior de Lamandine (Quercy, Francia) aunque está generalizada la denominación de su sinónimo más reciente *D. ovinum* (Owen, 1857). El resto de especies de *Dacrytherium* son *D. priscum* (Stehlin, 1910), *D. cf. elegans*, *Dacrytherium elegans* (Filhol, 1884b) y *D. saturnini* (Stehlin, 1910).

*D. priscum* es conocido exclusivamente en el yacimiento suizo de Egerkingen  $\alpha$  (Rhenaniense medio, MP 14). Basándonos en Stehlin, (1910: 883-892) se diferencia del material de *D. ovinum*, incluido el material de Sossís, por:

- talla algo menor
- un menor desarrollo de parastilo, mesostilo y metastilo en los molares superiores
- P4/ con un ángulo postero-interno más saliente
- en los molares inferiores una más clara división de la punta de la colina interna anterior y una estructura más simple de la colina interna posterior
- primitivismo en la dentición premolar (en especial por el contorno simétrico de los premolares superiores y por el no desarrollo de talón en el P/4).

*D. cf. elegans* (Filhol, 1884b) está presente en Egerkingen  $\alpha$ , Chamblon y Bouxwiller (Sudre, 1978a). Según Stehlin (1910: 909) se aleja de *D. ovinum* por su talla claramente inferior y una menor constancia en la fisonomía de los molares de las tendencias típicas de los *Dacrytherium* terminales.

*D. elegans* es la forma propia del Rhenaniense superior (MP 16) y está presente en varios yacimientos franceses y suizos (Mormont Eclépens, Mormont St. Loup, Lautrec, Le Bretou, Robiac; Stehlin, 1910; Sudre, 1978a, 1988; Hooker & Weidmann, 2000). En esencia, se diferencia de *D. ovinum* (Stehlin, 1910: 893-899) por sus menores dimensiones, por una fosa postorbitaria de morfología diferente, por tener el mesostilo y el parastilo de los molares algo menos hinchados y por el contorno de P4/ algo menos asimétrico; en los dientes inferiores no se aprecian diferencias, aparte del tamaño. Según Sudre (1988) *D. elegans* es la especie de *Dacrytherium* en que el P4/ está más molarizado y en el ejemplar de Le Bretou (ver *op. cit.*: fig. 3) el metacónulo es bien visible y está separado del protocono, y el tubérculo

externo está dividido; similar estructura del metacónulo se observa en el maxilar de Quercy figurado por Stehlin (1910: 894, fig. 158). En Sossís, en cambio, el P4/ carece de todo indicio de molarización (contorno triangular, ausencia total de metacónulo).

*D. saturnini* (diagnósis en Sudre, 1978b: 282) se encuentra en algunos yacimientos franceses del Headoniense medio (MP 18: La Débruge, Quercy, Ste. Néboule, Saindou D.; Stehlin, 1910; Sudre, 1978a y b). Se diferencia fundamentalmente de *D. ovinum* por su talla menor (Sudre, 1978a: tab. 3). Depéret (1917: 123) indica que tan sólo se diferencia de *D. ovinum* por sus dimensiones más débiles (longitud de los tres molares superiores = 24 mm frente a 31 mm) y comparables a las de *D. elegans* de las fosforitas del que, en palabras de Depéret, resulta difícil de diferenciar específicamente. A parte de la talla Sudre (1978b) señala las siguientes diferencias con *D. ovinum*, que también se observan en Sossís:

- *D. saturnini* presenta una mayor heterodoncia en los molares, con mayor incremento de talla hacia atrás.
- P4/ tiene un metacónulo bastante desarrollado, ausente en Sossís; en *D. ovinum* (Stehlin, 1910) generalmente el metacónulo está poco desarrollado en P4/ y si existe no tiene conexión con el protocono.
- Respecto a *D. ovinum*, los molares superiores de *D. saturnini* tienen un parastilo más saliente, el mesostilo está menos excavado lingualmente, el protocono está en posición muy retrasada en M3/, como en los anoploterinos, y el paracónulo está muy individualizado respecto al protocono.
- P/1 tiene un tubérculo accesorio posterior más individualizado.
- P/4, aunque es bastante variable en *D. saturnini* de Ste-Néboule, es relativamente más alargado que el de *D. ovinum* y con un talónido mejor marcado.
- En los molares inferiores la abertura del valle posterior es mayor que en *D. ovinum*.

Tanto morfológicamente como por sus dimensiones el material de Sossís se corresponde a *Dacrytherium ovinum*, la especie del Headoniense inferior. Dicha especie está bien documentada, además de en los yacimientos prepirenaicos de Sossís y Roc de Santa (Casanovas, 1975), en yacimientos de Inglaterra (Lower Headon beds; Owen, 1857), Francia (Euzèt, Lamandine, Larnagol, Perrière, varios puntos fosilíferos de Fons, Souvignargues; Depéret, 1917; Stehlin, 1910; Sudre, 1978a) y Suiza (Moutier, Eclépens A y B; Stehlin, 1910; Hooker & Weidmann, 2000). En general, el material de Sossís muestra una gran coincidencia morfológica y de talla con *D. ovinum* de Euzèt, descrito y figurado por Depéret (1917: 116-122) así como el figurado y descrito minuciosamente por Stehlin (1910: 840 y siguientes) procedente de Larnagol. P4/ tiene similar contorno y disposición de conos y crestas que en esos dos yacimientos, a excepción de la parte posterior ya que en Euzèt se aprecia un rudimento de metacónulo que está ausente en el P4/ de

Sossís. En Larnagol se observa una cierta variabilidad en el P4/, especialmente en la morfología de su parte posterior ya que en algunos ejemplares hay separación entre el protocono y el ángulo postero-externo, con presencia de un pequeño botón que puede interpretarse como esbozo de metacónulo; en otros P4/ hay un puente entre protocono y cingulo terminal. En los premolares inferiores, P/4 es similar al de Euzèt aunque éste tiene el talónido menos desarrollado; en el de Larnagol es semejante aunque no se aprecia la rama que va del protocono hacia el ángulo postero-interno (Stehlin, 1910: fig. 135); el resto de la fila premolar es algo más alargada que en Sossís. Se ha constatado en *D. ovinum* una notable variación individual en la longitud de la serie premolar, que debe estar en consonancia con un alargamiento variable del rostro (Depéret, 1917: 123). Así, los ejemplares de Larnagol y de Bach figurados por Stehlin (1910) tienen un alargamiento relativo de la serie premolar más acusado que los de Lower Headon Beds y Euzèt. A este respecto, Sudre (1978a: 121) observa que en los ejemplares de Fons 1 y Fons 4 los premolares inferiores son menos masivos y ligeramente más alargados que en los de Euzèt y Souvignargues que considera como localidades algo más recientes; dicho autor señala que puede interpretarse como resultado de una verdadera tendencia evolutiva en la especie, a acortar la serie premolar y que confirmaría la inclusión en *D. ovinum* de *D. cayluxi* Filhol, 1877, forma más reciente y con los premolares acortados.

Según Sudre (1978a), las especies de *Dacrytherium* constituirían dos líneas. La línea *D. elegans-D. saturnini* se iniciaría con *D. cf. elegans* en el Rhenaniense medio (MP 14), seguiría en el Rhenaniense superior con *D. elegans* (MP 16) y llegaría hasta el Headoniense medio y superior (MP 18 y MP 19) con *D. saturnini*. La línea *D. priscum-D. ovinum* se iniciaría en el Rhenaniense medio y llegaría al Headoniense inferior (MP 17a y MP 17b). Según Hooker & Weidmann (2000) el mayor tamaño y la dilambdoncia más marcada de las dos últimas especies sustenta dicha interpretación. Sudre (1978b) señala que en esta hipótesis quedaría pendiente una cuestión, a saber, cómo explicar la rarefacción o incluso la ausencia de los *Dacrytherium* de pequeña talla (línea *elegans-saturnini*) en las faunas, por otra parte, bien conocidas del Headoniense inferior. Más tarde, el mismo autor (Sudre, 1988) llega a la conclusión de que *D. elegans*, con un P4/ que ha alcanzado el máximo de molarización dentro del género, no puede ser el ancestro de *D. saturnini*, desconociéndose su descendencia en el Eoceno superior.

El M/2 izquierdo bastante usado (IPS 7817), que había sido determinado por Golpe (1971, 1974) como *Catodontherium* sp. y referenciado como tal por trabajos posteriores (ver sinonimia), presenta el mismo modelo general que el resto de molares inferiores descritos: protocónido e hipocónido selenodontos, metacónido y endocónido más bunodontos, valle anterior cerrado y posterior abierto delante del endocónido; aunque es algo mayor y proporcionalmente más ancho que el resto de M/1-2 de Sossís; por otro

lado su talla corresponde con otras piezas de *D. ovinum* de Sossís como el M/3 IPS 5656. En esta misma línea, Sudre (1978b: 189) señala que la determinación de *Catodontherium* en Sossís se basa en material muy fragmentario de interpretación difícil.

Familia **Xiphodontidae** Flower, 1884  
 Género *Leptotheridium* Stehlin, 1910

### *Leptotheridium lugeoni* Stehlin, 1910

Fig. 1b

- 1964 *Leptotheridium lugeoni* Stehlin; Crusafont, 5.  
 1965 *Leptotheridium lugeoni* Stehlin; Crusafont, 162.  
 1967 *Leptotheridium lugeoni* Stehlin; Crusafont, 615.  
 1971 *Leptotheridium lugeoni* Stehlin, 1910; Golpe, 65-66.  
 1972 *Leptotheridium lugeoni* Stehlin, 1910; Golpe, 101.  
 1973 *Leptotheridium lugeoni* Stehlin, 1910; Crusafont & Casanovas, 126.  
 1975 *Leptotheridium lugeoni* Stehlin; Casanovas, 9 y 113.  
 1978a *Leptotheridium lugeoni* Stehlin; Sudre, 39.  
 1990 *Leptotheridium lugeoni* Stehlin; Checa & Casanovas, 28.  
 1997 *Leptotheridium lugeoni*; Antunes *et al.*, 346.  
 1998 *Leptotheridium lugeoni* Stehlin; Casanovas, 44.

**Lista de material y dimensiones** (Longitud x Anchura en mm):  
 IPS 5817 (= IPS 1820): P4/ izquierdo (Fig. 1b) (4,8x5).

**Descripción:** Contorno triangular. Ectolofo liso. Pared externa con un único cono que ocupa una posición casi central en dicha pared, ligeramente desplazado hacia delante. Del cono externo parten dos crestas, hacia el parastilo y hacia el metastilo. Parastilo más desarrollado que el metastilo, más ancho y redondeado en la base, metastilo más fino y apretado. Gran protocono ocupando el lado interno del diente; de él salen la cresta anterior del paracónulo más la preprotocrista y hacia el metastilo la postprotocrista. Paracónulo apenas esbozado en la cara lingual de la cresta anterior. Cíngulo lingual bien marcado, desapareciendo en sus partes anterior y posterior. Cíngulo externo tenue pero más o menos continuo.

El fragmento de molar inferior IPS 5866 (= IPS 1822) determinado por Golpe (1971) como *Leptotheridium* sp. resulta indistinguible y tan sólo su pequeña talla lo podría asemejar a dicho género.

**Discusión:** Tras las citas previas de *Leptotheridium lugeoni* en Sossís debidas a Crusafont (1964, 1965 y 1967), Golpe (1971) realiza una descripción sucinta del P4/ aquí estudiado; autores posteriores (ver sinonimia) se limitan a citar estas determinaciones.

La pequeña talla y la morfología bunoselenodonta se corresponden con el género *Leptotheridium* Stehlin, 1910 (caracteres diagnósticos en Stehlin, 1910: 841-842, y Depéret, 1917: 125-126), género clásicamente incluido en la familia Dacrytheriidae y recientemente traspasado a Xiphodontidae (Hooker & Weidmann, 2000). Además de *Leptotheridium*, la familia Xiphodontidae incluye los géneros *Xiphodon* Cuvier, 1822, *Dichodon* Owen, 1848, *Haplomeryx* Schlosser, 1886 y *Paraxiphodon* Sudre 1978a. Las especies de *Dichodon*

son por lo general mayores y el P4/ tiene tendencia a molarizarse. *Haplomeryx* difiere por su talla significativamente menor. *Paraxiphodon* es de talla bastante mayor.

La diferenciación de los dientes aislados de *Leptotheridium* y *Xiphodon*, géneros de talla similar, resulta dificultosa, especialmente en los yacimientos renhantienses. Stehlin (1910) recalca en varias ocasiones el hecho de que los P4/ aislados de *Leptotheridium* y *X. castrense* son difíciles de diferenciar y considera que el carácter diferencial más válido es el parastilo más dirigido hacia delante en *Leptotheridium*, como es el caso del P4/ de Sossís. Hooker & Weidmann (2000: 95, fig. 58) describen un P4/ de *X. castrense* indicando que es muy similar en talla y morfología al P4/ de *L. lugeoni* ambos de Mormont, pero difiere por la ausencia de metacónulo y en que el protocono es menos saliente bucalmente, no estando claramente marcado mesio-distalmente ni disto-lingualmente, fundiéndose imperceptiblemente con las pre- y protocrista.

*Leptotheridium* está presente en yacimientos de Europa Occidental en el Eoceno medio y superior, entre el Rhenaniense medio (MP 14) y el Headoniense inferior (MP 17a y MP 17b). Dentro del mencionado género se han descrito tres formas de talla ligeramente creciente y que formarían una línea evolutiva (Stehlin, 1910; Depéret, 1917; Sudre, 1978a, 1988): *Leptotheridium traguloides* Stehlin, 1910, *L. cf. traguloides* y *L. lugeoni* Stehlin, 1910, respectivamente del Rhenaniense medio (MP-14), Rhenaniense superior (MP-16) y Headoniense inferior (MP 17a y MP 17b). La diferenciación de estas tres formas resulta problemática, en especial cuando se dispone exclusivamente de un diente aislado. De hecho, Hooker & Weidmann (2000) consideran no necesaria la separación a nivel específico de los dos estadios del Rhenaniense superior y del Headoniense porque el rango de tallas de ambos conjuntamente entra dentro de los límites de la variabilidad de una única especie.

El único P4/ de *L. traguloides* de Egerkingen descrito por Stehlin (1910: 919) no presenta ninguna diferencia morfológica significativa con *L. lugeoni*, salvo su tamaño muy ligeramente inferior (longitud P3-/P4/ de 9,2 mm). Al igual que en el ejemplar de Sossís, la colina externa es simple y el metacónulo prácticamente no está indicado y tan sólo su menor tamaño lo diferencia de aquél. Cuatro P4/ *L. cf. traguloides* de Le Bretou (Sudre, 1988: tab. 1) tienen una longitud de 4-5 mm y una anchura de 4,2-5. La longitud de la pared externa de dos P4/ de *L. lugeoni* de Mormont dadas por Stehlin (1910: 914) son 5,2 y 5. Por tanto, las dimensiones del P4/ de Sossís cuadra con ambas formas.

Los P4/ atribuidos a *L. lugeoni* en la bibliografía muestran una cierta variabilidad morfológica y varias diferencias con el de Sossís. Así el P4/ del maxilar tipo de *L. lugeoni* de Mormont descrito por Stehlin (1910: 913, lám. 16 fig. 9) se diferencia del ejemplar de Sossís por tener dos pequeñas puntas detrás de la punta principal de la pared externa y por tener un metacónulo bien visible. Stehlin (1910: 914-915) indica que estos caracteres son variables en *L. lugeoni* ya

que la tendencia a la división de la colina externa en su lado posterior varía desde una clara división a su ausencia total, mientras que el rudimento de metacónulo tampoco es constante en todos los ejemplares. El paracónulo tiene un mismo desarrollo en ambos ejemplares. Por su parte el P4/ de *L. lugeoni* de Euzèt descrito y figurado por Depéret (1917: 127, lám. 17 fig. 9) también difiere del de Sossís ya que tiene dos puntas estrechamente unidas en la colina externa y se aprecia un metacónulo en la parte posterior de la pieza.

Resta la posibilidad de que el P4/ pudiera pertenecer a *X. intermedium* Stehlin, 1910, bien representado en Sossís pero del que se desconoce dicho premolar que tampoco se ha encontrado en el resto de localidades donde está presente dicha especie. No obstante, las dimensiones del P4/ son similares a las de *X. castrense* especie menor que *X. intermedium* y de igual tamaño que *Leptotheridium* (por ejemplo comparar en Sudre, 1988, la tabla 1 de *L. cf. traguloides* y las dimensiones de *X. castrense*, p. 144).

*L. lugeoni* ha sido identificada en Roc de Santa, donde está representada por dentición inferior (Casanovas, 1975); en el Eoceno medio de la cuenca del Duero se ha descrito *Leptotheridium* sp., con mayores afinidades con la forma del Rhenaniense superior, concretamente en las localidades de Caenes (Cuesta, 1998, 2001) y Villamayor (Cuesta & Jiménez, 2000).

#### Género *Xiphodon* Cuvier, 1822

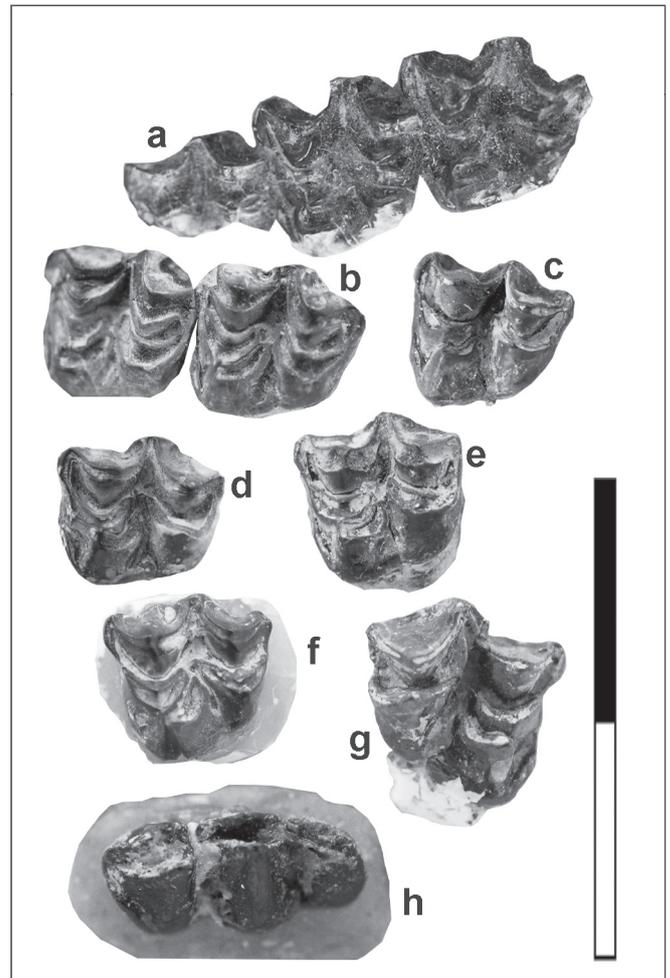
### *Xiphodon intermedium* Stehlin, 1910

#### Fig. 4

- 1964 *Xiphodon intermedium* Stehlin; Crusafont, 6.
- 1965 *Xiphodon intermedium* Stehlin; Crusafont, 162.
- 1966 *Xiphodon intermedium* Stehlin; Crusafont, 14.
- 1967 *Xiphodon intermedium* Stehlin; Crusafont, 615.
- 1973 *Xiphodon intermedium* Stehlin, 1910; Crusafont & Casanovas, 137.
- 1974 *Xiphodon intermedium* Stehlin, 1910; Golpe, 10.
- 1975 *Xiphodon intermedium* Stehlin; Casanovas, 9 y 120.
- 1978a *Xiphodon intermedium* Stehlin; Sudre, 146 y 239.
- 1990 *Xiphodon intermedium* Stehlin; Checa & Casanovas, 29.
- 1997 *Xiphodon intermedium*; Antunes *et al.*, 46.
- 1998 *Xiphodon intermedium* Stehlin; Casanovas, 44.

**Lista de material y dimensiones** (Longitud x Anchura en mm):  
 IPS 5621 Serie (M1/)-M3/ izquierda (fig. 4a) (M1/: 6,14x- M2/: 7,13x7,47 M3/: 8,18x7,71 longitud total serie 19,61). IPS 5858 M1/o 2 derecho (6,66x6,18). IPS 5854 M2/ derecho (Fig. 4g) (7,89x6,73). IPS 5903 M2/ o 3 derecho (7,8x7,2). IPS 5907 M2/? derecho (7,52x6,45). IPS 5850 M1/? izquierdo (6,17x5,95). IPS 14857-1 M1/ o 2 (7,01x6,29). IPS 14857-2 M1/ o 2 (7,08x6,63). IPS 14857-3 M1/ o 2 (7,45x7,62). IPS 14857-4 M1/ o 2 (6,77x6,6). IPS 5639 M1/? derecho (6,11x-). IPS 5886 M1/ o 2 (7,31x6,89). IPS 5818 M3/ derecho 7,59x6,77). IPS 5658 M1/ o M2/ izquierdo (Fig. 4d) (6,69x7,62). IPS 14855 M1/? derecho (5,71x-). IPS 5837 M1/ o 2 derecho (7,13x6,99). IPS 5647 M1/? izquierdo (Fig. 4e) (6,8x6,68). IPS 5645 M2/ o 3 izquier-

do (Fig. 4c) (7,54x6,48). IPS 5819 M2/? izquierdo (6,92x6,31). IPS 5640 M2/? izquierdo (6,73x6,18). IPS 5643 M2/? izquierdo (7,43x6,03). IPS 5637 M3/? superior izquierdo (7,25x7,2). IPS 1485 Molar de leche superior. IPS 5634 Fragmento de mandíbula derecha con restos de molares. IPS 5685 Mandíbula con M/1 y fragmento de M/2 (6,88x4,8). IPS 5636 M2/-M3/ izquierdos (fig. 4b) (M2/: 7,01x6,39 M3/: 7,54x6,79 longitud total serie: 14,13 mm). IPS 5638 M3/? izquierdo (7,9x6,71). IPS 5642 M2/? izquierdo (Fig. 4f) (6,79x6,45). IPS 5641 M/3 derecho (10,09x4,06 anchura del hipoconúlido: 2,35). IPS 5644 M/3 izquierdo (Fig. 4h) (10,04x6,64 anchura del hipoconúlido 2,75). IPS 14854 Fragmento de M/3.



**Figura 4.** *Xiphodon intermedium* Stehlin 1910, de Sossís. **a**, IPS 5621 Serie M1/-M3/ izquierda. **b**, IPS 5636 M2/-M3/ izquierdos. **c**, IPS 5645 M2/ o 3 izquierdo. **d**, IPS 5658 M2/ izquierdo. **e**, IPS 5647 M1/? izquierdo. **f**, IPS 5642 M2/? izquierdo. **g**, IPS 5854 M2/ derecho. **h**, IPS 5644 M/3 izquierdo. Todos en Norma oclusal. Escala = 1 cm.

*Xiphodon intermedium* Stehlin, 1910 from Sossís. **a**, IPS 5621 left M1/-M2/-M3/. **b**, IPS 5636 left M2/-M3/. **c**, IPS 5645 left M2/ or M3/. **d**, IPS 5658 left M2/. **e**, IPS 5647 left M1/?. **f**, IPS 5642 left M2/?. **g**, IPS 5854 right M2/. **h**, IPS 5644 left M/3. All in occlusal view. Scale bar = 1 cm.

**Descripción:** Molares superiores: constituyen la mayor parte del material de Sossís atribuible a esta especie. Contorno de subcuadrangular en M1/ a trapezoidal en M2/ y especialmente en M3/, con lóbulo anterior más ancho que el posterior; en M3/ el lóbulo posterior está más reducido respecto al lóbulo anterior que en M1-2/. Molares selenodontos con cinco cúspides crescentiformes, braquiodontos. Lóbulo anterior tricuspido y el posterior con dos cúspides. Metacónulo fuerte, protocono más pequeño y de tipo bunodonto en la parte anterior, crescentiforme o selenodonto en la posterior, prolongándose hacia el medio del diente por una arista cortante. Paracónulo mayor que el protocono y con la cresta anterior que se une al parastilo. Paracono y metacono con cara labial aplanada o en algunos casos marcándose las costillas de ambos conos. Parastilo y mesostilo fuertes, ensanchados en la base, apretados hacia la parte superior. M3/ con un metastilo, que es menor que para- y mesostilo. Cíngulos variables, por lo general el anterior presente delante del protocono, el interno continuo o tan sólo a la altura del valle interno y el posterior variable.

M/3: Corona elevada. Trigónido y talónido separados por un surco profundo; cada uno de ellos está formado por dos dentículos externos en V fuertemente apretada cuyas dos ramas se dirigen a los dos lados del dentículo interno correspondiente; por ello el valle mediano de cada lóbulo está cerrado tanto del lado mesial como del distal. Cada uno de los dos dentículos internos comprende una única punta mediana. Todas las crestas, tanto las de la del lado labial como las del lingual, son delgadas y comprimidas transversalmente por lo que no se marcan ni el paracónido ni los estílicos. Tercer lóbulo más estrecho, con dos cúspides.

**Discusión:** La especie *X. intermedium* Stehlin, 1910 fue citada en Sossís por Crusafont (1964, 1965, 1966, 1967) y referenciada posteriormente por diversos autores (ver sinonimia). Sin embargo, Golpe no la incluye en sus trabajos (1971, 1972, 1974), no habiendo sido descrita ni figurada hasta la actualidad.

La morfología de los molares superiores se corresponde con la familia Xiphodontidae. Los molares superiores de *Dichodon* y *Haplomeryx* difieren básicamente por ser tetraseslenodontos, faltando el paracónulo. Además *Haplomeryx* es de talla mucho menor. Los molares inferiores de *Xiphodon* difieren de los de *Dichodon* por carecer de los característicos dentículos laterales de los cónidos internos.

El género *Paraxiphodon* (diagnosis según Sudre, 1978a: 142) es el más próximo a *Xiphodon* e incluye según Sudre (1988) una única especie, *P. teulonensis* Sudre, 1978a ya que *P.ournovensis* Sudre, 1978a fue transferido por Sudre (1988) a un nuevo género de anoploterino, *Robiatherium* Sudre, 1988. *P. teulonensis* se diferencia del material estudiado por su talla mayor (Sudre 1978a: tab. 4), cercana a *X. gracile* Cuvier, 1822, molares superiores más braquiodontos, menos selenodontos y con las regiones "estiliarias" más globosas y salientes. Además, el mesostilo es simétrico con respecto al plano mediano transversal, mientras que está doblado hacia atrás en *Xiphodon*. En Fons 7, donde coinciden *P. teulonensis* y *X. intermedium*, Sudre (1978a) señala además que *X. intermedium* tiene menor talla, una construcción más selenodonta de paracono

y metacono y estilos más apretados. Por el contrario, los molares superiores cuadrangulares, de dimensiones fuertemente crecientes hacia atrás con 5 tubérculos selenodontos corresponden a caracteres diagnósticos del género *Xiphodon* (Sudre 1978a: 145). Por otra parte, en *Paraxiphodon* el M/3 tiene un hipoconúlido más desarrollado.

*Leptotheridium* es de talla ligeramente menor a *X. intermedium* y los molares superiores son de tipo bunoselenodonto, con un paracónulo cónico y un contorno más cuadrado, menos trapezoidal. Hooker & Weidmann (2000: 95) señalan algunas diferencias entre los molares superiores de *X. castrense* y *Leptotheridium lugeoni*. Cuesta (1998: 75) señala que los molares inferiores de *Xiphodon*, indistinguibles por la talla de los de *Leptotheridium*, se diferencian por ser más selenodontos, con cónidos internos aplanados transversalmente y valles completamente cerrados.

A partir de Stehlin (1910) se admite generalmente que el género *Xiphodon* sigue en su evolución una línea anagenética con la sucesión de tres estadios: *X. castrense* Kowalevsky, 1873 del Rhenaniense superior (MP 16), *X. intermedium* del Headoniense inferior (MP 17a) y *X. gracile* de Headoniense medio-superior (MP 18-20). *X. castrense*, la especie más arcaica, está presente en Castrais (localidad tipo), Robiac, Le Bretou y otras localidades francesas así como en Mormont Eclépens (Suiza) y Gran Bretaña (Stehlin, 1904, 1910; Hartenberger *et al.*, 1974; Sudre, 1969, 1978a, 1988; Crochet *et al.*, 1981, Hooker, 1986; Hooker & Weidmann, 2000). *X. intermedium* se conoce en algunos yacimientos del Headoniense inferior del sur de Francia (Quercy, Euzet y Fons 7) además de Sossís y Roc de Santa en el área surpirenaica (Stehlin, 1910; Déperet, 1917; Sudre, 1978a; Casanovas, 1975). *X. gracile* está bien documentada en numerosos yacimientos franceses, así como en varias localidades inglesas, alemanas y en una española, San Cugat de Gavadons, todas ellas del Headoniense superior (ver Sudre, 1978a: 148-150).

El *status* sistemático de las tres especies incluidas en el género no está completamente establecido; Sudre (1969) afirma que *X. castrense* y *X. intermedium* son muy cercanas y que no difieren morfológicamente de *X. gracile* más que por sus molares cuadrangulares y más angulosos hacia fuera. Según el citado autor podría ser un carácter diferencial la variación en el alargamiento de los premolares. La diferenciación es especialmente problemática entre *X. castrense* y *X. intermedium*. Sudre (1978a) recalca las dificultades a la hora de distinguir esta dos especies que tienen una morfología dentaria muy similar, prácticamente idéntica. Como muestra están las descripciones y figuras de *X. castrense* dada por Stehlin (1904: 465, lám. 12; 1910: 970-971, fig. 176) y la de *X. intermedium* de Euzet según Déperet (1917: 133).

La especie *X. intermedium* fue creada por Stehlin (1910: 978-979) a partir de un fragmento de mandíbula con P/2-P/3 de Quercy; fundamentó la creación de la nueva especie exclusivamente en las dimensiones que eran inter-

mediarias entre el *X. castrense* del Rhenaniense superior y el *X. gracile* del Headoniense medio-superior, no aportando ninguna diferenciación morfológica ni figuras. Dicho autor asignó también a esa especie dos fragmentos de mandíbulas con M/1-M/3 y P/4-M/3 respectivamente, procedentes de Euzèt (denominado por dicho autor como S. Hyppolite de Canton). Depéret (1917: 133-137) estudió material algo más abundante procedente de Euzèt consistente en un solo molar superior, varios fragmentos de mandíbula con representantes de los tres molares, P/4 y P/3 así como el astrágalo y el calcáneo. Dicho autor describió minuciosamente las piezas dentarias y aportó medidas y fotografías (*op. cit.*: lám. 19, figs. 1-8) y recalcó el hecho de que *X. intermedium* está mucho más próximo a *X. castrense* que a *X. gracile* por sus dimensiones así como por la morfología de los últimos molares superiores que están menos extendidos de delante a atrás y son más angulosos hacia afuera. Crusafont (1964, 1965, 1966, 1967) cita en Sossís *X. intermedium* sin describir ni figurar este material. Esta cita es referenciada posteriormente por varios autores (Golpe, 1974; Casanovas, 1975). La especie fue también reconocida en Roc de Santa (Casanovas, 1975) donde está representada por abundante material dentario superior e inferior tanto dientes aislados como filas dentarias. Casanovas (1975: 120-123, lám. 11 figs. 5-8, tabs.18 y 19) describe detalladamente, figura y presenta medidas de este material reseñando que las dimensiones están entre *X. castrense* y el material de Euzèt. Sudre (1978a: 147) presenta una diagnosis para esta especie indicando tan sólo que es morfológicamente intermedia entre *X. castrense* y *X. gracile* y que tiene molares superiores cuadrangulares con contornos angulosos y estilos apretados. También presenta los límites de medidas de molares superiores de Sossís (*op. cit.*: 147). Por lo tanto, la distinción *castrense/intermedium* siguiendo a Sudre (1978a: 147-148, fig. 18) está exclusivamente fundamentada en las dimensiones de los molares inferiores y superiores ligeramente mayores de *X. intermedium*. A pesar de esta problemática, el material de Sossís puede asignarse a *X. intermedium* por sus dimensiones algo mayores que las de *X. castrense* y que están dentro de los límites dados por Sudre (1978a: tab 14, fig. 18) para dicha especie. *X. gracile* se diferencia más claramente de *X. intermedium* por su talla mayor y por tener molares superiores de contorno casi cuadrangular.

Es de destacar el hecho de que es en los yacimientos catalanes prepirenaicos de Sossís y Roc de Santa donde la especie *X. intermedium* está mejor documentada.

Género *Haplomeryx* Schlosser, 1886

### *Haplomeryx euzetensis* Depéret, 1917

Fig. 1c y 1d

1964 *Haplomeryx euzetensis* Depéret; Crusafont, 6.

1965 *Haplomeryx euzetensis* Depéret; Crusafont, 162.

1966 *Haplomeryx euzetensis* Depéret; Crusafont, 14.

1967 *Haplomeryx euzetensis* Depéret; Crusafont, 615.

1973 *Haplomeryx euzetensis* Depéret, 1917; Crusafont & Casanovas, 137.

1974 *Haplomeryx euzetensis* Depéret, 1917; Golpe, 44.

1975 *Haplomeryx euzetensis* Depéret; Casanovas, 9 y 125.

1978a *Haplomeryx euzetensis* Depéret; Sudre, 239.

1990 *Haplomeryx euzetensis* Depéret; Checa & Casanovas, 28-29.

1997 *Haplomeryx euzetensis*; Antunes *et al.*, 346.

1998 *Haplomeryx euzetensis* Depéret; Casanovas, 44.

**Lista de material y dimensiones** (Longitud x Anchura x Diagonal en mm): IPS 5888 M3 o M2/ superior izquierdo, apenas usado (Fig. 1d) (4,77x4,9x5,16). IPS 5842 P4/-M1/ derechos (Fig. 1c), P4/ poco usado (c. 2,75x3,21), M1/ relativamente usado (3,6x3,84x4,64). IPS 14859: M1/ y M3/ o M2/ izquierdo, poco usado (M/1: 3,99x3,42x3,93 M/2-3: 4,64x4,11x5,33). IPS 14860: D4/ izquierdo, usado.

**Descripción:** Los molares superiores (IPS 5888, IPS 5842, IPS 14859) responden a un modelo tetraselenodonto, con paracono, metacono y metacónulo crescentiformes y protocono menos selenodonto ya que le falta la postprotocrista; en la preprotocrista falta todo indicio de paracónulo. El metacónulo es menor al protocono y menos extendido lingualmente. Ectolofa desplazado lingualmente hacia dentro del diente. Parastilo y mesostilo muy gruesos y salientes; su desarrollo aumenta de M1/ a M2-3/. Metastilo débil y delgado en M1/, grueso y similar a los otros estilos en M2/ y M3/. El contorno de los molares superiores es trapezoidal más desarrollado transversalmente en la mitad anterior del diente; es menos cuadrado en M1/, con la mitad posterior menos desarrollada transversalmente; en M2-3/ es más cuadrado. En los molares se aprecia un tenue cíngulo delante del protocono. Cíngulo externo ausente, el interno fino y casi continuo.

El P4/ (IPS 5842) tiene un contorno triangular, con dos conos del lado externo relativamente próximos; el paracono es algo mayor que el metacono. El ectolofa es liso y el parastilo está roto. El protocono es la única cúspide interna y es más bajo que los dos conos externos. La preprotocrista y la postprotocrista llegan hasta la pared externa cerrando completamente el valle interno; otra pequeña cresta entre protocono y metacono lo divide en dos partes.

El D4/ (IPS 14860) tiene un contorno trapezoidal y está completamente molarizado, diferenciándose de los molares por su menor tamaño, mayor alargamiento en sentido antero-posterior, parastilo más proyectado hacia delante, la mitad posterior es más reducida transversalmente, y en el tamaño del metacono y metacónulo. Este D4/ es similar al figurado por Stehlin (1910: 1052, fig. 208, lám. 19 fig. 15).

**Discusión:** Las citas iniciales de *Haplomeryx* en Sossís se deben a Crusafont (1964, 1965, 1966 y 1967) a las que siguieron varias referencias posteriores (ver sinonimia). No fue descrito por Golpe (1974). Casanovas (1975: 125) menciona que examinó un material de Sossís (P4/ y M1/ derechos) que podrían atribuirse a esta especie, pero que no puede asegurarse sea el mismo material que el citado en trabajos anteriores.

Las piezas superiores descritas corresponden a un artiodáctilo tetraselenodonto de pequeña talla, cuya morfología permite asignarlo a la familia Xiphodontidae. De los géneros incluidos en la mencionada familia, se distingue de *Xiphodon* y *Paraxiphodon* por su menor talla y en que en estos dos géneros los molares tienen cinco conos selenodontos con un paracónulo fuerte y en *V. Leptotheridium* tienen una talla algo mayor y una dentición diferente, de tipo bunosenodontos y con cinco conos en los molares superiores. Mayores similitudes presenta con *Dichodon* ya que ambos géneros poseen molares superiores tetraselenodontos. No obstante, *Dichodon* generalmente es de mayor talla que *Haplomeryx* y tiene parastilo y mesostilo menos hinchados. Además, y como recalca Stehlin (1910), el protocono de los molares de *Dichodon* es completamente selenodonto, mientras que el de *Haplomeryx* carece de la rama posterior en V. Además, falta el cingulo externo y las características “orejas” de *Dichodon*. Los molares superiores con cuatro conos selenodontos, con el protocono sin la rama posterior de la V, parastilo y mesostilo hinchados y ectolofos echados hacia el lado lingual, corresponden a los caracteres diagnósticos del género *Haplomeryx* Schlosser, 1886 (Diagnosis: Depéret, 1917: 139; Sudre, 1978a: 153). La morfología del P4/ y del D4/ también corresponde a las características establecidas para el género por Stehlin (1910) y Depéret (1917), a excepción de la posesión de dos conos externos en el P4/ de Sossís.

El género *Haplomeryx* se encuentra en Europa occidental desde el Rhenaniense medio hasta el Headoniense superior, habiéndose establecido las siguientes especies (ver Sudre, 1978a): *H. egerkingensis* Stehlin, 1910 (Rhenaniense medio, MP 14), *H. picteti* Stehlin, 1910 (Rhenaniense superior, MP 16), *H. euzetensis* Depéret, 1917, (Headoniense inferior, MP 17a y MP 17b), *H. zitteli* Schlosser, 1886 (Headoniense medio y superior, MP 18 y MP 19) y *H. ? obliquus* (Cuvier, 1822) (Headoniense superior, MP 19). Según Depéret (1917) y Sudre (1988) *H. picteti*, *H. euzetensis* y *H. zitteli* constituyen tres estadios cronológicos de una misma línea evolutiva en la que se observa una tendencia, en los molares superiores, a adquirir un contorno más desarrollado transversalmente a partir de uno más cuadrado. También se constata un incremento regular de la talla, como lo demuestra la distribución de las medidas (Sudre, 1978a: fig. 11) si bien se produce un amplio solapamiento entre dichas especies. Ello demuestra que la diferenciación no es muy marcada. Hooker & Weidmann (2000: 96) plantean que incluso podrían reducirse a subespecies estratigráficas de la especie tipo *H. zitteli* aunque indican que aparecen siempre en cantidad tan escasa que no puede dilucidarse si se trata de una variación intraespecífica o solapamiento entre especies sucesivas.

La morfología y las dimensiones de los molares superiores, del P4/ y del D4/ de Sossís se corresponden, salvo algunos detalles, con la de *H. euzetensis* tal y como ha sido establecido por Depéret (1917: 141-143) en Euzèt que es

la lolacidad tipo. Sudre (1978a, 1978b) señala otras localidades, todas ellas francesas, con material siempre escaso (dimensiones en Sudre, 1987b: tab. 4). Hooker & Weidmann (2000) también lo determinan en Mormont Eclépens (un solo molar superior). También existe, con material muy escaso, en Roc de Santa (Casanovas, 1975).

Basándonos en Stehlin (1910), Depéret (1917) y Sudre (1978b, 1988) las diferencias con otras especies son las siguientes:

*H. egerkingensis*, sólo se conoce en Egerkingen  $\alpha$  Rhenaniense medio) donde está escasamente documentado (ver Stehlin, 1910). La presencia de un paracónulo rudimentario en los molares superiores lo diferencia del resto de especies. Además, el contorno de los molares superiores es trapezoidal, más estrecho del lado interno y más transversal; el ectolofos es algo más oblicuo que en *H. euzetensis*.

*H. picteti* del Rhenaniense superior (Mormont Eclépens, Le Bretou, Robiac; Stehlin, 1910; Depéret, 1917; Sudre, 1978b, 1969, 1988; Hooker & Weidmann, 2000) tiene unas dimensiones un poco menores que *H. euzetensis* y molares superiores menos transversos. En algunos molares es perceptible un cierto indicio de paracónulo.

*H. zitteli* del Headoniense medio y superior (Quercy, Escamps y otros yacimientos) se diferencia de *H. euzetensis* por tener una talla algo mayor (Sudre, 1978b: tab. 4), los últimos molares superiores de forma más transversal, ectolofos de los molares superiores más sinusoidal, con parastilo y mesostilo más desarrollados, el último más excavado lingualmente, y presencia de un fuerte cingulo anterior.

*H. ? obliquus* del Headoniense superior (Montmartre) es escasamente conocido por un fragmento de mandíbula con M/3, que es claramente mayor (ver Stehlin, 1910: 1062).

## BIOCRONOLOGÍA

A partir de Sudre (1978a) diversos autores (Casanovas & Moyà, 1992; Cuesta, 2003, entre otros) han resumido la historia de los artiodáctilos durante el Rhenaniense y el Headoniense y han puesto de manifiesto las diferencias entre las asociaciones faunísticas de sus distintos niveles de referencia. La asociación de artiodáctilos de Sossís consta de las siguientes familias y especies: ceboquéricos (*Cebochoerus helveticus*, *Acotherulum* sp.), anoplotéricos (*Dacrytherium ovinum*) y xifodóntidos (*Leptotheridium lugeoni*, *Xiphodon intermedium*, *Haplomeryx euzetensis*). Si exceptuamos a *C. helveticus*, más propia del Rhenaniense superior, todas las especies de Sossís están restringidas al Headoniense inferior (MP17a y MP17b; tablas 2 y 3) y se diferencian de las especies de los mismos géneros propias del Rhenaniense superior (nivel de Robiac, MP16) y del Headoniense medio (nivel de La Débruge, MP 18). Estos resultados corroboran la edad que habían dado trabajos pre-

vios (ver introducción) y el estudio reciente del resto de la fauna del yacimiento (López-Martínez *et al.*, 1998).

La diferenciación resulta muy marcada con el Headoniense medio y superior ya que en su inicio (MP 18) se producen importantes modificaciones en las asociaciones de artiodáctilos con la aparición de nuevos taxones desde el nivel genérico hasta el infraordinal. Buenos ejemplos de asociaciones de esta época son La Débruge (localidad de referencia de MP 18) y Ste. Néboule en Francia (Sudre, 1978a, 1978b) y Zambrana en la Península Ibérica (Astibia *et al.*, 2000; Badiola, 2004). Hacen su aparición los primeros rumiantes, representados por la familia Gelocidae, con *Phaneromeryx* Gervais, 1848-52 de St.-Gély, probablemente MP 19 (Sudre, 1978a). También aparecen los cainotéridos Oxacroninae (*Oxacron* Filhol, 1884a, *Paroxacron*, Hürzeler, 1936) y los antracotéridos Bothridontinae (*Elomeryx crispus* Gervais, 1849) de origen asiático. Se produce una proliferación de los Anoplotheriinae, con la aparición de los géneros de talla grande y media *Anoplotherium* Cuvier, 1804 y *Diplobune* Rüttimeyer, 1862; esta subfamilia era extremadamente rara en niveles anteriores ya que tan sólo están documentados dos anoploterinos de talla pequeña-media en el Rhenaniense superior, *Robiatherium* en Robiac (Sudre, 1988) y Anoplotheriinae indet (nuevo género) en Mazaterón (Badiola *et al.*, 2002b). Todos los taxones mencionados que debutan en MP 18 están ausentes en Sossís. Por otra parte, los grupos de artiodáctilos existentes en Headoniense inferior siguen, a grandes rasgos, en el Headoniense medio y superior (ver tabla 2), con sustituciones de unas especie por otras en ciertos géneros como *Dacrytherium*, *Xiphodon* y *Haplomeryx*, con desaparición de algunas líneas como *Leptotheridium* y radiación de algunos géneros como *Amphimeryx* Pomel, 1848 o *Dichodon* (ver Sudre, 1978a).

La diferenciación del Headoniense inferior con el Rhenaniense superior (MP 16) resulta mucho menos evidente (tabla. 2) ya que todas las familias y la mayoría de los géneros de artiodáctilos del Rhenaniense superior están representados. Además, la presencia de *Cebochoerus helveticus* en Sossís aumenta las semejanzas con el Rhenaniense superior. Asociaciones de artiodáctilos características del Rhenaniense superior son las de Le Bretou (Sudre, 1988), Mormont Eclépens A (Hooker & Weidmann, 2000) y Robiac (Sudre, 1969). En la Península Ibérica la presencia de artiodáctilos del Rhenaniense se reduce algunas localidades de la cuenca del Duero, entre las que destaca Mazaterón (Soria) y cuyo conocimiento se encuentra todavía en una fase inicial (Cuesta, 1993, 1998, 2001; Cuesta & Jiménez, 2000). Sudre (1978a) apunta una serie de diferencias entre el Headoniense inferior y el superior que esencialmente consisten en la aparición de especies nuevas de géneros ya existentes bien por evolución anagenética o por radiación; además añade la aparición al final del Headoniense inferior de *Acotherulum*; según Hooker

(1986) y Hooker & Weidmann (2000) este último criterio no sería válido pues transferen a dicho género la especie *Cebochoerus campichii* propia del Rhenaniense medio. El género *Catodotherium* en principio se ha extinguido al comienzo del Headoniense; en este sentido, la cita de Sossís de este género se basa en material muy fragmentario de interpretación difícil (Sudre, 1978a: 189), punto corroborado por este trabajo.

La asociación de artiodáctilos de Sossís muestra grandes similitudes con la de Roc de Santa (tabla 3), yacimiento de edad MP 17a cercano geográfica y temporalmente (Casanovas, 1975). Las semejanzas son marcadas asimismo con Fons 4 (tabla 3), yacimiento de referencia del primer nivel de referencia del Headoniense (MP17a; BiochroM'97) así como con Euzèt (Depéret, 1917; Sudre, 1978a), localidad clásica del mismo nivel (tabla 3). Ya Sudre (1978a: 213) puso de manifiesto que los artiodáctilos del Eoceno superior español, refiriéndose a Roc de Santa y Sossís, son extremadamente próximos a las formas de los yacimientos franceses del Headoniense inferior, especialmente coincidentes con Fons 4 y Euzèt. Comparte un menor número de formas con otras localidades situadas en MP 17 a como Les Pradigues, Les Clapies, La Bouffie, Aubrelong 2, Fons 1-7 (Sudre, 1978a) y la suiza de Mormont Eclépens B (Hooker & Weidmann, 2000). Resulta imposible por el momento determinar la contemporaneidad de Sossís con otros yacimientos de MP 17 a a partir de las líneas de artiodáctilos.

Desde el congreso de Biochro'M (Biochro'M, 1997; Aguilar *et al.*, 1997) en el Headoniense inferior se reconocen dos niveles de referencia, MP 17 a (Fons 4) y MP 17 b (Perrière) al introducirse el último de ellos entre los clásicos de Fons 4 (MP 17) y de La Débruge (MP 18). Hartenberger (1973), Sudre (1978a), Russell *et al.* (1982) y Remy *et al.* (1987) ya habían planteado estos dos niveles u otras divisiones similares dentro del Headoniense inferior. MP 17b se define fundamentalmente por la primera aparición del Perisodáctilo *Palaeotherium magnum stehlini* Depéret, 1917 junto con ciertas diferencias en los roedores y los primates y resulta imposible de diferenciarlo a partir de los artiodáctilos exclusivamente (tabla 3). A pesar de que éstos son bastante numerosos en yacimientos de ambos niveles, no presentan ningún estadio de línea significativos. Sudre (1978a: 205) ya había señalado anteriormente que las líneas de artiodáctilos no permiten apreciar el tiempo de separación de Perrière respecto a Euzet: numerosas especies son comunes y tan sólo se aprecia que *Mouillacitherium elegans* Filhol, 1882 está representado en Perrière por un morfotipo un poco más evolucionado y que en Perrière aparece el género *Acotherulum*, no válido según Hooker & Weidmann (2000) como se ha señalado anteriormente. Por otra parte, en dicha reunión se recalcó el hecho de que en un futuro habrá que evaluar la utilidad del nivel 17b, en particular en lo que concierne a las correlaciones con las faunas españolas.

ROBIAC MP16	SOSSÍS	LA DÉBRUGE MP18
<i>Cebochoerus helveticus</i> (1)	<i>Cebochoerus helveticus</i>	
<i>Acotherulum campichii</i>	<i>Acotherulum</i> sp.	<i>Acotherulum saturninus</i>
<i>Dacrytherium elegans</i>	<i>Dacrytherium ovinum</i>	<i>Dacrytherium saturninum</i>
<i>Leptotheridium</i> cf. <i>traguloides</i>	<i>Leptotheridium lugeoni</i>	
<i>Xiphodon castrense</i>	<i>Xiphodon intermedium</i>	<i>Xiphodon gracile</i>
<i>Haplomeryx picteti</i>	<i>Haplomeryx euzetensis</i>	<i>Haplomeryx zitelli</i> (2)

**Tabla 2.** Comparación entre los artiodáctilos de Sossís y los de los mismos géneros de los yacimientos de referencia de MP16 y MP 18 (según Biochrom'97); 1 y 2 respectivamente de Mormont-Eclépens (según Hooker & Weidmann, 2000) y Ste Néboule (según Sudre, 1978a). El género *Leptotheridium* no alcanza el Headoniense medio.

*Comparative between artiodactyls from Sossís and these of same genus from de referente localities of MP16 y MP 18 (from Biochrom'97); 1 & 2 respectively from Mormont-Eclépens (in Hooker & Weidmann, 2000) and Ste Néboule (in Sudre, 1978a). Genus Leptotheridium not is fund in de middle Headonian.*

	Sossís	Roc de Santa	Fons 4	Euzèt	Eclépens B	Perrière
<i>Mouillacitherium elegans</i>			cf.		+	+
<i>Mixtotherium cuspidatum</i>						+
<i>Hyperdichobune</i> sp.					+	
<i>Cebochoerus fontensis</i>			+			
<i>Cebochoerus helveticus</i>	*					
<i>Cebochoerus minor</i>				+		
<i>Acotherulum pumilum</i>						+
<i>Acotherulum saturninum</i>						
<i>Acotherulum</i> sp.	*					
<i>Choeropotamus sudrei</i>		+	+			
<i>Choeropotamus depereti</i>				+		
<i>Dacrytherium ovinum</i>	*	+	+	+	+	cf.
<i>Leptotheridium lugeoni</i>	*	+	aff.	+		cf.
<i>Tapirus</i> spp.					+	+
<i>Robiacina quercyi</i>					+	
<i>Xiphodon intermedium</i>	*	+	+	+		
<i>Paraxiphodon teulonense</i>			+			
<i>Dichodon cervinum</i>		+	+	+	+	cf.
<i>Haplomeryx euzetensis</i>	*	cf.	+	+	+	+
<i>Pseudamphimeryx renevieri</i>			+	+		
<i>Pseudamphimeryx pavloviae</i>					+	

**Tabla 3.** Especies de artiodáctilos presentes en varios yacimientos de MP 17 a (Roc de Santa y Euzèt según Sudre, 1978a; Fons según Biochrom'97; Eclépens B según Hooker & Weidmann, 2000) y en Perrière, yacimiento de referencia de MP17 b (según Biochrom'97).

*Artiodactyl species shown in some sites of MP 17 a (Roc de Santa and Euzèt from Sudre, 1978a; Fons 4 from Biochrom'97; Eclépens B from Hooker & Weidmann, 2000) and in Perrière, reference locality of MP 17 b (from Biochrom'97).*

## BIOGEOGRAFÍA

Diferentes autores han reconocido la existencia de provincias faunísticas para los mamíferos del Eoceno medio y sobre todo superior de Europa Occidental. Franzen (1968), con especies de *Palaeotherium*, establece varias provincias faunísticas en el Eoceno superior y Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1975) y Vianey-Liaud (1979) hacen lo propio a partir de los roedores. También Hooker (1986) habla de un provincialismo Norte/Sur en el Rhenaniense y Peláez-Campomanes (1993) considera dos bioprovincias, alemana y franco-española, para la parte media del Eoceno medio. Sin embargo, Sudre (1978a) señala que no es posible una individualización tan neta para los artiodáctilos ni tampoco para los primates.

La aparición de fenómenos de provincialismo es una característica notable de las faunas de mamíferos del Eoceno europeo, en especial del Eoceno superior. Resulta cada vez más evidente que el funcionamiento de Europa como importante centro de diferenciación taxonómica durante el Eoceno se debió a su paleogeografía, consistente en un archipiélago de islas de extensión y interconexiones entre ellas cambiantes. Todo ello supuso el desarrollo de fenómenos de endemismo en las épocas de aislamiento mezclados con períodos de aparición de puentes que permitieron la inmigración e intercambios faunísticos entre las distintas islas. Todos estos fenómenos ocurrieron a la par que los cambios climáticos que se sucedieron a lo largo del Eoceno (Franzen, 2003).

Una serie de trabajos (Casanovas & Santafé, 1987, 1989, 1991a, 1991b; Cuesta, 1991, 1992, 1999, 2003, entre otros), plantean la existencia, durante el Eoceno, de una Bioprovincia Occidental Ibérica que abarcaría la mayor parte de la Península Ibérica y que no incluiría la zona surpirenaica, de carácter netamente europeo. Esta concepción se basa en la presencia de una serie de géneros y especies de perisodáctilos, roedores y primates exclusivos de varios yacimientos del Rhenaniense y del Headoniense inferior de la cuenca del Duero y otras cuencas ibéricas (Tajo, Oviedo y Mondego). Para dichos autores la causa de este carácter endémico podría haber sido la existencia de alguna barrera geográfica, como un brazo de mar, que habría aislado dicha región del resto de Europa, unido a unas condiciones ecológicas más severas que en el resto de Europa (para un tratamiento más exhaustivo del endemismo ibérico en el Eoceno y referencias bibliográficas ver Cuesta, 1991, 2003; Casanovas & Moyá, 1992). En la misma línea, Checa (1997) considera que en el Eoceno inferior y medio de Cataluña existen dos áreas paleogeográficas distintas, separadas por un brazo de mar, la Depresión Prepirenaica y la rama catalana de la cordillera Ibérica (zona de Ulldemolins); en la primera existen euoideos completamente similares a los del sur de Francia y en la segunda aparecen formas exclusivas. Parece ser que en el Headoniense medio persistieron rasgos de endemismo en

la bioprovincia occidental ibérica, como lo atestiguan la presencia de formas de euoideos de carácter ibérico emparentadas con las de Mazaterón o Llamaquique, en Zambrana (MP 18, cuenca de Miranda-Treviño; Astibia *et al.*, 2000; Badiola *et al.*, 2002a; Badiola, 2004). No obstante, la presencia en este último yacimiento de una asociación de artiodáctilos típicamente europea, hace pensar en la existencia de contactos con el resto de Europa occidental en esta época (Badiola *et al.*, 2002b; Badiola, 2004). Hay que puntualizar no obstante que existe aún un considerable vacío en el registro fósil de vertebrados del Eoceno de la Península Ibérica y de las correspondientes investigaciones paleontológicas. Por ello, parte del endemismo podría ser un artificio debido a la falta de fósiles y a la falta de trabajos de conjunto de las faunas eocenas europeas y de otras regiones aún poco conocidas.

La zona nororiental de la Península Ibérica quedaría excluida del área de endemismo ibérica ya que sus faunas son completamente coincidentes a las del sur de Francia. En este contexto, la asociación fósil de mamíferos de Sossís (López-Martínez *et al.*, 1998) está formada por especies similares a las de los yacimientos franceses y suizos de la misma edad y según los conocimientos actuales están totalmente ausentes los taxones de perisodáctilos, roedores y primates presentes en los yacimientos ibérico-occidentales. Como es el caso del cercano yacimiento de Roc de Santa (Casanovas, 1975), la asociación de artiodáctilos de Sossís es completamente similar a las de Europa occidental, existiendo una evidente coincidencia con las asociaciones del sur de Francia (Euzèt, Fons) y Suiza (ver tabla 3). Este hecho ya había sido constatado por Sudre (1978a: 213) el cual, al referirse a los artiodáctilos de Roc de Santa, Sossís y San Cugat señaló que son extremadamente próximos a las formas de los yacimientos franceses de la misma edad.

Sin embargo, y a pesar de su similitud, las faunas presentes en los yacimientos del Prepirineo español, poseen caracteres menos evolucionados que las isocrónicas francesas; o dicho de otra forma, son moderadamente anteriores en el tiempo, como se refleja clarísimamente en yacimientos como Roc de Santa (Casanovas, 1975) y Sossís, ambos del Eoceno superior. Ello, unido al elevado número de perisodáctilos endémicos presentes en la península ibérica, lleva a dicha autora (Casanovas & Santafé, 1991b) a sugerir una mayor trascendencia de la evolución de dichos grupos acaecida en la placa Ibérica y, consecuentemente, a proponer que la colonización del continente europeo debió de producirse de Sur a Norte, y no a la inversa, como viene siendo habitualmente aceptado.

En apoyo a esta propuesta se pueden citar algunos estudios recientes, sobre perisodáctilos y artiodáctilos del Eoceno inferior. En el yacimiento de Les Vinyes (MP 8+9), en la Depresión del Ebro, Checa & Colombo (2004) definen un nuevo género de euoideo: *Bepitherium jordifusalbae*, con claros aspectos endémicos (un patrón dentario

arcaico y cemento en los molares). Por otra parte, en la Depresión prepirenaica, Checa (2004) define dos dichobunoides primitivos: *Diacodexis corsaensis* (propio del nivel de referencia MP 8+9) y *Eygalayodon isavenaensis* (del nivel MP 10), que es considerado el representante más plesiomórfico de la subfamilia Eurodexeinae, creada por Erfurt & Sudre (1996) para una serie de dichobunidos estrictamente europeos que se extienden desde el nivel MP 10 al MP 13. Además, existen otros trabajos sobre roedores, que se encuentran en su fase final de elaboración (Checa & Quer, in verbis), que asimismo apoyarían dicha propuesta.

En este mismo sentido, y según Casanovas (1975), Casanovas & Santafé (1991b) y Casanovas & Moyà (1992) quizás debiera buscarse en África el posible origen de muchos de los elementos de la fauna europea del Eoceno. Sin embargo, dados los conocimientos actuales y hasta que no se encuentren representantes de dichos grupos en África, debe considerarse la Península Ibérica como su origen más pausable.

En nuestro estado actual de conocimiento, la comparación con los artiodáctilos de los yacimientos ibérico-occidentales aporta poca información. A excepción de Zambrana, los artiodáctilos son escasos y mal conocidos en dichos yacimientos (Moyà, 1991; Cuesta, 1993, 1998, 2001; Cuesta & Jiménez, 2000; Badiola *et al.*, 2002b). La presencia en Mazaterón de un género nuevo de artiodáctilo anoploterino aún no descrito y desconocido en Europa (Badiola *et al.*, 2002b) parece estar en la línea de una cierta individualización de los artiodáctilos de dicha área ibérica-occidental, tan patente en otros grupos de mamíferos.

## AGRADECIMIENTOS

A José Vicente Santafé y Angel Galobar por todas las facilidades recibidas en el prestado del material depositado en el I.P.S. Asimismo, a las instituciones visitadas para las comparaciones efectuadas, y a sus respectivos responsables: Dr. B. Engensser (*Naturhistorische Museum Basel*), Dr. J. Sudre, (*Université de Montpellier II*), Dra. Sirvanne (*Université de Lyon*) y Dr. L. Ginsburg (*Musée Nationale d'Histoire Naturelle de Paris*). A Pere Grimau, por la toma de las fotografías del material y a Pilar Prat y Montserrat Farré, por su ayuda en el manejo de los programas informáticos de tratamiento de la imagen (Photoshop y Freehand). Las sugerencias de dos revisores, Dr. J. Erfurt y Dr. J. Sudre han conseguido mejorar el trabajo. La Dra. Ainara Badiola facilitó desde el NHM de Londres algunas publicaciones. Esther Beirán revisó el *abstract*.

## BIBLIOGRAFÍA

Aguilar, J.P., Legendre, S. & Michaux, J. (Eds.) 1997. Actes du Congrès BiochroM'97, Montpellier, 14-17 Avril. Biochronologie mammalienne du Cénozoïque en Europe

- et domaines reliés. *Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier*, **21**, 1-818.
- Agustí, J. & Arcas, A. 1997. Gliridae (Mammalia, Rodentia) from the Late Eocene of Sossís. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*, **34**, 23-32.
- Antunes, M., Casanovas, M.L., Cuesta, M.A., Checa, Ll., Santafé, J.V. & Agustí, J. 1997. Eocene Mammals from Iberian Peninsula. In: *Actes du Congrès BiochroM'97* (Eds. J.P. Aguilar, S., Legendre & J. Michaux). *Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier*, **21**, 337-352.
- Arribas-Mocoroa, M.E. 1998. Estudio sedimentológico y petrológico de los sedimentos eocenos asociados a los yacimientos de Sossís y Claverol (prov. de Lleida, cuenca prepirenaica). In: *Geología y Paleontología del Eoceno de la Poblada de Segur (Lleida)* (Eds. N. López, J. Civis, M.L. Casanovas & R. Daams). Universitat de Lleida, Institut d'Estudis Ilerdencs, 19-31.
- Astibia, H., Aramburu, A., Pereda-Suberbiola, X., Murelaga, X., Sesé, C., Cuesta, M.A., Moyà-Solà, S., Baceta, J.I., Badiola, A. & Köhler, M. 2000. Un nouveau gisement à vertébrés continentaux de l'Éocène supérieur de Zambrana (Bassin de Miranda Treviño, Alava, Pays Basque). *Geobios*, **32**, 233-248.
- Badiola, A. 2004. *Estudio paleontológico del yacimiento del Eoceno Superior de Zambrana (Álava, región Vasco-Cantábrica). Tafonomía, Paleobiología de Mamíferos e Implicaciones Biocronológicas*. Tesis Doctoral, Universidad del País Vasco, 1-417 (inédita).
- Badiola, A., Astibia, H., Pereda-Suberbiola, X. & Murelaga, X. 2002 a. First record of the genus *Leptolophus* Remy, 1965 (Mammalia, Perissodactyla) in the late Eocene (Priabonian) of Europe. *Geodiversitas*, **24**, 841-848.
- Badiola, A., Cuesta, M.A., Astibia, H., Pereda-Suberbiola, X. & Berreteaga, A. 2002b. Confirmación de la presencia de la subfamilia Anoplotheriinae Bonaparte, 1850 (Anoplotheriidae, Artiodactyla) en la Península Ibérica. *XVIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología (II Congreso Ibérico de Paleontología)*, Salamanca, 19-20.
- Barnolas-Cortinas, A. 1992. Evolución sedimentaria de la cuenca Surpirenaica Oriental durante el Eoceno. *Acta Geologica Hispanica*, Homenaje a Oriol Riba Arderiu, **27**, 15-31.
- Barnolas-Cortinas, A., Samsó-Escolà, J.M., Teixell-Cacharo, A. & Zamorano-Cáceres, M. 1991. Evolución sedimentaria entre la cuenca de Graus-Tremp y la cuenca de Jaca-Pamplona. *I Congreso del Grupo Español del Terciario* (Ed. F. Colombo), Libro-Guía nº1, Vic, 1-123.
- Bataller, J.R. 1942. El *Anoplotherium comune* Cuv., del eocénico de Sossís. *Las Ciencias*, **A**, **8**, 1-5.
- Beamud, E., Garcés, M., Cabrera, Ll., Anton, J. & Almar, Y. 2003. A new middle to late Eocene continental chronostratigraphy from NE Spain. *Earth and Planetary Science Letters*, **216**, 501-514.
- Berggren, W.A., Kent, D.V. & Handerbol, J. (Eds.) 1995. *Geochronology, Time Scales and Global Stratigraphic Correlation*. S.E.P.M., special publication **54**, 1-386.
- BiochroM'97. 1997. Synthèses et tables de corrélations. Syntheses and correlation tables. In: *Actes du Congrès*

- Biochrom'97* (Eds. J.P. Aguilar, S. Legendre & J. Michaux). *Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier*, **21**, 769-805.
- Bonaparte, C.L. 1850. Conspectus Systematis Mastozoologiae. Editio altera reformata. In: *Conspectus Systematum Vertebratorum*, Leiden, tabla 1.
- Casanovas, M.L. 1975. Estratigrafía y Paleontología del yacimiento ludiense de Roc de Santa (Área del Noguera-Pallaresa). *Paleontologia i Evolució*, **10**, 1-158.
- Casanovas, M.L. 1998. Antecedentes de los estudios paleontológicos en el Eoceno Superior de la Pobla de Segur. In: *Geología y Paleontología del Eoceno de la Pobla de Segur (Lleida)* (Eds. N. López, J. Civis, M.L. Casanovas & R. Daams). Universitat de Lleida, Institut d'Estudis Ilerdencs, 41-47.
- Casanovas, M.L. & Moyà, S. 1992. La sucesión de faunas de mamíferos durante el Paleógeno europeo. In: *Paleontología de Vertebrados. Faunas y filogenia, aplicación y sociedad* (Ed. H. Astibia). Servicio editorial, Universidad del País Vasco, 187-234.
- Casanovas, M.L. & Santafé, J.V. 1987. *Cantabrotherium truyolsi* nov. gen. nov. sp. (Palaeotheriidae, Perissodactyla), un exemple d'endémisme dans le Paléogène ibérique. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen*, (A) **10**, 243-252.
- Casanovas, M.L. & Santafé, J.V. 1989. Dos nuevos Paleotéridos (Perissodactyla, Mammalia) del yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo). *Trabajos de Geología*, Universidad de Oviedo, **18**, 337-352.
- Casanovas, M.L. & Santafé, J.V. 1991a. Los Paleotéridos (Perissodactyla, Mammalia) del yacimiento de Llamaquique (Oviedo, España). In: *El yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España) y su contenido paleontológico* (Coords. M.L. Casanovas, J.V. Santafé & J. Truyols). *Boletín de Ciencias Naturales*, Instituto de Estudios Asturianos, **41**, 101-188.
- Casanovas, M.L. & Santafé, J.V. 1991b. Hipótesis sobre migraciones faunísticas en el Eoceno ibérico. In: *El yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España) y su contenido paleontológico* (Coords. M.L. Casanovas, J.V. Santafé & J. Truyols). *Boletín de Ciencias Naturales*, Instituto de Estudios Asturianos, **41**, 243-252.
- Casanovas, M.L., Checa, Ll. & Santafé, J.V. 1998. Los Perisodáctilos del yacimiento ludiense de Sossís (Cuenca Prepirenaica, Lleida, España). In: *Geología y Paleontología del Eoceno de la Pobla de Segur (Lleida)* (Eds. N. López, J. Civis, M.L. Casanovas & R. Daams). Universitat de Lleida, Institut d'Estudis Ilerdencs, 235-267.
- Checa, Ll. 1997. Los perisodáctilos (Mammalia, Ungulata) del Eoceno Catalán. *Paleontologia i Evolució*, **30-31**, 149-234.
- Checa, Ll. 2004. Revisión del género *Diacodexis* (Artiodactyla, Mammalia) en el Eoceno inferior del Noreste de España. *Geobios*, **37**, 325-335.
- Checa, Ll. & Casanovas, M.L. 1990. El Eoceno Español: los yacimientos y sus faunas. *Paleontologia i Evolució*, **23**, 17-39.
- Checa, Ll. & Colombo, F. 2004. A new Early Eocene Palaeothere (Mammalia, Perissodactyla) from Northeastern Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**, 507-512.
- Civis, J., Gonzalez, A. & Valle, M.F. 1998. Invertebrados y Palinofloras en el Miembro Sossís (Formación Collegats) en los alrededores de La Pobla de Segur (Lleida). In: *Geología y Paleontología del Eoceno de la Pobla de Segur (Lleida)* (Eds. N. López, J. Civis, M.L. Casanovas & R. Daams). Universitat de Lleida, Institut d'Estudis Ilerdencs, 33-40.
- Crochet, J.Y., Hartenberger, J.L., Rage, J.C., Remy, J.A., Sudre, J. & Vianey-Liaud, M. 1981. Les nouvelles faunes de vertébrés terrestres antérieures à la «Grande Coupure» découvertes dans les Phosphorites du Quercy. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, **4, 3C, 3**, 245-266.
- Crusafont M. 1964. Los mamíferos y en especial los primates del eoceno prepirenaico (Nota preliminar). *Publicaciones de la Cátedra de Paleontología*, **2**, 1.
- Crusafont, M. 1965. Los mamíferos, y en especial los Primates, del Eoceno Prepirenaico. *Noticias y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, **78**, 159-166.
- Crusafont, M. 1966. Nuevos Mamíferos del Eoceno Prepirenaico (Notas Paleomastológicas). *Acta Geologica Hispanica*, **1**, 14-15.
- Crusafont, M. 1967. Sur quelques Prosimiens de l'Eocène de la région préaxiale pyrénéenne et un essai provisoire de reclassification. *Colloques Internationaux C.N.R.S.*, «Problèmes actuels de Paléontologie», Paris, 611-632.
- Crusafont, M. & Casanovas, M.L. 1973. *Mammalia Tertiaria Hispaniae*. Fossilium Catalogus I: Animalia. Editus: Westphal., Junk, W.s, Gravenhage, **121**, 1-198.
- Cuenca, G. 1998. Los Pseudoesciuridos (Rodentia) del Eoceno Superior de la cuenca lacustre de Sossís (Pirineos). In: *Geología y Paleontología del Eoceno de la Pobla de Segur (Lleida)* (Eds. N. López, J. Civis, M.L. Casanovas & R. Daams). Universitat de Lleida, Institut d'Estudis Ilerdencs, 181-233.
- Cuesta, M.A. 1991. *Perisodáctilos del Eoceno de la Cuenca del Duero*. Tesis Doctoral, Facultad de Biología, Universidad de Salamanca, 1-322 (inédita).
- Cuesta, M.A. 1992. 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. 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. 1998. Presencia de *Leptotheridium* (Dacrytheriidae, Artiodactyla, Mammalia) en el yacimiento eocénico de Caenes (Cuenca del Duero, Salamanca, España). *Studia Geologica Salmanticensis*, **34**, 69-78.
- Cuesta, M.A. 1999. Las faunas de mamíferos del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y León, España). Síntesis bioestratigráfica y biogeográfica. *Revista Española de Paleontología*, **14**, 203-216.
- Cuesta, M.A. 2001. Nuevos hallazgos de artiodáctilos en el yacimiento de Caenes (Salamanca, Eoceno Medio). In: *Los fósiles y la paleogeografía* (Eds. G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene, G. & B. Azanza) Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza, **5.1**, 294-300.

- Cuesta, M.A. 2003. Mamíferos del Paleógeno de la Cuenca del Duero. In: *Los Vertebrados fósiles en la Historia de la Vida. Excavación, estudio y patrimonio* (Eds. E. Jiménez & J.Civis). Ediciones Universidad de Salamanca, 197-236.
- Cuesta, M.A. & Jiménez, E. 2000. Villamayor: nuevo yacimiento con artiodáctilos del Eoceno de la cuenca del Duero (Salamanca, Castilla y León, España). *Studia Geologica Salmanticensis*, **36**, 3-12.
- Cuvier, G. 1804. Sur les espèces d'animaux dont proviennent les os fossiles répandus dans la pierre à plâtre des environs de Paris. *Annales du Muséum D'Histoire Naturelle, Paris*, **3**, 275-303, 364-387, 442-472.
- Cuvier, G. 1822. *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes où l'établit les caractères de plusieurs espèces d'animaux que les révolutions du globe paroissent avoir détruites*. Nouvelle édition, Paris, **2**, 1-648, **3**, 1-412.
- Depéret, C. 1906. Los vertebrados del Oligoceno inferior de Tárrega (prov.de Lérida). *Memorias de la Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*, (**3**) **5**, 401-451.
- Depéret, C. 1908. L'histoire géologique et la phylogénie des anthracothériidés. *Comptes Rendus Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences, Paris*, **146**, 158-162.
- Depéret, C. 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**, 1-290.
- Erfurt, J. & Haubold, H. 1989. Artiodactyla aus den eozänen Braunkohlen des Geiseltales bei Halle (DDR). *Palaeovertebrata*, **19**, 131-160.
- Erfurt, J. & Sudre, J. 1996. Eurodexeinae, eine neue Unterfamilie der Artiodactyla (Mammalia) aus dem Unter- und Mitteleozän Europas). *Palaeovertebrata*, Volume Jubilaire D.E. Russell **25**, 371-390.
- Filhol, H. 1876. Recherches sur les phosphorites du Quercy. Etudes des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des mammifères. 1. *Annales des Sciences Géologiques*, **7**, 1-220.
- Filhol, H. 1877. Recherches sur les phosphorites du Quercy, Part 2. *Annales des Sciences Géologiques*, **8**, 1-338.
- Filhol, H. 1882. Mémoires relatifs à quelques mammifères fossiles nouveaux provenant des dépôts de phosphate de chaux du Quercy. *Bulletin des Sciences physiques et naturelles de Toulouse*, **5**, 19-156.
- Filhol, H. 1884a. Note sur un nouveau genre et une nouvelle espèce de pachyderme fossile. *Bulletin de la Société Philomatique*, **8**, 64-65.
- Filhol, H. 1884b. Observations relatives à des mammifères fossiles nouveaux provenant des dépôts de phosphate de chaux du Quercy. *Bulletin des Sciences physiques et naturelles de Toulouse*, **5** (2), 159-203.
- Flower, W.H. 1884. *Catalogue of the specimens illustrating the osteology and dentition of vertebrates animals, recent and extinct, contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England*, **2**, Mammalia other than man. London, 1-779.
- Franzen, J.L. 1968. *Revision der Gattung Palaeotherium Cuvier, 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia)*. Tesis Doctoral, Universität zu Freiburg, 2 vols., texto 1-181.
- Franzen, J.L. 2003. Mammalian faunal turnover in the Eocene of central Europe. *Geological Society of America, Special Paper* **369**, 455-461.
- Gentry, A.W. & Hooker, J.J. 1988. The phylogeny of the Artiodactyla. In: *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. 2. Mammals* (Ed. J. Benton). Clarendon Press, Oxford, Systematics Association Special, **25B**, 235-272.
- Gervais, P. 1848-52. Zoologie et Paléontologie françaises (animaux vertébrés). 1<sup>o</sup> ed., Ed. Bertrand, Paris, 1-271.
- Gervais, P. 1850. Nouvelles recherches sur les mammifères d'espèces éteintes qui sont enfouis auprès d'Apt, avec des *Palaeotherium* identiques ceux de Paris. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **30**, 602-604.
- Gervais, P. 1856. Sur les mammifères fossiles que l'on a recueillis dans le département du Gard. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **43**, 1159-1161.
- Gervais, P. 1859. Zoologie et paléontologie françaises. 2<sup>a</sup> ed. Ed. Bertrand, Paris, 1-554.
- Golpe, J.M. 1971. Suiformes del terciario español y sus yacimientos (Tesis doctoral, resumen). *Paleontologia y Evolución*, 1-119.
- Golpe, J.M. 1972. Suiformes del Terciario español y sus yacimientos (Resumen). *Paleontologia y Evolución*, **2**, 1-197.
- Golpe, J.M. 1974. Faunas de yacimientos con suiformes en el Terciario español. *Paleontologia y Evolución*, **8**, 1-87.
- Haq, B.U. & Van Eysinga, F.W. 1998. *Geological Time Table. Fifth revised enlarged and updated edition*. Elsevier Science B.V., Amsterdam.
- Hartenberger, J.L. 1973. Les Rongeurs de l'Eocène d'Europe; leur évolution dans leur cadre biogéographique. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris*, 3<sup>a</sup> serie, **132**, 49-70.
- Hartenberger, J.L., Sigé, B. & Sudre, J. 1974. La plus ancienne faune de mammifères du Quercy: Le Bretou. *Palaeovertebrata, Montpellier*, **6**, 117-196.
- Hooker, J.J. 1986. Mammals from the Bartonian (middle/late Eocene) of the Hampshire Basin, southern England. *Bulletin of the British Museum Natural History*, **39**, 1-478.
- Hooker, J.J. & Thomas, K.M. 2001. A new species of *Amphirhagatherium* (Choeropotamidae, Artiodactyla, Mammalia) from the late Eocene Headon Hill Formation of Southern England and phylogeny of endemic European "anthracotherioids". *Palaeontology*, **44**, 827-853.
- Hooker, J.J. & Weidmann, M. 2000. The Eocene mammal faunas of Mormont, Switzerland. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, **120**, 1-141.
- Hürzeler, J. 1936. Osteologie und Odontologie der Cainotheriden. *Abhandlungender der schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft*, **43**, 1-90.
- Illiger, C. 1811. *Prodromus systematis Mammalium et Avium terminis zoographicis utriusque classis, eorumque versione Germanica*. Safeld, Berlin, 1-311.
- Kowalevsky, W. 1873. On the osteology of the Hyopotamidae.

- Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **163**, 19-94.
- López-Martínez, N., Civis, J., Casanovas, M.L. & Daams, R. (Eds.) 1998. *Geología y Paleontología del Eoceno de la Poblada de Segur (Lleida)*. Universitat de Lleida, Institut d'Estudis Ilerdencs, 267 pp.
- Lydekker, R. 1883. Indian Tertiary and Post-Tertiary Vertebrata. Part 5: Siwalik selenodont suina. *Memories of the Geological Survey of India, Palaeontologica Indica* (10), **2**, 143-177.
- Mellere, D. & Marzo, M. 1992. Los depósitos aluviales sintectónicos de la Poblada de Segur: alogrupos y su significado tectonoestratigráfico. *Acta Geological Hispanica, Homenaje a Oriol Riba Arderiu*, **27**, 145-159.
- Morales, J. & Soria, D. 1995. Artiodáctilos. In: *Paleontología 3, volumen 2* (Coord. B.Meléndez). Ed. Paraninfo, Madrid, 27-90.
- Moyá, S. 1991. El Artiodáctilo (Mammalia) del Eoceno de Llamaquique. In: *El yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España) y su contenido paleontológico* (Coords. M.L. Casanovas, J.V. Santafé & J. Truyols). *Boletín de Ciencias Naturales*, Instituto de Estudios Asturianos, **41**, 197-200.
- Owen, R. 1841. Description of some fossil remains of *Choeropotamus*, *Palaeotherium*, *Anoplotherium* and *Dichobune*, from the Eocene formation, Isle of Wight. *Transactions of the Geological Society of London*, **6**, 41-45.
- Owen, R. 1845. *Odontography: or a treatise in the comparative anatomy of the teeth; their physiological relations, mode of development and microscopic structure in the vertebrate animals*. Hippolyte Baillere, London, 3, 289-655, 90-150.
- Owen, R. 1848. Description of teeth and portions of jaws of two extinct Anthracotheriid quadrupeds (*Hyopotamus vectianus* and *Hyop. bovinus*) discovered by the Marchioness of Hastings in the Eocene deposits on the N.W. coast of the Isle of Wight: with an attempt to develop Cuvier's idea of the classification of pachyderms by the number of their toes. *Quarterly Journal Geological Society of London*, **4**, 103-141.
- Owen, R. 1857. Description of the lower jaw of an Anoplotheriid Quadruped (*Dichobune ovina*, Ow.) of the size of the *Xiphodon gracilis*, Cuv., from the Upper Eocene Marl, Isle of Wight. *Quarterly Journal geological Society of London*, **13**, 254-260.
- Peláez-Campomanes, P. 1993. *Micromamíferos del Paleógeno Continental Español: Sistemática, Biocronología y Paleoecología*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid, 1-388 (inédita).
- Peláez-Campomanes, P. 1998. Estudio sistemático del género *Theridomys* (Rodentia, Mammalia) del Eoceno Superior de la cuenca prepirenaica (prov. de Lleida). In: *Geología y Paleontología del Eoceno de la Poblada de Segur (Lleida)* (Eds. N. López, J. Civis, M.L. Casanovas & R. Daams). Universitat de Lleida, Institut d'Estudis Ilerdencs, 49-129.
- Pictet, F.J. 1857. Seconde partie: description des ossements fossiles trouvés au Mausemont. In: *Mémoire sur les animaux vertébrés trouvés dans de terrain sidérolithique du canton de Vaud et appartenant à la faune éocène*. (F.J. Pictet, C.T. Gaudin & P. Delaharpe). *Matériel Paléontologique Suisse* (1), **2**, 1-120.
- Pictet, F.J. & Humbert, A. 1869. *Mémoire sur les animaux vertébrés trouvés dans de terrain sidérolithique du canton de Vaud et appartenant à la faune éocène. Supplément*. *Matériel Paléontologique Suisse* (5), **2**, 125-197.
- Pomel, A. 1848. Sur la clasificación des mammifères ongulés. *Bulletin de la Societé Géologique de France*, **5**, 256-258.
- Remy, J.A., Crochet, Y.V., Sigé, B., Sudre, J., Bonis L. de, Vianey-Liaud, M., Godinot, M., Hartenberger, J.L., Langé-Badré, B. & Comte, B. 1987. Biochronologie des phosphostites du Quercy: Mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, **A**, **10**, 169-188.
- Robles, S. 1984. El complejo sedimentario aluvial y lacustre de edad paleógena de la Poblada de Segur, entre los rios Noguera-Pallaresa y Flamisell (prepirineo de Lérida). *Iberda*, **45**, 119-143.
- Robles, S & Ardevol, L. 1984. Evolución paleogeográfica y sedimentológica de la cuenca palustre de Sossís (Eoceno superior, Prepirineo de Lérida): ejemplo de la influencia de su actividad de abanicos aluviales en el desarrollo de una cuenca lacustre asociada. *Publicaciones del Departamento de Estratigrafía U.A.B.*, Barcelona, Tomo homenaje a Luis Sánchez de la Torre, **20**, 223-267.
- Romer, A.J. 1966. *Vertebrate Paleontology*. 3º Ed., The University of Chicago Press, Chicago, 1-468.
- Rosell-Sanuy, J & Riba O. 1966. *Nota sobre la disposición sedimentaria de los conglomerados de La Poblada de Segur (Prov. de Lérida)*. Instituto de Estudios Pirenaicos, Zaragoza, 1-16.
- Russell, D.E., Hartenberger, J.L., Pomerol, C., Sen, S., Schmidt-Kittler, N. & Vianey-Liaud, M. 1982. Mammals and Stratigraphy: The Paleogene of Europe. *Palaeovertebrata*, Mémoire Extraordinaire, 1-77.
- Rütimeyer, L. 1862. Eocaene Säugethiere aus dem Gebiet des schweizerischen Jura. *Neue Denkschriften der Schweizerischen naturforschenden Gesellschaft*, **19**, 1-98.
- Schlosser, M. 1886. Beiträge zur Kenntnis des Stammesgeschichte der Huftiere und Versuch einer Systematik der Paar- und Unpaarhufer. *Morphologische Jahrbuch*, Leipzig, **12**, 1-136.
- Schmidt-Kittler, N. (Ed.) 1987. International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen*, **10**, 1-311.
- Schmidt-Kittler, N. & Vianey-Liaud, M. 1975. Les relations entre les faunes de rongeurs d'Allemagne du Sud et de France pendant l'Oligocène. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, D, **281**, 511-514.
- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of Mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **1**, 1-350.
- Stehlin, H.G. 1904. Sur les mammifères des sables bartoniens

- du Castrais. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 4<sup>ème</sup> ser, **4**, 445-475.
- Stehlin, H.G. 1906. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens; Critischer Catalog der Materialen. *Abhandlungen der schweizerischen paläontologischen Gesellschaft*, **33**, 597-690.
- Stehlin, H.G. 1908. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens; Critischer Catalog der Materialen. *Abhandlungen der schweizerischen paläontologischen Gesellschaft*, **35**, 691-837.
- Stehlin, H.G. 1910. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Critischer Catalog der Materialen. *Abhandlungen der schweizerischen paläontologischen Gesellschaft*, **36**, 839-1164.
- Sudre, J. 1969. Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes mammifères. *Palaeovertebrata*, **2**, 95-156.
- Sudre, J. 1978a. Les artiodactyles de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe occidentale: systématique et évolution. *Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier (EPHE)*, **7**, 1-229.
- Sudre, J. 1978b. La poche à phosphate de Saint-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 9.-Primates et Artiodactyles. *Palaeovertebrata*, **8**, 269-290.
- Sudre, J. 1988. Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de Vertébrés de l'Eocène supérieur. VII. Artiodactyles. *Palaeontographica A*, **205**, 129-154.
- Van Dam, J. 1998. The Gliridae from the Upper Eocene of Sossís, Roc de Santa and Claverol (Lleida, Spain). In: *Geología y Paleontología del Eoceno de la Pobla de Segur (Lleida)* (Eds. N. López, J. Civis, M.L. Casanovas & R. Daams). Universitat de Lleida, Institut d'Estudis Ilerdencs, 131-180.
- Vianey-Liaud, M. 1979. Evolution des Rongeurs à l'Oligocène en Europe occidentale. *Palaeontographica*, **166**, 136-236.
- Villalta, J. & Crusafont, M. 1944. Nota bibliográfica al trabajo de Bataller, J.R. "El *Anoplotherium comune* CUV. del eocénico superior de Sossís". *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **42**, 165.
- Viret, J. 1961. Artiodactyla. In: *Traité de Paléontologie*, 6 (Ed. J. Piveteau). Ed. Masson, Paris, (1) 887-1021, (2) 368-492.

*Manuscrito recibido:* 6 de Febrero, 2006

*Manuscrito aceptado:* 18 de Septiembre, 2006