

# DOS NUEVOS PALEOTERIDOS (*MAMMALIA*, *PERISSODACTYLA*) DEL YACIMIENTO EOCENICO DE LLAMAQUIQUE (OVIEDO).

M. L. CASANOVAS-CLADELLAS Y J. V. SANTAFÉ-LLOPIS

TRABAJOS DE  
GEOLOGIA



Casanovas-Cladellas, M. L. y Santafé-Llopis, J. V. (1989).- Dos nuevos Paleotéridos (*Mammalia*, *Perissodactyla*) del yacimiento Eocénico de Llamaquique (Oviedo). *Trabajos de Geología*, Univ. de Oviedo, 18, 37-52. ISBN 0474-9588.

En este trabajo se estudian algunos de los restos de Paleotéridos del yacimiento asturiano de Llamaquique. Su especial morfología nos ha llevado a la creación de dos nuevos taxones con categoría de género, por lo que la fauna de Paleotéridos de Llamaquique queda integrada hasta ahora por un paquinolofino (*sensu* Remy, 1976), *Paranchilophus remyi* n. gen. n. sp., de pequeña talla, muy esbelto, ágil y corredor; y tres paleoterinos: *Palaeotherium llamaquiquense* n. sp., el *Palaeotherium* de mayor talla conocido hasta ahora, todavía en estudio; *Cantabrotherium truyolsi*, dado a conocer ya en un trabajo anterior (Casanovas et Santafé, 1987) y *Franzenium tetradactylum* n. gen. n. sp. Este último es un paleoterino con cuatro dedos en las extremidades anteriores, muy rechoncho, pesado y lento en su locomoción. La asignación a *Cantabrotherium truyolsi* de unos molares superiores hallados en Huérmeces del Cerro, yacimiento encuadrado en el Ludense superior (MP 20, St. Capraise) en el Simposio Internacional de Mainz (Febrero, 1987) nos induce a pensar que, probablemente, el yacimiento de Llamaquique pueda corresponder al Eoceno superior. La relación de *Cantabrotherium*, *Paranchilophus* y *Franzenium* con otros restos hallados en yacimientos de las cuencas del Duero y del Tajo que están todavía en estudio, nos lleva a la hipótesis de una evolución independiente de los Paleotéridos occidentales de los de la zona oriental y de Francia, así como en un posible origen africano para todos ellos.

*Palabras clave:* Paleotéridos, *Perissodactyla*, *Mammalia*, Sistemática, Eoceno, Llamaquique.

In this paper, two Paleotherids from the Eocene of Llamaquique (Asturias, Northern Spain) are studied. The special morphology of these specimens enable us to describe two new genera. The forms from Llamaquique are the following: *Paranchilophus remyi* n. gen. n. sp., a slender, small sized pachynolophyne; *Palaeotherium* sp. until now the largest member of this genus; *Cantabrotherium truyolsi* which was previously described (Casanovas et Santafé, 1987) and *Franzenium tetradactylum* n. gen. n. sp., a chubby heavy and tardigrade paleotherine with four toes in the anterior extremities. *Cantabrotherium truyolsi* has been also found in Huérmeces del Cerro (Guadalajara) a locality belonging to the late Ludian (MP 20 St. Capraise; International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene; Mainz, 1987). Thus, Llamaquique probably should be ascribed to the Late Eocene. The close relationship existing between *Cantabrotherium*, *Paranchilophus* and *Franzenium* with other remains found in the Salamanca, Zamora and Soria areas (Duero basin, Central Spain) and Guadalajara suggests and independent evolution of these forms from the Paleotherids from Eastern Spain and France, as well as a possible African origin.

*Key words:* Paleotherids, *Perissodactyla*, *Mammalia*, Systematics, Eocene, Llamaquique.

M. L. Casanovas-Cladellas y J. V. Santafé-Llopis. Institut de Paleontologia "M. CRU-SAFONT" de Sabadell. Escuela Industrial, 23. 08201 Sabadell (Barcelona). Manuscrito recibido el 15 de Febrero de 1989; revisado el 18 de Mayo de 1.989.

Desde mediados del siglo pasado se tiene conocimiento de la constitución geológica de la depresión de Oviedo. Schulz (1858) y Barrois (1878) son los primeros en indicar que los yesos que se explotaban en la cantera de Llamaquique, situados al oeste de Oviedo, podían ser materiales terciarios y consideraban que estaban dispuestos concordantemente con los materiales inferiores, claramente cretácicos. Sin embargo, debemos llegar hasta 1926 para obtener la confirmación de la existencia del Terciario en dicha cuenca, cuando en el Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, correspondiente al mes de julio, hallamos la comunicación presentada por J. G. Regueral y J. G. de Llarena en la que anuncian, por primera vez, el "Hallazgo de restos fósiles de un mamífero terciario en Oviedo". El descubrimiento había sido realizado por C. Arango, ingeniero de Minas, en la cantera de yesos de Llamaquique, en el nivel de alabastro. El hecho de este hallazgo fue considerado, desde el primer momento, de un gran interés paleontológico y estratigráfico para fijar, con una mayor precisión, la edad de las formaciones de Oviedo.

A partir de este momento encontramos diversas notas sobre nuevos hallazgos en la misma cantera (Royo y Gómez, 1927; 1928). J. G. de Llarena, en 1928, publicó un artículo en la *Revista Minera Asturiana* en la que indica que los restos extraídos de Llamaquique han sido determinados por Royo y Gómez como los Paleotéridos *Palaeotherium magnum* y *Palaeotherium curtum* y el Carnívoro *Cynodictis*. Desde este momento se acepta la presencia en la región del Eoceno superior aunque algunos autores (Karrenberg, 1934) piensan que la parte superior de la sucesión puede representar al Oligoceno. En 1950, Llopis Lladó y más tarde (1962) Almela y Rios, así como Julivert y Truyols (1969) señalan y confirman la discordancia manifiesta entre estos terrenos terciarios y el Cretácico subyacente.

Sin embargo, queda aún pendiente el problema de la edad precisa del nivel fosilífero, ya que, aún cuando debido a las determinaciones efectuadas de la fauna de Llamaquique, este yacimiento se paralelizase a los yesos de Montmatre de la

cuenca de París, atribuidos al Ludense superior, la revisión de los restos de Paleotéridos nos ha demostrado que se trata de una fauna muy especial constituida por formas nuevas, lo que invalida los razonamientos por los que se llegó a la atribución estratigráfica mencionada que estaba apoyada principalmente en la presencia de *Palaeotherium magnum* y *Palaeotherium curtum*.

Pendiente de realizarse una monografía sobre el yacimiento de Llamaquique en la cual, en el apartado relativo a los Paleotéridos, se hará un estudio exhaustivo en cuanto a descripción y figuración del material, en este trabajo se pretende dar a conocer dos nuevas formas, asignarles un holotipo y formular las diagnósicas de los nuevos taxones. Asimismo se darán algunas medidas y aquellos índices que se consideran esenciales para la discusión.

## SISTEMATICA

Orden PERISSODACTYLA Owen, 1848

Superfamilia EQUOIDEA Hay, 1902

Familia PALAEOTHERIIDAE

Bonaparte, 1850

Subfamilia PACHYNOLOPHYNAE

Paulow, 1877-78

Género PARANCHILOPHUS n. gen.

*Especie tipo:* *Paranchilophus remyi* n. sp. (género mono específico).

*Derivatio nominis:* *ParaAnchilophus*. Presenta semejanzas con una de las líneas del género *Anchilophus*.

*Diagnósis del género:* Pequeño paquinolofino. Cráneo de pequeño tamaño con desarrollo notable de la bóveda craneana. Longitud total desde el borde anterior de la órbita 98,5 mm. La sutura naso-frontal coincide con la posición de M1/. La abertura del canal infraorbital está situada aproximadamente entre P3/ y P4/. Cresta sagital fuertemente desarrollada. Gran cresta occipital formando dos ramas muy abiertas que dan lugar a un ángulo diedro casi llano. En vista lateral, ésta cae verticalmente sobre los cóndilos occipitales. Sutura máxilo-palatinos se inicia a la altura del protocono de M2/.

Dentición con la serie P2/2-M3/3. Premolares superiores muy primitivos, triangulares,

con hipocono muy reducido. Molares subcuadrados o cuadrados (Índice L/A entre 95 y 99). Gran lofodontia en todas las piezas, inclusive en las cúspides externas, que dan lugar al ectofofo. Lofos transversales inclinados anteriormente pero no curvados. Cúspides secundarias no manifiestas. Presencia de una estructura característica, "crochet", observable en P3/P4/ y M3/. Pared externa casi lisa con sólo la presencia de la costilla del paracono. Sin cingulo externo. Dentición inferior con P/2 muy primitivo y tendencia de molarización en P/3-P/4. Gran lofodontia en todas las piezas e hipoconúlido muy delgado y cortante. Surcos de separación de los lóbulos muy marcados. Carencia de metastílido dando lugar a una cúspide central interna única. Cingulo externo presente, aunque débil.

$$\text{IPM (superiores)} = \frac{P/2 - P/4}{M1/ - M3/} \times 100 = \frac{24,5 \times 100}{35,5} = 69,0$$

$$\text{IPM (inferiores)} = \frac{P/2 - P/4}{M1/ - M3/} \times 100 = \frac{24 \times 100}{36} = 66,6$$

Húmero: Cóndilos distales de tamaño semejante, pequeños y redondeados. Fosa del olécranon amplia y profunda.

Ulna-radio: Curvatura de la pieza acentuada, olécranon muy desarrollado con extremo superior macizo y globuloso. Escotadura troclear pequeña, cerrada y redondeada.

Semilunar: Muy pequeño. Parámetros antero-posterior y altura casi iguales. Faceta de articulación con el unciforme grande y bastante cóncava así como la de articulación con el magno.

Mc III- Mc II: Muy esbeltos. Superficies de articulación de la cara superior de la epífisis proximal muy curvada. I L/A (Mc III) = 11, 86.

Fémur: Esbelto. Cabeza y primer trocánter a la misma altura y ampliamente separados uno de otro. Segundo y tercer trocánter pequeños y formados por láminas muy afiladas. Epífisis distal con troclea formada por labios estrechos y altos, muy poco separados entre sí.

Astrágalo: Pequeño. Labios de la polea muy curvados, bastante separados y con inclinación

relativamente suave. Faceta súpero-externa de la cara inferior muy cóncava. Índice L/A de esta faceta aproximadamente igual a la unidad.

III cuneiforme: Marcado desarrollo de la zona posterior del ejemplar con un diámetro antero-posterior muy grande.

### *Paranchilophus remyi* n. sp.

Figs. 1 y 2

*Derivatio nominis*: Dedicada al Dr. J.A. Remy de Nîmes.

*Holotipo*.- Cráneo casi completo (TV-14) con las series P2-/M3/ derecha e izquierda.

*Paratipo*.- NM-43030 (75): Fragmento de mandíbula con las series P2-/M3/ izquierda y P3-/M3/ derecha. Contiene también el alveolo derecho de P/2, diastema P2-/C y el alveolo del canino.

NM-43031 (75): Fragmento de mandíbula con las series P3-/M3/ izquierda y alveolos de P/2 y P4-/M3/ derecha y alveolos de P2-/P3/ derechos.

NM-43032 (75): Fragmento de hemimandíbula izquierda con la serie M1-/M3/ y alveolos de P/2 - P/3.

NM-430033 (75): fragmento de hemimandíbula derecha con la serie M1-/M3/ y alveolos de P/3 - P/4.

NM-43020 (75): Fragmento proximal de húmero izquierdo.

NM-43007 (75): Conjunto ulna-radio izquierdo.

NM-43001 (75d): Semilunar derecho.

NM-43006 (75): Conjunto de Mc III- Mc II izquierdo.

NM-43011 (75): Fémur izquierdo.

NM-43016 (75): Fragmento proximal de tibia izquierda.

NM-43001 (75b): Astrágalo izquierdo.

NM-43001 (75c): III cuneiforme.

*Localidad típica*.- Antiguo yacimiento de Llamaquique (Oviedo, Asturias, España).

*Estrato típico*.- Nivel de yeso alabastro compacto.

*Nivel estratigráfico*.- Eoceno superior.

*Diagnosis*.- La misma que la del género.

*Discusión*.- La escasa representación bibliográfica de cráneos de la subfamilia Pachynolophinae (*sensu* Remy, 1976) nos ha obligado a comparar solamente el cráneo de Llamaquique (Fig. 3) con el de *Pachynolophus livinierensis* (Savage *et. al.* 1965) y *Pachynolophus lavocati* (Remy, 1972). Las diferencias principales que observamos entre éstos y nuestro ejemplar son las siguientes:

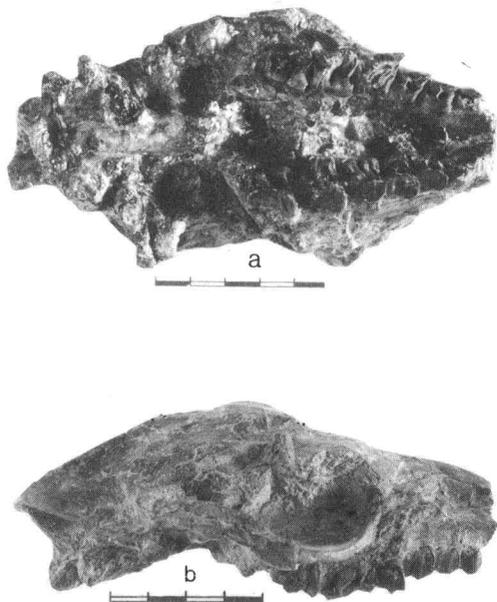


Fig. 1.- *Paranchilophus remyi* n. gen. n. sp. (TV-14). Cráneo casi completo con las series P2/-M3/ derecha e izquierda: a) Vista inferior. b) vista lateral.

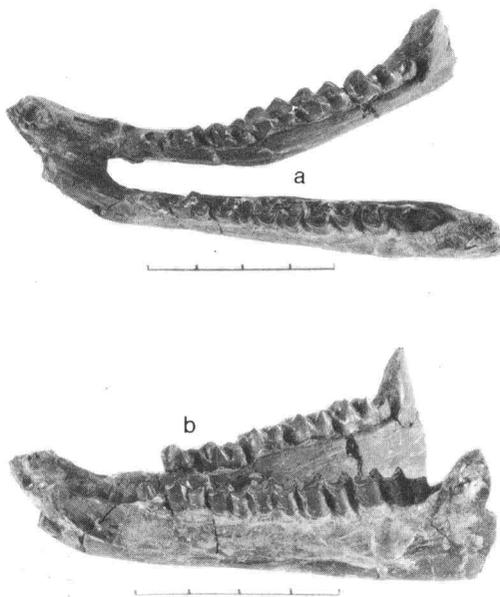


Fig. 2.- *Paranchilophus remyi* n. gen. n. sp. NM-43030(75). Fragmento de mandíbula con las series P/2-M/3 izquierda y P/3-M/3 derecha: a) Vista oclusal. b) Vista externa e interna.

En vista lateral, (Fig. 3b) la sutura nasofrontal se alinea sobre M1/ como en *Hyracotherium*, mientras que en *Pachynolophus livinierensis* o en *P. lavocati* lo hace sobre M2/(Remy, 1972, pág. 58). La abertura del canal infraorbital, por el contrario, parece ocupar un lugar semejante al de *P. lavocati*, entre P3/ y P4/. La sutura fronto-parietal, está situada de forma semejante a la de *P. lavocati*, en relación con la órbita, pero el mayor desarrollo, tanto en longitud como en potencia, de la cresta sagital hace que el cráneo de Llamaquique presente una porción distal mucho más larga que cualquiera de los *Pachynolophinos* mencionados.

Como puede observarse en la fig. 3d, en la que se superponen las zonas posteriores (a partir de las constricciones postorbitarias) de los cráneos de *P. livinierensis*, *P. lavocati* y *Paranchilophus remyi*, en norma superior, la cresta sagital de este último se asemeja a la de *P. livinierensis* en la longitud de su zona media pero es más cer-

cana a la de *P. lavocati* en la forma y dimensiones de la zona anterior, lo que como indica Remy (1972, pág. 70) revierte en un ensanchamiento de la bóveda craneana y en el crecimiento de la anchura mínima del cráneo en la zona situada detrás de las apófisis postorbitarias.

Una característica que llama la atención es la reducción de la cara occipital tanto en anchura como en altura, la forma de la gran cresta occipital y la posición inferior del *foramen magnum*. Este conjunto de caracteres confieren un aspecto muy peculiar a la norma occipital que no la hacen comparable a ninguna de las figuraciones de los restantes *Pachynolophinos*. Por otra parte, también difiere de *Hyracotherium* por la posición de la gran cresta occipital en relación con la de los cóndilos, pues, en nuestro ejemplar, aquélla (en vista lateral) sobrepasa distalmente la posición de éstos, mientras que en *Hyracotherium* sucede lo contrario. Esto se traduciría en una mayor longitud de la parte

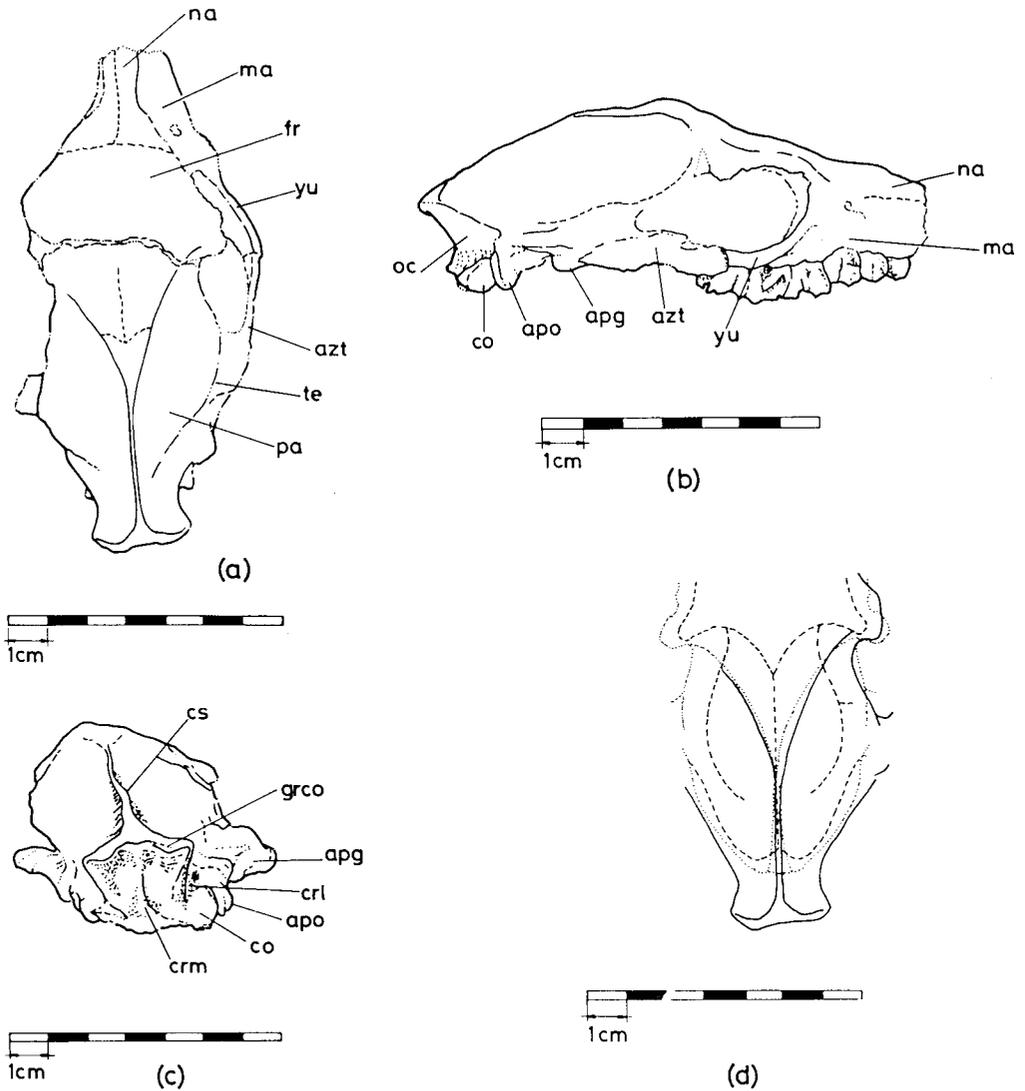


Fig. 3.- *Paranchilophus remyi* n. gen. n. sp. (TV-14). cráneo: a) Norma superior. b) Norma lateral derecha. c) Norma posterior. d) Superposición, en norma superior de la zona posterior (desde las apófisis postorbitarias) de *Pachynolophus lavocati* (.....), *Pachynolophus livinierensis* (- - - -) y *Paranchilophus remyi* n. gen. n. sp. (—) (los dos primeros según Remy, 1972). apg: apófisis postglenoidea; apo: apófisis paraoccipital; azt: apófisis zigomática del temporal; co: cóndilo occipital; cri: cresta lateral; crm: cresta medial; cs: cresta sagital; es: escamoso; fr: frontal; grco: gran cresta occipital; ma: maxilar; na: nasal; oc: occipital; pa: parietal; te: temporal; yu: yugal.

posterior del cráneo, como ya hemos visto en norma superior.

En la cara endonasal también se advierten algunas diferencias, pues mientras que en *P. lavo-*

*cati* e *Hyracotherium* las suturas maxilo-palatinas se reúnen al nivel del borde anterior de M1/ (Remy, 1972, pág. 60) en *Paranchilophus remyi* lo hacen a nivel del protocono de M2/.

Las posibles diferencias de la zona posterior del cráneo, en vista inferior, no son observables debido al mal estado de la pieza.

Si comparamos la dentición de *Paranchilophus remyi* (Fig. 4) con la de los restantes Paleotéridos de talla semejante vemos que difieren por diversos caracteres. Entre *Propachynolophus* y nuestro ejemplar observamos:

- a) Dentición muy braquiodonta y muy bunodonta con existencia de conos linguales, labiales y de metacónulos bien diferenciados en el primero.
- b) Presencia de P1/1. en *Propachynolophus*.
- c) Entocónido bien desarrollado en P/4.
- d) M2/ y M3/ rectangulares, más anchos que largos.

Por el contrario, ambos géneros tienen en común la no molarización de los premolares, con el protocono como cúspide lingual primaria en los premolares superiores, que a su vez carecen de mesostilo; M1/ tiene forma semejante (subcuadrada) en ambos géneros.

Con respecto a *Pachynolophus* destacamos las siguientes diferencias:

- a) presencia de P1/1 en algunas especies.
- b) Premolares y molares superiores bunodontos. *Pachynolophus lavocati* presenta lófos transversos con los cónulos poco desarrollados pero las cuatro cúspides principales son conos bien señalizados.
- c) Carencia de cíngulo externo en molares superiores e inferiores.
- d) Molares superiores sin mesostilo.

*Pachynolophus* y *Paranchilophus* se asemejan en que ambos presentan fuerte lofodontia en los molares inferiores; los premolares superiores e inferiores no están molarizados (con un hipocóno muy reducido en los superiores y un entocónido incipiente en P/2 y P/3; algo más desarrollado en P/4).

Comparando con *Propalaeotherium*, éste presenta las siguientes diferencias:

- a) Conos labiales y linguales bien señalizados. Solamente se puede definir como lofo el transversal posterior.
- b) Premolares posteriores y molares con fuerte mesostilo.

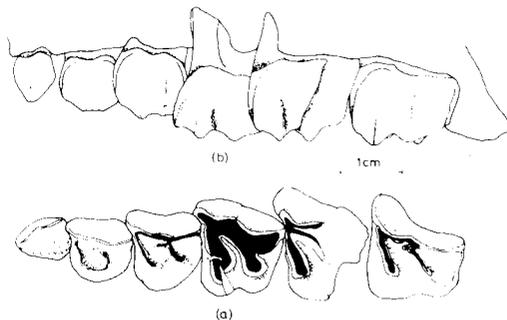


Fig. 4.- Dentición superior de *Paranchilophus remyi* n. gen. n. sp. (TV-14). a) Vista oclusal. b) Vista externa.

- c) Entocónido incipiente aún en P/4.
- d) Molares inferiores con metastílido desarrollado formando con el metacónido una doble cúspide.
- e) Molares superiores con cíngulo labial prominente y cíngulo lingual más reducido.
- f) Metacónulo y protocónulo bien diferenciados.

Junto a estas diferencias se asemejan en la no molarización de los premolares superiores y molarización creciente de P/3-P/4 con un incipiente entocónido aún en este último premolar.

*Paranchilophus* se diferencia de *Lophiotherium* por:

- a) Dentición braquiodonta y subbunodonta en este último.
- b) Premolares superiores e inferiores de *Lophiotherium* variables: desde carecer de hipocóno a presentarlo bien diferenciado, en los superiores, a la presencia o no de entocónido desarrollado en los inferiores.
- c) Además de que en *Lophiotherium* las cúspides principales de los premolares y molares superiores son verdaderos conos, el protocónulo y metacónulo están bien individualizados, estando separados de las cúspides principales por fuertes comisuras.
- d) Mesostilo presente y bien desarrollado en todos los molares.
- e) Presencia de cíngulo externo potente en la serie inferior.

f) Presencia de metastílido que da lugar a un pilar central interno con dos puntas.

g) Fórmula dentaria completa con P1/1.

h) Molares superiores de contorno rectangular (más anchos que largos con índices L/A muy bajos: entre 73 y 78).

Las semejanzas entre *Paranchilophus* y *Lophiotherium* son prácticamente nulas tanto en la dentición superior como en la inferior.

Por último, el paleotérido de Llamaquique se diferencia de *Anchilophus*, por:

a) Fórmula dentaria con tres o cuatro premolares superiores y cuatro inferiores en *Anchilophus*, según las especies.

b) En *Anchilophus* la especie *A. desmaresti* tiene las piezas superiores también muy lofo-dontas pero protocónulo y metacómulo son bien visibles formando pequeñas protuberancias en los lofos.

c) Tiene tendencia a la molarización de los premolares. En algunas especies P3j-P4j están completamente molarizados (*A. dumasi*). En *A. desmaresti*, P4j molarizado y no se puede observar en P3j.

d) Cúspides externas e internas definidas como conos en todas las especies.

e) Dientes superiores molariformes depri-midos labialmente y de forma rectangular (más anchos que largos, excepto en *A. desmaresti* en que son subcuadrados: índices L/A entre 76 y 82 en *A. depereti*, 81 y 75 en *A. dumasi*, 92 y 101 en *A. desmaresti* y 96 y 98 en *Paranchilophus*(Fig. 5).

f) Los lofos transversales presentan una curvatura característica del género *Anchilophus* especialmente indicada en los lofos posteriores.

A pesar de todas las diferencias que hemos observado, *Paranchilophus* presenta más semejanzas con *Anchilophus* que con ningún otro género conocido, en especial con la especie genotípica *A. desmaresti*.

En la figura 5 se comparan las longitudes, anchuras y el índice L/A de las denticiones superiores de la mayor parte de las especies de *Anchilophus* que, como hemos visto, es el género con el que nuestro material presenta mayores semejanzas. En la figura 5 puede observarse

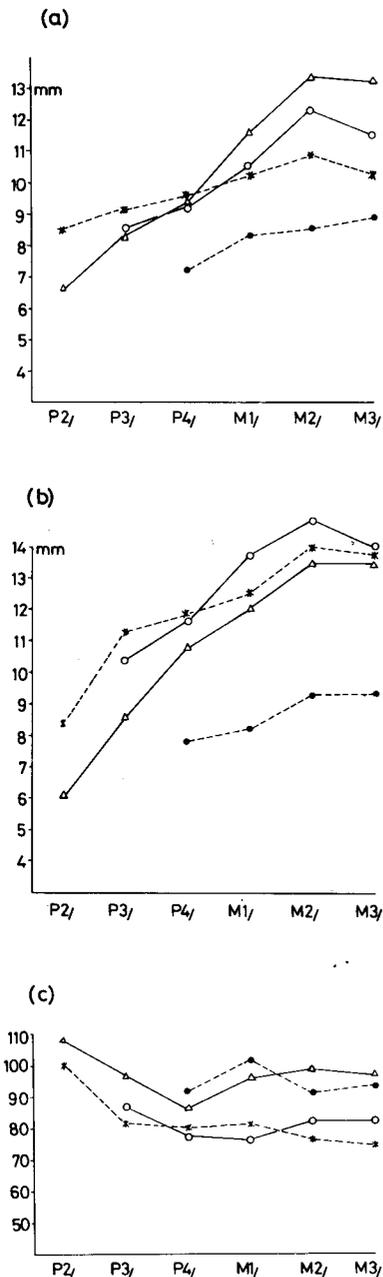


Fig. 5.- Comparación de las medidas de dentición superior de *Anchilophus depereti* (O-), *Anchilophus dumasi* (\*-), *Anchilophus desmaresti* (O--) y *Paranchilophus remyi* n. gen. n. sp. (TV-14) (Δ--). a) Longitudes en mm. b) Anchuras en mm. c) Relación Longitud/Anchura.

como el índice L/A de *Paranchilophus remyi* es más comparable al de *A. desmaresti* que a ninguna otra especie del mismo género. Sin embargo, las características morfológicas, el tamaño, y el conjunto de diferencias que se observan entre nuestros ejemplares y los especímenes comparados son, a nuestro parecer, suficientes para indicarnos la presencia de un nuevo género, próximo a *Anchilophus*, y en la línea de *A. desma-resti* en cuanto a la lofondontia de sus piezas dentarias, si bien el primitivismo de sus premolares junto a un avanzado grado evolutivo de sus molares, su talla y su complicación dentaria lo alejan de cualquier Paleotérido conocido hasta el momento.

El estudio del material posteraneal se ha hecho objetivamente, con las observaciones realizadas sobre el material asignado a este género y especie. Las discusiones comparativas con otros géneros o especies no son posibles la mayoría de las veces debido a la carencia de material, sobre todo de especímenes de talla parecida a la de nuestros ejemplares.

No obstante, resumiremos aquí algunas características óseas que no han parecido más relevantes y aquellas comparaciones que nos han sido posibles:

a) Escápula: Lámina escapular muy ensanchada en su posición distal y espina escapular pobremente desarrollada.

b) Húmero: Gran desarrollo de la epífisis proximal. Cóndilos distales de tamaño casi igual, pequeños y redondeados. Fosa del olécranon amplia y profunda.

c) Ulna-radio: Curvatura de la pieza bastante acentuada. Olécranon muy desarrollado con extremo superior macizo y globuloso. Escotadura troclear bastante cerrada y muy redondeada.

d) Semilunar: Muy pequeño. Parámetros antero-posterior y altura aproximadamente iguales. Faceta de articulación con el unciforme grande y subovalada, bastante cóncava y se extiende hacia la cara lateral; está separada de la de articulación con el piramidal por una arista cortante y forman entre sí un ángulo convexo de unos 270°. La superficie de articulación con el magno es oval y bastante cóncava. Esto últi-

mo sería indicativo de una buena articulación entre estos dos huesos.

e) Mc III y Mc II: Muy esbeltos (longitud muy grande frente a DT o DAP). Superficie de articulación de la cara superior de la epífisis proximal muy curvada. Epífisis distal con cóndilos muy redondeados y cresta de separación de ambos muy afilada.

f) Fémur: Muy esbelto. Cabeza y primer trocánter muy desarrollados, a idéntica altura y ampliamente separados uno de otro. Segundo y tercer trocánter formados por láminas muy afiladas. Epífisis distal con cóndilos muy voluminosos y, en vista posterior, ampliamente separados. Troclea formada por dos labios muy estrechos y altos con muy poca superficie de separación entre ambos.

g) Tibia: Facetas de articulación con el fémur muy grandes en relación al tamaño de la tibia. Cúspide intercondiloidea alta; fosa intercondiloidea ancha. Extremidad distal pequeña.

h) Astrágalo: Muy pequeño. Labios de la polea muy curvados y bastante separados con inclinación relativamente suave. Faceta súper-externa de la cara inferior muy cóncava, más que en *Anchilophus dumasi* y en *Plagiolophus annectens*. Cuantificada la longitud y anchura de esta faceta y calculado el índice correspondiente, L/A x 100, obtenemos los siguientes resultados:

$$\textit{Anchilophus dumasi} \quad \frac{8,4 \times 100}{9,4} = 89,3;$$

$$\textit{Plagiolophus annectens} \quad \frac{9,6 \times 100}{7,8} = 121,5;$$

$$\textit{Paranchilophus remyi} \quad \frac{7,8 \times 100}{7,5} = 104$$

i) III cuneiforme: Marcado desarrollo de la zona posterior del ejemplar como consecuencia de un diámetro antero-posterior muy grande, bien distinto de cualquier otro paleotérido conocido. Ello comportaría un ajuste muy completo entre el III cuneiforme y el escafoides posterior.

De acuerdo con las características morfológicas observadas en el estudio del esqueleto

post-craneal de *Paranchilophus remyi*, se ha llegado a la conclusión de que se trata de un animal pequeño, esbelto, grácil y de gran facilidad de movimiento. Ello viene demostrado por la forma de la escotadura troclear; la articulación del semilunar con la apófisis superior del magno; la esbeltez del metacarpiano III y la estructura de la superficie articular superior; y, en especial, la morfología general del astrágalo. Otro dato a favor de este supuesto es la relación fémur/tibia, inferior a la unidad.

Subfamilia PALAEOTHERIINAE Remy,  
1976.

Tribu PALAEOTHERIINI Remy, 1976.

Género FRANZENIUM n. gen.

*Especie tipo.*- *Franzenium tetradactylum* (género monoespecífico).

*Derivatio nominis.*- Dedicado al Dr. Jens Franzen, Paleontólogo del Museo Seckenberg (Frankfurt am Main).

*Diagnosis del género.*- Paleotérido de talla media con cráneo alargado y posición anterior de la órbita a nivel del mesostilo de M2/. Mandíbula de sínfisis corta. El borde anterior de la rama montante es casi perpendicular al borde alveolar. Rama montante corta y ancha. Rama horizontal alargada distalmente. Incisivos grandes y caninos pequeños. Corto diastema entre I3/ y C. Fórmula dentaria 3.1.4.3. Gran diastema C-P1/1. 3.1.4.3.

Premolares superiores muy primitivos: P1/ y P2/ con una sola punta externa, cara labial lisa y suavemente convexa. P3/-P4/ con dos puntas externas, muy poco separadas. Lóbulo posterior de la pared externa muy poco formado. Parastilo bien desarrollado y cíngulo exterior estrecho y cortante en todos los premolares.

Molares superiores con para y metacono. Lóbulos cóncavos mesio-distalmente y mesostilo potente y cortante. Hipsodontia creciente de P2/ a M3/ variando de 98 a 115.

Premolares inferiores primitivos: P/2 con protocónido bien desarrollado y sólo un inicio de segundo lóbulo. P/3 y P/4 con todos los có-

nidos y estílicos presentes pero el segundo lóbulo bastante menos desarrollado que el primero. Cíngulo externo estrecho y cortante en todas las piezas. Molares inferiores con el surco de separación de los lóbulos recto y vertical. Estos son muy esbeltos y la cúspide más saliente es el metacónido como punta central única. El metastílido se une a ésta en posición muy inferior. Serie con hipsodontia apical creciente (de 101 a 113).

$$\text{IPM } \frac{P2/-P4/}{M1/-} = \frac{43,4 \times 100}{60,1} = 72,21$$

$$\text{IPM } \frac{P/2-P/4}{M/1-M/} = \frac{38,5 \times 100}{60} = 64,16$$

$$\text{L. } P2/-M3/ = 101,5; \text{ L. } P2/-M3/ = 99,9$$

$$\text{Diastema: } C-P1/ = 13,2;$$

$$C-P2/ = 18,4$$

$$\text{Diastema: } C-P/1 = \text{ca } 16,2$$

$$C-P/2 = 22,5$$

Magno: De gran longitud, con una zona posterior dirigida cráneo-caudalmente (sin inclinación inferior). superficies de articulación para el Mc III y el escafoides anterior casi planas.

Metacarpianos: Presencia de un metacarpiano V bien desarrollado. Superficie articular de la cara superior de todos los metacarpianos casi plana. Diámetro transversal y antero-posterior relativamente grande.

#### *Franzenium tetradactylum* n. sp.

Figs. 6 y 7

*Derivatio nominis.*- Existencia de cuatro dedos en las extremidades anteriores.

*Holotipo.*- NM-43046 (75). Porción derecha de cráneo en vista lateral con la serie superior P1/-M3/ derecha en vista externa, diastema, C, pequeño diastema y I3/-I2. Hemimandíbula derecha con la serie P2/-M3/ en vista externa, diastema, C, y I3/-I2. Hemimandíbula izquierda con la serie P2/-M3/ en vista externa y oclusal, y alveolos de P/1. Todos pertenecientes al mismo individuo.

*Paratipos.*- metacarpianos II-III-IV y V, NM-43035 (75a,b,c,d) y magno, NM-43035 (75e).

*Localidad típica.*- Antiguo yacimiento de Llamaquique (Oviedo, Asturias, España).

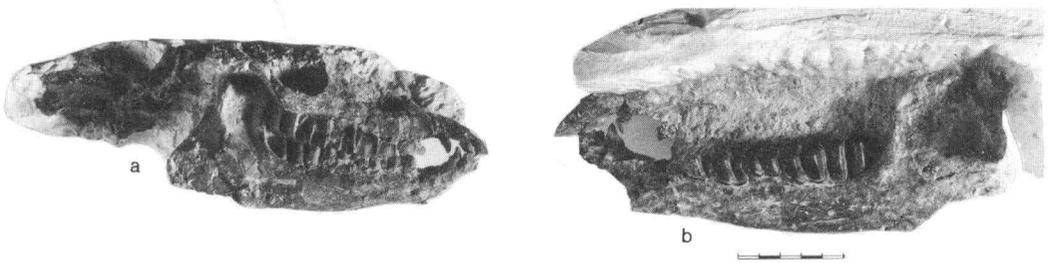


Fig. 6.- *Franzenium tetradactylum* n. gen. n. sp. NM-43046 (75). Porción de cráneo con la serie P1/-M3/ derecha, diastema, C, pequeño diastema y I3/-I2/. Mandíbula derecha e izquierda, diastema, C, alveolos de P/1 y I/3-I/2 derechos: a) Norma lateral de la hemimandíbula derecha. b) Norma lateral de la hemimandíbula izquierda.

*Estrato típico.*- Nivel de yeso alabastro compacto.

*Nivel estratigráfico.*- Eoceno superior.

*Diagnosis:* La misma que la del género.

*Discusión.*-Debido a que los restos más completos que poseemos son las denticiones, superior e inferior, la discusión, en su mayor parte, deberá hacerse atendiendo a éstas. Tanto las medidas como los caracteres morfológicos apuntan hacia un *Palaeotherium* de talla media y hacia *Plagiolophus*. De ahí que presentaremos las diferencias y semejanzas que el espécimen estudiado presenta con ambos géneros.

La dentición superior se diferencia de *Palaeotherium* por:

a) El índice de hipsodontia, en las especies de talla media, alcanza únicamente un valor de 76, mientras que en *Franzenium tetradactylum* oscila entre 98 y 115.

b) P2/ tiene dos puntas, correspondientes a los conos externos, bien destacadas, y la muralla está dividida en dos zonas convexas por medio de un hundimiento central. En *F. tetradactylum* existe una única cúspide central y toda la muralla es convexa.

c) P3/ y P4/ con dos conos externos suavemente cóncavos separados por un mesostilo bien desarrollado, mientras que en el ejemplar de Llamaquique sólo en P4/ hay un incipiente mesostilo.

d) Los mesostilos de la serie molar están más desarrollados en *F. tetradactylum* que en cualquier especie de *Palaeotherium* de talla media y son más salientes y cortantes.

e) Los lóbulos de *Palaeotherium* son menos cóncavos mesio-distalmente.

f) Longitud del diastema mucho mayor que en *Palaeotherium* ( $C-P2/ = 18,4$ ).

g) Forma del canino de *Palaeotherium* casi cónica y el tamaño es mucho más grande, mientras que en *F. tetradactylum* tiene un diámetro transversal muy reducido y es de pequeño tamaño.

h) Corto diastema entre I3/ y C en *Franzenium tetradactylum*.

Sin embargo, la dentición superior de éste se asemeja a la de *Palaeotherium* en la dirección del eje del canino que se incurva distalmente; en su fórmula dentaria completa con la presencia de un pequeño P1/; en la pared externa lisa, sin costillas en los lóbulos y en la presencia de parastilo en todas las piezas postcaninas. El índice IPM es de  $43,4/60,1 = 72,2$ , cercano al de las especies de *Palaeotherium* de talla media (en *Palaeotherium crusafonti* es de 73,4).

En la dentición inferior observamos las siguientes diferencias:

a) Dentición muy hipsodonta pues mientras que en *Franzenium tetradactylum* varía de 101 a 113, en *Palaeotherium* de talla media sólo alcanza un valor de 92.

b) Dentición completa y con premolares bastante molarizados.

c) El surco de separación de los lóbulos tiene una parte basal que se interna lingualmente y una parte superior que se dirige verticalmente, mientras que en *F. tetradactylum* toma una única dirección desde su zona basal.

d) Diastema muy pequeño en *Palaeotherium*. En el ejemplar de Llamaquique C-P/2 = 22,5.

e) Canino de forma cónica en *Palaeotherium* y aplanado transversalmente en *F. tetradactylum*.

f) La punta formada por el metacónido más el metastílido muy poco más alta que el protocónido en *Palaeotherium*, mientras que en el ejemplar de Llamaquique el metacónido sobresale mucho por encima de todas las restantes cúspides y estilos.

Las semejanzas serían:

a) Dentición completa en ambos.

b) En todas las piezas molarizadas usadas existe una única punta central formada por el metacónido más el metastílido.

c) Eje de la corona del canino curvado distalmente en ambos.

d) El borde anterior de la rama montante de la mandíbula dibuja un arco muy semejante en ambos géneros aunque esta rama es más ancha en *Palaeotherium* que en el ejemplar de Llamaquique.

La dentición superior se diferencia de la de *Plagiolophus* en:

a) El índice de hipsodontia alcanza en *Plagiolophus fraasi*, que es la especie más hipsodonta de todas, el valor máximo de 96; en *P. annectens* no sobrepasa el valor de 61, mientras que en *Franzenium tetradactylum*, como ya hemos dicho, oscila entre 98 y 115.

b) Carencia de P1/ y P2/ muy reducido.

c) El mesostilo está presente en *Pl. fraasi* desde P2/, y *Pl. annectens* lo presenta ya bien desarrollado desde P4/, mientras que en P4/ de *F. tetradactylum* presenta únicamente un rudimento de mesostilo.

d) Los molares tienen un mesostilo proporcionalmente menos desarrollado y los lóbulos de la muralla son mucho menos cóncavos en *Plagiolophus*.

e) El diastema C-P2/ es mucho mayor en las especies de *Plagiolophus*.

Si atendemos a la dentición inferior vemos que *Plagiolophus* destaca también por su menor hipsodontia; mayor molarización de los premolares, con reducción de los más anteriores; punta

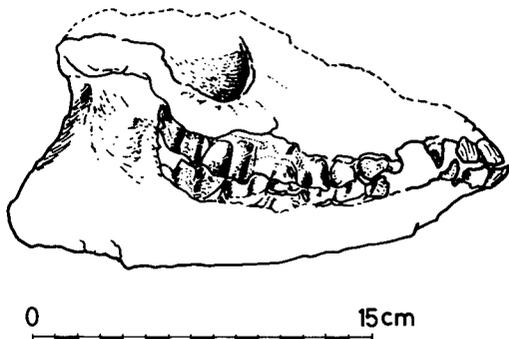


Fig. 7.- *Franzenium tetradactylum* n. gen. n. sp. NM-43046 (75). Porción derecha de cráneo en vista lateral con la serie P1/-M3/ derecha, en vista externa, diastema, C, pequeño diastema y I3/-I2/. Hemimandíbula derecha con la serie P2/-M3/ en vista externa, diastema, C y I3/-I2/.

central interna formada sólo por el metacónido, menos destacada con respecto al protocónido que en *Franzenium tetradactylum*. Gran diastema entre C y P2/. Sin embargo presenta semejanzas indudables como son:

a) Surco de separación de los lóbulos profundo y de recorrido recto y vertical en ambos géneros.

b) Caninos pequeños y de forma oval, con un eje transversal muy pequeño en ambos, aunque el eje de la pieza es mucho más vertical en *Plagiolophus*.

c) Angulo de la mandíbula muy parecido en ambos ejemplares, aunque la rama montante es más estrecha en *Plagiolophus*.

Después de examinar todos los apartados anteriores, llegamos a la conclusión de que la dentición del ejemplar de Llamaquique presenta caracteres de *Plagiolophus* y *Palaeotherium*, aunque quizá más cercano a este último género. En la fig. 8 vemos la situación de *Franzenium* atendiendo a las longitudes de diastemas en relación a la longitud P2/2-M3/3 (valores tomados de Franzen 1972b). En realidad nuestro ejemplar presenta una serie de caracteres progresivos: hipsodontia creciente de los molares tanto superiores como inferiores; gran diastema, grandes incisivos. Junto a éstos podemos observar un conjunto de

caracteres conservadores: preservación de un pequeño P1; P2/-P4/ muy poco molarizados, caracterizados por una muralla externa muy lisa, una única punta central en P2/; P3/ con dos puntas muy juntas y P4/ con dos puntas con muy poca separación; lo mismo sucede con P2/-P4/, el primero de ellos carente casi de segundo lóbulo, P3/ con lóbulo posterior muy poco desarrollado y P4/ con lóbulo posterior sólo medianamente desarrollado.

Con respecto a los restos postcraneales debemos hacer hincapié en la presencia del metacarpiano V. Este hecho, totalmente peculiar, únicamente lo hemos encontrado citado por Franzen (1968, pág. 20), reportado de Earle (1895, pág. 481) para el pequeño *Palaeotherium eocaenum* Gervais, 1875, del Luteciense supe-

rior. Cuvier (1840, T. I, Lám. 100, fig. 2 y 3; Lám. 104, fig. 23) señala la presencia de huesos "super-numerarios" en diversas extremidades de especies de *Palaeotherium* de talla media, los cuales corresponderían, a restos de la reducción de este metacarpiano quinto.

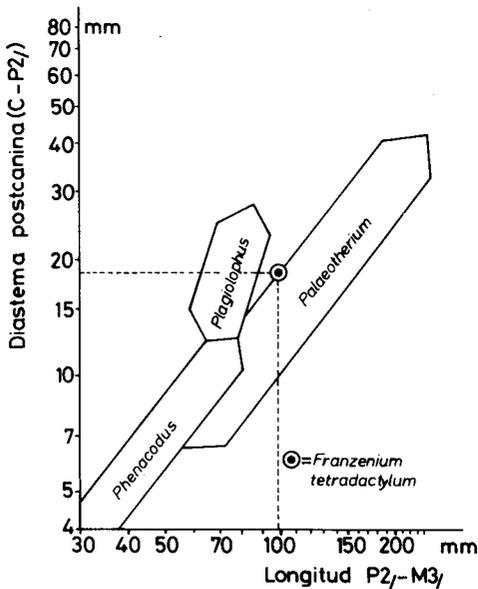
Otras características del esqueleto postcranial de *F. tetradactylum* son:

a) Gran longitud del magno junto con muy poca concavidad de las superficies de articulación para el Mc III y el escafoides anterior.

b) Superficie articular de la cara superior de la epífisis proximal casi plana en todos los metacarpianos.

c) Angulo muy grande entre las facetas de la cara lateral del Mc III, para la articulación con el Mc IV.

### DENTICIÓN SUPERIOR



### DENTICIÓN INFERIOR

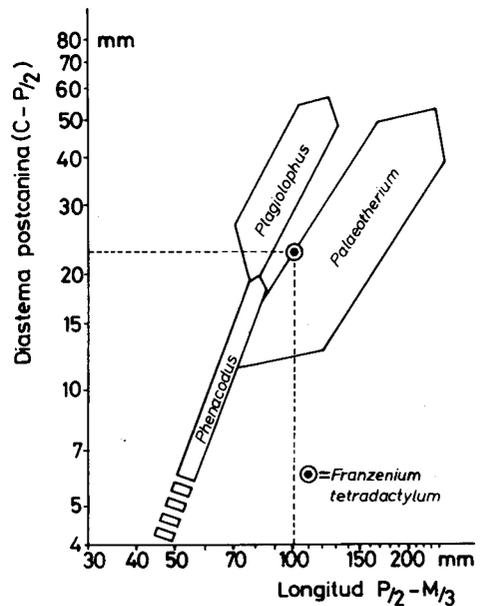


Fig. 8.- Situación de *Franzenium tetradactylum* n. gen. n. sp. atendiendo a la longitud de los diastemas postcaninos en relación con las longitudes P2/2-M3/3 de *Plagiolophus* y *Palaeotherium*. Sistema de coordenadas logarítmicas.

Estas características nos conducen a la presencia de un Paleotérido de talla bastante considerable, muy rechoncho y poco corredor, con gran cantidad de caracteres conservadores y con peculiaridades propias de un nuevo taxon con categoría de género, en principio monoespecífico, pero al que seguramente habrán de referirse algunos restos de nuevas localidades del centro de la Península que están en estudio y son objeto de una tesis doctoral.

Diversas consideraciones apuntan a que los restos de paleotéridos de Llamaquique corresponden a un animal relativamente joven:

- a) Presencia de M3/3 en erupción incompleta.
- b) Fosa masetérica relativamente poco profunda y no sobrepasa el nivel de la corona de los dientes postcaninos.
- c) La zona cartilaginosa de la escápula es gruesa y rugosa y la unión entre el borde superior de la escápula y la zona cartilaginosa es una línea de recorrido muy irregular.

## CONCLUSIONES

El estudio de gran parte del material de Paleotéridos del yacimiento de Llamaquique nos ha mostrado el conjunto de características tan especiales que presenta aquél. La primera lista de Paleotéridos formada por *Palaeotherium magnum* y *P. curtum*, ambas formas definidas por Cuvier, ha quedado sustituida y ampliada. En 1987, al estudiar al maxilar completo que presenta dentición de leche y definitiva y ver entre otras cosas, la primitividad de sus premolares, la talla de sus piezas, su gran hipsodontia, la característica posición de sus lofos transversales, etc., vimos ya la necesidad de asignarlo a un nuevo taxon con categoría de género, *Cantabrotherium*, y a una nueva especie, *C. truyolsi* (Casanovas et Santafé, 1987). En esta misma publicación, anunciábamos ya la presencia de un *Palaeotherium* de gran talla y decíamos que sería una nueva especie. Junto a éste hablábamos de un *Palaeotherium* de talla media y de un *Anchilophus* de talla grande para el que proponíamos el nombre de *Anchilophus remyi*.

El estudio detenido de la mayor parte de

este material ha hecho que debamos variar algunas de estas determinaciones "a priori", de modo que la lista actual de las formas de paleotéridos de Llamaquique queda como sigue:

*Paranchilophus remyi* n. gen. n. sp., paquino-lofino próximo a *Anchilophus*, pequeño, esbelto y grácil que sustituye al anunciado *Anchilophus remyi*.

*Palaeotherium llamaquiquense* n. sp. paleoterino de gran talla del que poseemos escasos restos, determinados por Royo y Gómez, como *Palaeotherium magnum* y que está todavía en estudio.

*Cantabrotherium truyolsi* Casanovas et Santafé, 1987.

*Franzenium tetradactylum* n. gen. n. sp., paleoterino de talla media que sustituye al que denominamos en su día, *Palaeotherium* de talla media y probablemente sus restos sean los que primitivamente fueron designados como *Palaeotherium curtum*.

## CONSIDERACIONES BIOGEOGRAFICAS Y PALEOECOLOGICAS

En nuestra publicación de 1987, hablábamos ya de la tendencia que hacia un cierto endemismo presentaban las faunas eocénicas de la Península Ibérica y hacíamos hincapié en que este fenómeno se manifestaba claramente en el yacimiento de Llamaquique cuya fauna de Paleotéridos, como hemos visto, está integrada enteramente por formas nuevas para la Ciencia. Estas formas, claramente arcaicas, según muestran gran parte de sus características morfológicas y además, la mayoría de ellas, acompañadas de gran hipsodontia, son sin duda reliquias interesantes de una fauna, que debió vivir durante todo el Eoceno en la Península Ibérica, y nos muestran además el aislamiento de la región en esta época, señalando las diferencias que existen no solamente entre los paleotéridos ibéricos y los del resto de Europa occidental sino también entre los de distintas regiones de España.

La fragmentación de Europa en regiones insulares, individualización en subprovincias geo-

gráficas y la presencia frecuente de hipsodontia en muchos grupos son fenómenos que ya fueron expuestos por Russell *et al.* (1982) en su estudio del Eoceno superior de Europa. La presencia de estas formas arcaicas en la región asturiana da pie para pensar en una insularidad parcial de la Península Ibérica en esta época. Para una hipotética reconstrucción paleogeográfica deberíamos tener en cuenta:

- a.- La presencia en Roc de Santa y Sossís (nivel de Fons 4), yacimientos de la parte oriental de la Península Ibérica, de *Palaeotherium magnum stehlini*, *Palaeotherium medium euzetense*, *Palaeotherium crassum*, *Palaeotherium curtum*, así como *Plagiolophus annectens*, *Anchilophus dumasi*, etc., todos presentes en Francia, acompañados de una forma nueva, *P. crusafonti*, propia de Roc de Santa.
- b.- La presencia en Sossís y Roc de Santa de *Lophiotherium cervulum* presente también en el yacimiento mallorquín de Lloseta (Hugueney *et Adrover*, 1982), así como el hallazgo de *Plagiolophus* en las localidades mallorquinas de Selva y Manacor.
- c.- Las características tan especiales de los Perisodáctilos de Llamaquique, uno de los cuales (*Cantabrotherium truyolsi*), por lo menos, hemos encontrado también en la meseta española (yacimiento de Huérmeces del Cerro, Guadalajara).

A partir de estos puntos, vemos la certeza de la existencia de estrechas relaciones geográficas entre la parte oriental de la Península Ibérica, Mallorca y el resto de Europa, en esta época, a la vez que existía también una estrecha relación entre el Centro y el Norte de España (yacimientos de Huérmeces del Cerro y Llamaquique). Sin embargo, la fauna de la zona oriental es bien distinta de la del Centro y del Norte de la Península, lo que nos hace pensar en un posible aislamiento entre ambas regiones. Este aislamiento parece confirmarse por la transgresión marina que tuvo lugar en el Eoceno (Rosell, com. oral). Durante ésta, el mar Cantábrico habría invadido la zona Norte de la actual Península Ibérica, de

W a E, logrando su máximo apogeo en el Cui-siense. La regresión que se efectuó a continuación fue lenta, de modo que en la zona Cantábrica todavía hallamos restos de esta transgresión en el Oligoceno.

Como ya dijimos en la publicación anterior (Casanovas *et Santafé*, 1987), otro punto a tener en cuenta sería, pues, el origen de los Perisodáctilos de Llamaquique y su relación con los otros Paleotéridos. Ultimamente hemos podido ver material de yacimientos del centro de la Península, inéditos todavía y cuyo estudio formará parte de una Tesis doctoral. Posiblemente, este material sea asignable a algunos de los Paleotéridos del yacimiento que nos ocupa, por lo menos a nivel de género. Esto llevará consigo el poder estrechar más aún la relación entre el Norte y el Centro de la Península y, puesto que estos yacimientos de la meseta parecen ser estratigráficamente más antiguos (M. A. Cuesta comunicación oral) que Llamaquique, quizá podamos encontrar en éstos, explicación al origen de los Paleotéridos asturianos. Lo que parece evidente es que éstos no podrían proceder de Francia pues la barrera marítima de la época sería infranqueable.

Más difícil será aún dilucidar el origen de los Paleotéridos ibéricos en general. Cada vez parece más probable que éstos no hayan penetrado en España a través de Francia. En una publicación anterior (Casanovas *et Santafé*, 1982, pág. 18) indicábamos ya los motivos por los que creíamos que esta migración podía haberse realizado en sentido inverso. ¿Nos atreveremos a insinuar aquí la posibilidad de un origen africano para estos perisodáctilos? El papel de Africa en la colonización faunística de Europa ya ha sido puesto sobre el tapete en diversas ocasiones, aunque tomando como base otros grupos de Mamíferos (Hartenberger *et al.*, 1985; Hartenberger, 1987). M. S. Fischer (1986, pág. 115) parece haber encontrado suficientes caracteres para lanzar la hipótesis de una relación de "grupos-hermanos" entre Hyracoidea y mesaxonia de forma que propugna "restablecer el espíritu de la antigua definición de Owen, incluyendo el género *Hyrax* en los Perisodáctilos". De esta manera, éstos comprende-

rían Hyracoidea y Mesaxonia. Siguiendo a este autor, podríamos tomar un origen africano para ambos, una llegada a España de los perisodáctilos primitivos, no sabemos aún por qué medios, y una diversificación posterior, o la entrada en diferentes oleadas.

En ambos casos, los Paleotéridos que poblaron la zona oriental habrían logrado abrirse camino a través de las islas Baleares, situadas mucho más al sur en el Eoceno (Rosell, com. oral) y a través de ellas pasar al continente. La confirmación de esta hipótesis requeriría la prospección de los terrenos eocenos baleáricos, con el subsiguiente hallazgo de nuevos yacimientos y el estudio comparativo de los restos hallados con la fauna ya determinada del resto de Europa. Posteriormente, los Paleotéridos que ocuparon la zona oriental de la Península Ibérica habrían pasado casi todos a Francia, mientras que los de la zona

central habrían evolucionado de manera distinta y llegado hasta la zona Norte dando lugar a las formas endémicas que hemos estudiado en este trabajo y que no parecen guardar ninguna relación con el resto de Paleotéridos europeos.

En cuanto a la edad relativa del yacimiento de Llamaquique, y teniendo en cuenta que los restos estudiados son totalmente nuevos, únicamente podemos apoyarnos en la asignación de los restos encontrados en Huérmeces del Cerro (Cuenca del Tajo) a *Cantabrotherium truyolsi*. Dado que el último de los yacimientos parece poder atribuirse al Ludense (Eoceno superior) a partir de micromamíferos (Arribas *et al.*, 1983) hace que, en principio, los terrenos terciarios continentales de Llamaquique puedan asignarse a la misma época. Se trata únicamente de una hipótesis que necesitará confirmación en posteriores estudios.

## BIBLIOGRAFIA

- Almela y Rios, J. M<sup>º</sup>. (1962).- Investigación del Hullero bajo los terrenos mesozoicos de la Costa Cantábrica (zona de Oviedo-Gijón-Villaviciosa-Infiesto). *Emp. Nac. Adaro*. 1-171.
- Arribas, M<sup>º</sup>. E., Díaz, M., López, N. y Portero, J. M. (1983).- El abanico aluvial paleógeno de Beleña de Sorbe (Cuenca del Tajo): facies, relaciones especiales y evolución. *X Congr. Nac. Sediment.* Mahón (Menorca, España).
- Barrois, Ch. (1878).- Mémoire sur le terrain Crétacé d'Oviedo (Espagne). *Ann. Sc. géol.*, **10**, 1-40.
- Casanovas-Cladellas, M<sup>º</sup>. L. y Santafé-Llopis, J. Vte. (1982).- Los Palaeotheriinae (*Perissodactyla*, *Mammalia*) de talla media del yacimiento Ludense de Sossís (Tremp, Lérida). *Paleont. i Evol.*; **17** 15-50.
- (1987).- *Cantabrotherium truyolsi* nov. gen. nva. sp. (Palaeotheriidae, Perissodactyla), un exemple d'endémisme dans le paléogène ibérique. In: Schmidt-Kittler (Ed.) *Inter. Symp. Mamm. Biostr. and Paleoecol. of the European Paleogene, February 18th-21st. Münchner Geowiss. Abh. (A)* **10**, 243-252.
- Cuvier, G. (1840).- Recherches sur les ossemens fossiles. I. atlas, 4 édition H. Cousin (Ed.), 1-94 p1. 1-161.
- Fischer, M. S. (1986).- Die Stellung der Schliefer (Hyracoidea) im phylogenetischen System der Eutherie. *Cour Forsch.-Inst. Senckenberg*, **84**, 1-132.
- Franzen, J. L. (1968).- Revision der Gattung *Palaeotherium* Cuvier, 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia). *Inauguraldiss. naturwiss. Fak. Albert-Ludwigs-Univ.*, 2 Bd., 1-181.
- (1972a).- *Pseudopalaeotherium longirostratum* n. g. n. sp. Perissodactyla, Mammalia) aus den unterstampischen Kalkmergel von Ronzon (Frankreich). *Senckenbergiana lethaea*, **53**, 315-331.
- (1972b).- Die taxonomische, phylogenetische, konstruktive und funktionelle Bedeutung der relativen Länge des postcaninen Diastems beim Den Equoidea. *Senckenbergiana lethaea*, **53**, 333-352.
- Gómez de Llarena, J. (1928).- Esquema de la Cuenca Terciaria de Oviedo (continuación). *R. Industrial-Minera Asturiana*, **320**, 257-264.
- Hartenberger, J. L. (1987).- Modalités des extinctions et apparitions chez les Mammifères du Paléogène d'Europe. *Mém. Soc. Géol. Fr. N.S.*, **150**, 133-143.
- Hartenberger, J. L., Martínez, C. et Ben Said, A. (1985).- Découverte de Mammifères d'âge Eocène inférieur en Tunisie centrale. *C.R. Acad. Sc.* **311**, sér. II, 649-652.
- Hugueney, M. et Adrover, R. (1982).- La peuplement des Baleares (Espagne) au Paléogène. *Geobios. Mém. spéc.* **6**, 439-449.
- Juvert, M. y Truyols, J. (1969).- Sobre la naturaleza del contacto Cretáceo-Terciario en la zona urbana de Oviedo. *Brev. Geol. Ast.* **13**, 17-24.
- Karrenberg, J. (1934).- Die postvariscische Entwicklung des Kantabro-asturischen Gabirges (Nordwestspanien). *Beitr. z. Geol. West. Medit.* Trad. en Public. *Extr. Geol. España*, **3**, 104-224.
- Llopis Lladó, N. (1950).- Mapa geológico de los alrededores de Oviedo, esc. 1:25.000. *Serv. Geol. Inst. Est. Asturianos*.

- Regueral, J. G. y Gómez de LLarena, J. (1926).- Hallazgo de restos fósiles de un Mamífero terciario en Oviedo. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.* **XXVI**, 399-406.
- Remy, J. A. (1972).- Etude du crâne de *Pachynolophus lavocati* nv. sp. (Perissodactyla, Palaeotheriidae) des Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, **5**, 45-78.
- (1976).- *Etude comparative des structures dentaires chez les Palaeotheriidae et divers autres Perissodactyles fossiles* (Thèse), 1-207.
- Royo y Gómez, J. (1927a).- *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.* sesión 2 de febrero, 66.
- (1927b).- Découvertes de restes de *Palaeotherium magnum* dans la Péninsule Ibérique. *C.R. Soc. Géol de Fr.*, IV, S.T. 27, **3**, 25-27.
- (1928).- *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.* sesión de 3 de octubre, vol. 28, 418.
- Russel, D. E., Hartenberger, J. L., Pomerol, Ch., Sen, S., Schmidt-Kittler, N. et Vianey-Liaud, M. (1982).- Mammals and Stratigraphy: the Paleogene of Europe. *Palaeovertebrata. Mém. extraordinaria*, 1-77.
- Savage, D. E., Russell, D. E. y Louis, P. (1965).- European Eocene Equidae (Perissodactyla). *Univ. of Calif. Public. in Geol. Sc.* **56**, 1-94.
- Schulz, G. (1858).- Descripción geológica de la provincia de Oviedo. *Imp. José González Madrid*. 1-138.