

Avance descriptivo de un nuevo Paleotérido (Mammalia, Perissodactyla) del yacimiento eoceno de Sant Jaume de Frontanyà 3 (Fm. Bellmunt, Prepirineo Catalán)

Lluís CHECA SOLER*

ABSTRACT

CHECA SOLER, L. First description of new paleotherid (mammalia, Perissodactyla) from the Eocene of Sant Jaume de Frontanyà 3 (Fm. Bellmunt, Catalanian Prepyrenees).

Sant Jaume de Frontanyà 3, from Bellmunt Formation (Catalonian Prepyrenees), dates of middle bartonian. In this bed, a very interesting paleotherid specimen (Perissodactyla, Mammalia) is find. The knowledge of the fauna, and in particular paleohipids, of these reference level in Europe are very limited. Biostratigraphy, and peculiarity morphologic characters of skull and dentition enable to describe a new genus (*Metaplagiolophus atoae* nov. gen. nov. sp.).

Key words: Paleotheriidae, Perissodactyla, Mammalia, Systematics, Bartonian, Middle Eocene, Sant Jaume de Frontanyà, Catalanian Prepyrenees, Spain.

RESUMEN

En el yacimiento de Sant Jaume de Frontanyà 3, localizado en la Formación Bellmunt (Prepirineo catalán), y datado como bartoniense medio (MP 15-La Livinière 2-), se ha hallado un interesantísimo ejemplar de paleotérido (Perissodactyla, Mammalia). El conocimiento de la fauna, y en particular el de los paleohípidos, de dicha biozona en Europa es muy escaso. El material descrito (un cráneo y las dos hemimandíbulas) es asignado a un nuevo taxón (*Metaplagiolophus atoae* nov. gen. nov. sp.) dada su posición bioestratigráfica y sus peculiares características dentarias, craneales y mandibulares.

Palabras clave: Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia, Sistemática, Bartoniense, Eoceno medio, Sant Jaume de Frontanyà, Prepirineo catalán, España.

INTRODUCCIÓN

El propósito de esta breve nota es dar una primera visión del material de perisodáctilos hallado en el yacimiento de Sant Jaume de Frontanyà 3. En un principio, no nos cabe duda de que nos encontramos ante una forma nueva de paleotérido, es por ello que creemos especialmente interesante este trabajo.

* Institut de Paleontologia M. Crusafont. C/ Escola Industrial, 23. 08201 Sabadell.

La datación del yacimiento ha sido establecida en base a la fauna de micromamíferos, artiodáctilos y primates. Los niveles más bajos de la serie en los que se encuentra nuestro yacimiento, han sido situados justo por encima de las primeras faunas bartonienses (Moyà-Solà *et al.* 1991). Se han hallado tres primates, *Anchonomys*, *Leptadapis* y un representante del grupo *Pivetonnia-Pseudoloris*; cinco artiodáctilos entre los que cabe citar una forma primitiva de *Rabioacina*, *Leptotheridium*, un cebocoérido, un nuevo dicobúnido muy primitivo y un nuevo haplobunodontino. También se han hallado dos roedores, un theridomydo primitivo y cf. Chapattimidae, similar al de Sanzoles y Santa Clara. Por todo ello, nuestro yacimiento queda situado en el Bartoniense medio. Cabe destacar que esta serie sedimentaria, situada en la cuenca de Ripoll, cubre probablemente el lapso de tiempo existente entre las clásicas localidades de Lissieu y 'Robiac (Casanovas-Cladellas y Moyà-Solà, 1991). Así, se ocupa un vacío existente en la bioestratigrafía de la península y de Europa. Recordemos el escaso conocimiento que de esta biozona (MP 15) se posee, tanto en lo que se refiere a la fauna de perisodáctilos como a la del resto de mamíferos (ver Tablas 2 –pp. 18-19– y 5 –p. 27–, en Schmidt-Kittler ed.).

En otro orden de cosas, hay que señalar que la clasificación seguida en este trabajo es la propuesta por Remy (1976). La diferencia fundamental con otras clasificaciones del mismo grupo (Savage *et al.*, 1965, Franzen, 1968 y 1989...), radica en que la primera considera a todos los equoidea europeos como paleotéridos, mientras que otros autores los restringen a los géneros afines a *Palaeotherium* (incluyendo en estos a *Plagiolophus*), y separándolos de los équidos verdaderos.

Con el fin de realizar alguna de las comparaciones con otros grupos, se han utilizado datos procedentes de la bibliografía. Dado que la mayoría de autores utilizan índices biométricos para expresar una relación determinada, y así extraer el factor tamaño en sus comparaciones, aquí nos hemos visto obligados a servirnos de ellos a pesar de no ser partidarios de su utilización en sistemática, salvo que exista una relación alométrica directa entre las dos variables a considerar (ver Checa, 1991 para una crítica más extensa). Con ello, una misma relación es dada en el texto en forma de porcentaje, y como índice biométrico en las tablas.

Todo el material está depositado en el Institut de Paleontologia Dr. Miquel Crusafont de Sabadell.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden PERISSODACTYLA Owen, 1848
 Superfamilia EQUOIDEA Hay, 1902
 Familia PALAEOTHERIIDAE Bonaparte, 1850
 Subfamilia PALAEOTHERIINAE Remy, 1976
 Tribu PLAGIOLOPHINI Remy, 1976
 Género *Metaplagiolophus* nov. gen.

Especie tipo

Metaplagiolophus atoae nov. sp. (género mono específico).

Derivatio nominis

Metaplagiolophus, por presentar afinidades con el género *Plagiolophus*.

Diagnosis del género

Pequeño Plagiolophini. Molares de gran superficie contrastando con el tamaño del cráneo. Dentición heterodonta; con premolares no molarizados y molares aumentando gradualmente en tamaño y desgaste; relativa braquiodontia; ligera lofodontia, con los lofos linguales transversos, sin llegar a los niveles observados en *Plagiolophus* y *Leptolophus*, y sin cemento coronario. Región nasal estrecha y con una constricción hasta la órbita. Canal infraorbitario muy corto, con el orificio anterior del canal, o foramen infraorbitario, situado bastante posteriormente, a nivel del M1/. Arcos zigomáticos gráciles e insertados muy posteriormente, con la curvatura típica del grupo. Mandíbula de rama horizontal baja y en ángulo casi recto con la rama montante; prolongándose en una apófisis angular muy atrasada; y apófisis coronoides que no supera la posición de la apófisis articular. Para mayor detalle ver apartado de descripción.

Metaplagiolophus atoae nov. sp.

Láms. 1 y 2; Figs. 1, 2 y 3

Derivatio nominis

De María Isabel Sánchez Ato, mi esposa.

Holotipo

IPS 9090 (SJF-1). Cráneo casi completo, con las series M1/-M3/ derecha e izquierda.

Paratipos

IPS 9091 (SJF-2). Hemimandíbula derecha, con la sinfisis articular y la serie M/1-M/3.

IPS 9092 (SFJ-3). Hemimandíbula izquierda con la serie M/1-M/3.

Localidad tipo

Sant Jaume de Frontanyà 3 (Barcelona, Formación Bellmunt, Prepirineo catalán).

Estrato tipo

Margas grises de facies palustre.

Nivel bioestratigráfico

Bartoniense medio, biozona MP 15, La Livinière 2.

Diagnosis

La misma del género.

Material

Se trata de un cráneo, ligeramente deformado lateralmente, y las dos hemimandíbulas, parcialmente completas, de un mismo individuo de edad senil. La edad del individuo,

puede deducirse de la casi completa sinostosis de las suturas craneales, lo que provoca que la delimitación entre los distintos elementos craneales sólo pueda establecerse de forma aproximada. Por otra parte, la falta de la parte anterior del hocico es un factor negativo para la observación de uno de los caracteres más significativos para la asignación a un determinado grupo. Asimismo, el alto grado de desgaste dentario (carácter que corrobora la edad senil del individuo, ya establecida), junto a la no conservación de los premolares, tanto en los maxilares como en las mandíbulas, se añade a la lista de dificultades con las que nos encontramos en el momento de dar una asignación precisa.

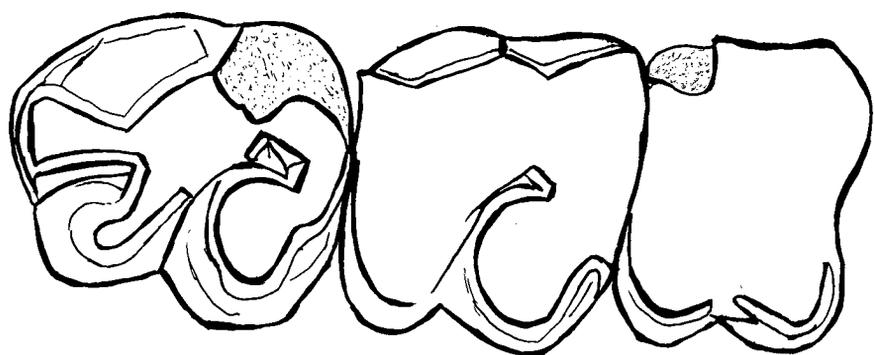
Dentición

El ejemplar de Sant Jaume de Frontanyà 3, se caracteriza por la presencia de una dentición heterodonta. En primer lugar, destacamos la reducción extrema de los premolares. Si bien es cierto que estas piezas se han perdido (ya sea en el proceso de fosilización, ya en la extracción del material), tanto en los maxilares como en las mandíbulas, podemos observar sus alveolos (aunque sea en unas condiciones fragmentarias, lo cual nos impide decir con precisión el número y forma de sus raíces). Muy probablemente posea cuatro premolares, puesto que en la hemimandíbula derecha observamos un pequeño alveolo para el P/1 y, por ende, lo suponemos en el maxilar. La serie premolar representa un 36-37% (según sea la serie derecha o izquierda) de la longitud de la serie dentaria superior, mientras que en la mandíbula representa un 33%. Estos porcentajes se expresarán mediante un índice en las Tablas 1 y 2.

En segundo lugar, la heterodontia se hace patente en la forma de los molares, sobre todo los superiores (Figs. 1.1 y 1.2). Así, el primer molar superior tiene forma rectangular, más largo que ancho, siendo casi cuadrado el segundo y trapezoidal (ningún lado paralelo) el tercer molar (ver Tabla 3 para las medidas). En los molares inferiores (Fig. 1.3), al igual que en todos los perisodónticos, la heterodontia es menos marcada. Si bien es cierto que, como consecuencia de ser trilobulado, el M/3 es elipsoidal, y de mayor tamaño, las diferencias entre los dos primeros molares son mínimas. Con todo, y a pesar de su tamaño muy similar, el segundo de ellos es inequívocamente más rectangular que el primero, cuyo trigónido es apreciablemente más estrecho que el talónido. (Ver Tabla 4 para las medidas).

A nivel funcional, todo ello queda reflejado en la superficie masticatoria de cada molar y su importancia relativa en el proceso de la masticación (Tabla 5). En particular tiene importancia, quizás taxonómica, la relación de superficies entre el M1/ y la masticatoria total (en la Tabla 5, se toma la suma de las superficies de los tres molares como total, puesto que no se puede calcular la de los premolares; por ello, dicho valor no podrá compararse con los de otros grupos).

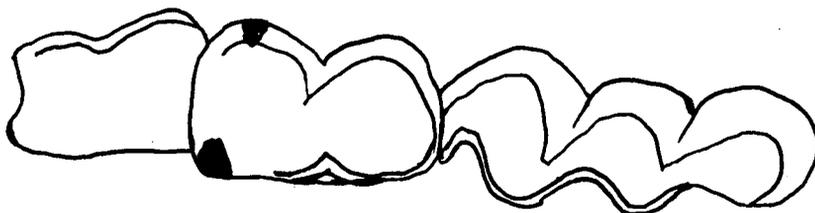
El tamaño de los molares (Tablas 3 y 4) aumenta mesiodistalmente; del mismo modo, el desgaste, que impide apreciar con exactitud el grado de hipsodontia de cada pieza, sigue el citado gradiente, quedando patente una vez más la heterodontia. Es muy posible que el citado gradiente también pueda aplicarse a la altura de los molares. Sin embargo, la forma con que las paredes interna y externa del M3/ se inclinan, como tendiendo a que sus respectivas prolongaciones se unan en un punto imaginario, permite deducir para dicho molar, dada su gran superficie oclusal, una relativa braquidontia. Todo ello es aplicable por un igual a la dentición superior como a la inferior.



1.1



1.2



1.3



Fig. 1. *Metaplagiolophus atoa* nov. gen. nov. sp., de Sant Jaume de Frontanyà 3. Dentición en norma oclusal.

- 1.1. Holotipo: IPS 9090. Serie molar superior derecha.
 1.2. Holotipo: IPS 9090. Serie molar superior izquierda.
 1.3. Paratipo: IPS 9091. Serie molar inferior derecha.

Fig. 1. *Metaplagiolophus atoa* nov. gen. nov. sp., of Sant Jaume de Frontanyà 3. Dentition in occlusal view.

- 1.1. Holotype: IPS 9090. Righth upper molars.
 1.2. Holotype: IPS 9090. Left upper molars.
 1.3. Paratype: IPS 9091. Righth lower molars.

En lo que se refiere a la morfología dentaria, tanto en la dentición superior como en la inferior se sigue el modelo propio de la mayoría de paleotéridos, con una lofodontia ligeramente marcada; dicha tendencia parece estar más acusada en las piezas más distales. Por otra parte, cabe señalar que a pesar de que en los équidos y en la mayoría de paleotéridos, la acentuación de la lofodontia acostumbra a ir acompañada de la aparición de cemento coronario, en nuestro ejemplar no se observa este avance.

En general, los molares superiores están compuestos por tres lofos formando una «pi» y rodeados parcialmente por un cíngulo basal. El cíngulo reduce su presencia a tres zonas: débil pero presente en la cara externa del ectolofa, donde se refuerza formando los tres estilos; de forma neta en la cara anterior del protocono; y también neto, pero tan sólo en el caso del M1/ (quedando patente una vez más la heterodontia), entre los dos conos internos. Tanto en el M2/ como en el M3/ no existe cíngulo entre estos dos conos.

Dado que la existencia de cíngulo entre los dos conos internos del M1/ puede considerarse como prueba de primitivismo, podemos suponer a modo de hipótesis, que dicho primitivismo deberá reflejarse en la posesión de premolares primitivos, con una sola cúspide interna. Ello quedaría avalado por la menor longitud de los premolares con relación a la serie molar (ver Tabla 1 y párrafo anterior) y la posesión de cuatro premolares.

El lofo externo o ectolofa, está compuesto por dos conos (para y metacono) y tres estilos (para, meso y metastilo) claramente marcados. Estas estructuras están normalmente más desarrolladas en las piezas más distales. Ambos conos tienen la pared externa aplanada y desplazada internamente (en mayor grado en el caso del metacono), con lo que, por la presencia de los tres estilos, el ectolofa toma la forma en «W» común a varios géneros de paleotéridos. Las diferencias en esta zona entre los tres molares de la serie, vienen dadas por las particularidades de los elementos que la componen en cada uno de ellos.

El parastilo es bastante potente y tiene tendencia a tomar una posición más externa que sus análogos más distales (sobre todo y en particular en el M3/). El mesostilo, cuya presencia no se aprecia en el M1/ debido a su gran desgaste y a su fragmentación parcial de la parte antero-externa, está bien marcado en su base (sobre todo en el M2/) y es pinzado débilmente en el M3/, única pieza donde el desgaste no impide su observación a este nivel. Cabe decir que, debido a que en el M2/ la base del mesostilo está mejor marcada que en la pieza distal, se puede intuir la existencia de diferencias en el mayor o menor grado de pinzamiento de dicho estilo en estas dos piezas.

El metastilo es muy débil en el M1/, simplemente marcado en el M2/ y desarrollado de forma particular en el M3/. Es decir, unido a una mayor potencia que en las piezas precedentes, el metastilo del M3/ tiene un desarrollo posterior hacia la cara interna, aumentando la superficie masticatoria. Este desarrollo, desemboca, o muere, en la base de la cara postero-externa del hipocono.

La heterodontia, ya varias veces mencionada, también se manifiesta en el desarrollo de los lofos transversales que configuran la parte interna de los molares. En primer lugar, la posición del hipocono, que en el M1/ está alineado con el protocono, pasa a ser claramente más externo que la del cono anterior en el M3/. Al mismo tiempo, el metalofa gana en anchura, producto de su mayor oblicuidad y de la mayor potencia del cono en las piezas más distales.

En el primer lofo, la presencia de protocónulo, aunque no puede ser negada dado el alto grado de desgaste, lo que dificulta su observación, es sin duda testimonial: posiblemente se halla reducido, poco individualizado y unido al protocono. Este último cono ocupa la mayor parte de la superficie antero-interna y, desarrolla, a partir de su extremo antero-externo, un lofo más oblicuo cuando más distal es la pieza.

En lo que a la dentición inferior se refiere, dada la escasa variabilidad que existe en la morfología oclusal entre los paleotéridos, y con el fin de no extendernos inútilmente, no señalaremos ninguna característica en particular, salvo recordar las citadas en párrafos anteriores y destacar su robustez (reflejada en la gran anchura de los molares inferiores) y la imposibilidad de observar la presencia o ausencia de metastilido.

A otro nivel de observación, el histológico, hallamos características que pueden ser diferenciales en el esquema paleotérido básico. En primer lugar, el esmalte de las cúspides labiales de los molares superiores, posee el mismo grosor tanto en su cara interna como en la externa. Por otro lado, las bandas de Schreger (anillos horizontales que envuelven el diente, originados debido a la diferente orientación que toman los prismas adamantinos como resultado de los desplazamientos relativos de los adamantoblastos en la adamantogénesis), tienen un desarrollo débil. Ello ha podido ser observado gracias a una pequeña rotura existente en el M/2, pero es aplicable por un igual a la dentición superior.

En resumen, heterodontia (con reducción de los premolares, aumento gradual del tamaño de los molares, unido a su distinta forma y a un gradiente de desgaste de M1 a M3), ligera lofodontia y relativa braquiodontia (además de los dos detalles de estructura más íntima apuntados en el párrafo anterior), caracterizan la dentición de nuestro ejemplar.

Cráneo

Una ligera deformación lateral, acompañada de la falta del hocico y la fragmentación parcial del lado derecho son los principales inconvenientes con que nos encontramos al intentar describir este cráneo de paleotérido (Figs. 2.1, 2.2 y 3.1; Láms. 1 y 2). Por ello, y dado de que se trata de un avance, nos limitaremos a describir aquellos caracteres que nos parecen más significativos.

1. Tamaño y proporciones. Una vez introducidos en materia, lo primero en que se repara es en su pequeño tamaño (longitud total desde el borde anterior de la órbita de 93,3 mm), que puede considerarse de los más bajos de su grupo. En contraste con ello, la serie dentaria de que está provisto es relativamente grande (aproximadamente representa el 62-63% de su longitud). Asimismo, los molares son muy anchos, por lo que nos encontramos ante un animal de pequeña talla, pero con una dentición yugal muy desarrollada y robusta.

2. Región del petroso. Como condición común a todos los perisodáctilos hallamos la presencia del foramen oval (que lleva algunas ramas del quinto par craneal) sin separar del conducto carotideo (a cuyo través corre la arteria carótida interna hacia adelante).

3. Abertura nasal. Si bien falta la parte anterior del hocico, muy probablemente la abertura nasal sea poco profunda, ya que (como indica la fragmentación de los nasales, producida a nivel del P2/) como mínimo, el borde posterior de dicha abertura

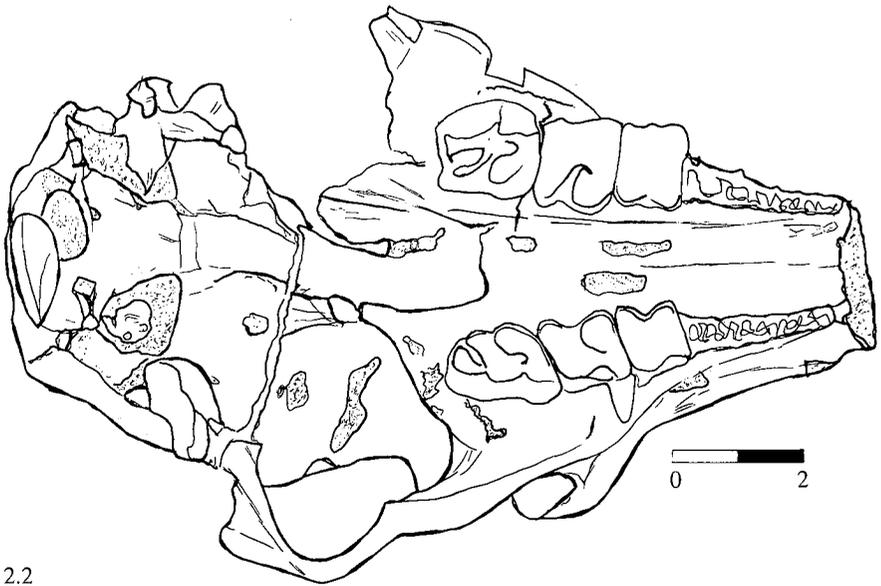
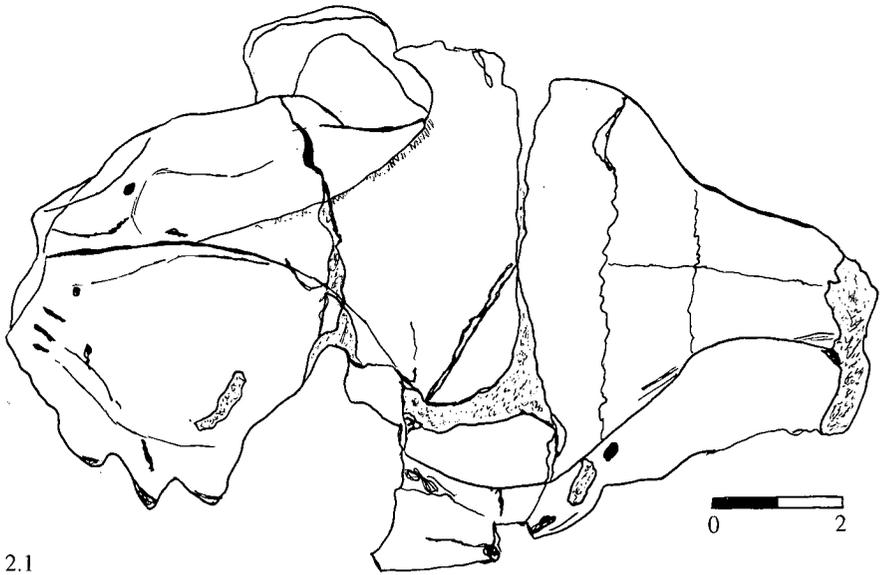


Fig. 2. *Metaplagiolophus atoe* nov. gen. nov. sp., de Sant Jaume de Frontanyà 3.
 2.1. Holotipo IPS 9090. Cráneo. Vista superior.
 2.2. Holotipo IPS 9090. Cráneo. Vista inferior.

Fig. 2. *Metaplagiolophus atoe* nov. gen. nov. sp., of Sant Jaume de Frontanyà 3.
 2.1. Holotype: IPS 9090. Skull. Dorsal view.
 2.2. Holotype: IPS 9090. Skull. Ventral view.

ra se cierra sin sobrepasar el nivel del P2/. En cambio, ignoramos el grado de participación del maxilar y premaxilar en la ya nombrada abertura nasal.

4. Región anterior. La región nasal que podemos observar es estrecha, con una constricción de la cara externa del maxilar hasta la proximidad de la órbita. El orificio anterior del canal suborbitario (que lleva nervios y vasos de la órbita al morro) se sitúa muy posteriormente, aproximadamente a nivel del M1/, lo que indica la relativa corta longitud de dicho canal.

5. Región media. En contraste con la región anterior, a nivel orbitario existe una gran anchura, lo que ayuda a apreciar mejor la constricción nasal de que hemos hablado.

6. Órbita y temporales. La órbita es grande (25,5 x 18 mm) y contigua a una fosa temporal pequeña.

7. El arco zigomático es grácil, fuertemente desplazado hacia atrás y con una curvatura característica, dejando lugar para un músculo temporal de gran potencia, si juzgamos por el espacio que ocuparía en su contracción. Ello estaría en correlación con la gran superficie masticatoria que posee.

8. Región articular. La cavidad glenoide está situada en la misma línea que el arco zigomático. Relacionado con la verticalidad de la rama montante de la mandíbula y la posición relativa del cóndilo articular (ver apartado correspondiente). Con ello se logra que el músculo temporal aplique su fuerza sobre las piezas más distales, y así permita la reducción de la zona premolar.

9. Región posterior. Los cóndilos occipitales son muy grandes, al igual que el foramen magnum. La posición de este último, aunque bastante inferior, tiende a ser posterior.

Mandíbulas

Ambas mandíbulas están parcialmente fragmentadas, pero a pesar de ello ha sido posible reconstruir la zona articular de una de ellas (la derecha, IPS 9091: Fig. 3.2), por lo que podremos apreciar algunos aspectos de la función masticatoria.

Se trata de unas piezas en las que, al igual que en el cráneo, observamos una desproporción entre el tamaño y gracilidad de la mandíbula y su dentición, compuesta por una serie de gran longitud y con unos molares muy robustos. Asimismo, la altura de la rama horizontal aumenta progresivamente en dirección distal, siendo muy baja a nivel del P/1 y francamente alta bajo el M/3 (Tabla 6). La sínfisis es esbelta, pero de gran longitud, pues, aproximadamente, coincide el extremo posterior con el inicio de la zona diastemática. En la cara externa se observan dos orificios nutricios, uno aproximadamente debajo del P/2 y el segundo en la parte más anterior de la región diastemática. Posteriormente, se encuentra la apófisis angular que, a pesar de estar incompleta, suponemos de contorno redondeado. Al encontrarse dicha apófisis en línea con el cuerpo mandibular y muy atrasada con respecto a la apófisis articular, se logra una gran horizontalidad y longitud de dicho cuerpo de la mandíbula, además de una gran superficie de inserción para los músculos maseteros y pterigoides. Todo ello contrasta con la verticalidad de la rama montante, lo cual puede expresarse con el ángulo formado entre las dos ramas mandibulares, cuyo valor es aproximadamente de 90°.

Como ya se ha comentado, las apófisis coronoides y articular están muy adelantadas con respecto a la apófisis angular, producto de la verticalidad y altura de la rama

montante. Esto es propio de las formas herbívoras, con gran potencia del músculo temporal. En cuanto a su posición relativa, no se observa gran diferencia de altura entre ambas; además, el proceso coronoides, a pesar de curvarse posteriormente, no sobrepasa la posición de la apófisis articular.

La potencia relativa entre los músculos temporales (dedicados a morder y cortar, con fuerza aplicada a la parte anterior de la mandíbula) en relación a la acción conjunta de maseteros y pterigoides (interno y externo), cuya fuerza se aplica a la parte posterior de la mandíbula en la acción de masticar, puede ser un elemento de comparación con otros representantes del mismo grupo según Remy (1992). Para ello, dicho autor propone tomar en consideración algunas relaciones alométricas. Entre ellas destaca la

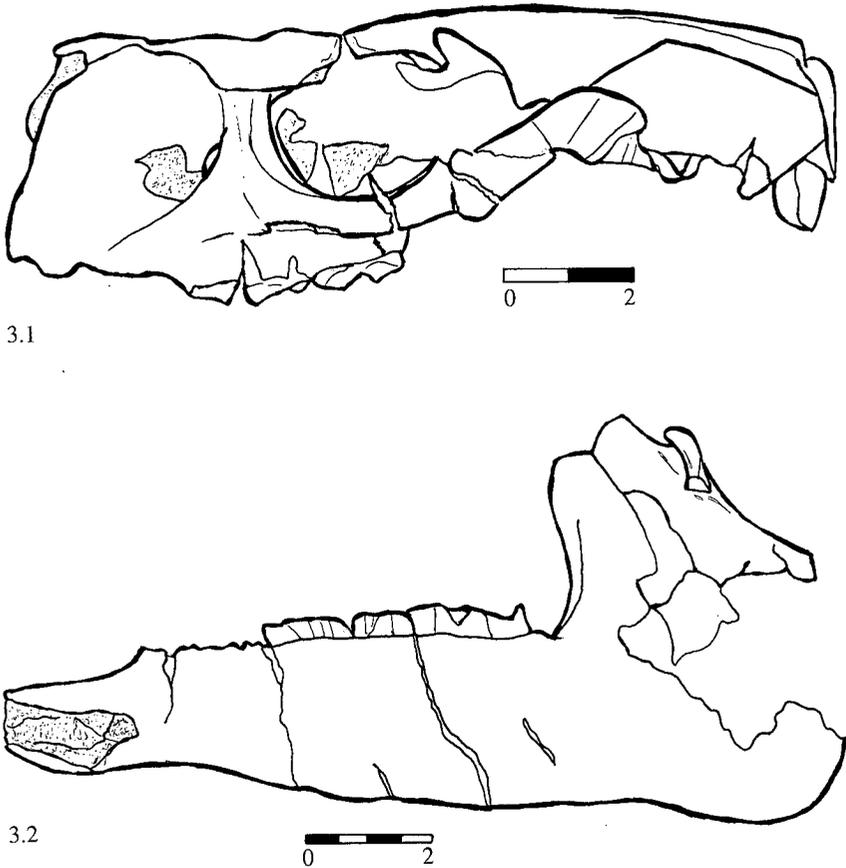


Fig. 3. *Metaplagiolophus atoae* nov. gen. nov. sp., de Sant Jaume de Frontanyà 3.
 3.1. Holotipo IPS 9090. Cráneo. Vista lateral izquierda.
 3.2. Paratipo IPS 9091. Mandíbula derecha. Vista lateral.

Fig. 3. *Metaplagiolophus atoae* nov. gen. nov. sp., of Sant Jaume de Frontanyà 3.
 3.1. Holotype: IPS 9090. Skull. Left lateral view.
 3.2. Paratype: IPS 9091. Right jaw. Lateral view.

relación MMM/MMT (siendo MMM igual a la distancia entre los cóndilos coronoides y mandibular –DCM–; y MMT entre este último y el articular –DCA–, ambos tomados perpendicularmente. El brazo de resistencia es evaluado por este autor mediante AMM1 en la mandíbula (o sea, la distancia entre la punta del metacónido del M/1 y el borde posterior del cóndilo mandibular); y PGM1 (distancia entre el borde anterior de la apófisis post-glenoide y el contacto P4-/M/1, a nivel de la superficie oclusal) en el cráneo. Estas relaciones, expresadas en forma de índice (dado que se posee un único dato) quedan reflejadas en la Tabla 6.

Discusión

Las tres características principales de la dentición de nuestro ejemplar (lofodontia, relativa braquiodontia y heterodontia) no tienen por sí solas, un gran valor taxonómico. Ello se debe a que se trata de una misma respuesta adaptativa a un determinado tipo de alimentación por parte de diferentes líneas filéticas. Por lo tanto, su origen común no tiene por que considerarse, ya que su similar morfología se puede alcanzar por convergencia.

Entre los paleohípidos eocenos de Europa se distinguen tres grupos. Dos de ellos (afines a *Palaeotherium* y afines a *Plagiolophus*) destacan por su lofodontia, mientras que el tercero (los pachynolofinos) es considerado el más bunodonto y primitivo.

Este último grupo está compuesto de varias líneas de las que destacamos los géneros *Anchilophus*, *Paranchilophus* y *Propalaeotherium* por ser los más lofodontos. Mientras que en el primero de los géneros citados la lofodontia va acompañada de la molarización de los premolares, en los dos siguientes estas piezas siguen sin molarizar. La braquiodontia del último de ellos es otra prueba de su primitivismo, también observado en la uniformidad de los molares superiores (con el M3/ poco trapezoidal). El fuerte cóngulo externo de sus molares inferiores está, probablemente, relacionado con el fuerte mesostilo de los yugales superiores. En cambio, en *Paranchilophus* a estas características se le une la hipsodontia; se trata de un grupo endógamo, producto de la evolución aislada en la bioprovincia occidental ibérica (Cuesta, 1991) y, aunque su tamaño es similar al de nuestro ejemplar, se diferencia de él por:

1. Su morfología dentaria. Con desarrollo del cóngulo posterior de los molares superiores; lofos en forma de láminas cortantes y P4/ con hipocono, aunque menor que el protocono y situado marginalmente.

2. Su Homeodontia. Puede expresarse en la proporción longitud/anchura de los molares superiores. Mientras que nuestro ejemplar es heterodonto (con el M1/ rectangular, más ancho que largo y el M3/ trapezoidal y más largo que ancho –Tabla 3–), en *Paranchilophus* hallamos unos molares más cuadrados. Del mismo modo, la homeodontia se refleja en su proporción cráneo/dentición molar. Para un tamaño similar (98.5 en *Paranchilophus remyi* según Casanovas y Santafé, 1989 p. 38), posee unos molares menores que los del ejemplar de Sant Jaume de Frontanyà 3, tanto en la longitud como en anchura (ver Tabla 3 y Casanovas y Santafé (1989), Fig. 5 (a, b y c), p. 43 para las medidas referentes a *Paranchilophus remyi*).

3. Su morfología craneal. Sobre todo a nivel de la abertura del canal infraorbital (muy avanzada: sobre P3-/P4/) y la región posterior (con un gran desarrollo del occipital, los cóndilos occipitales pequeños y el foramen magnum en posición muy inferior).

En el grupo de los afines a *Palaeotherium* existen dos formas (*Franzenium* y *Cantabrotherium* que también son endógenos y propios de la bioprovincia occidental ibérica (Cuesta, 1991), ambos son muy hipsodontos y sus premolares no están molarizados; pero nada tienen que ver con los paleotéridos del este peninsular (Casanovas-Cladellas y Santafé-Llopis, 1987 y 1989). Los otros dos géneros del grupo (*Palaeotherium* y *Pseudopalaeotherium*) tienen una tendencia a la homeodontia, con molarización de los premolares más o menos completa. A ello hay que añadir varios aspectos a nivel histológico, que indican que tan solo podemos pensar para la asignación del material de Sant Jaume de Frontanyà 3 en uno de los géneros afines a *Plagiolophus*. Estos aspectos son:

1. El grosor del esmalte de las cúspides labiales de los molares superiores; mayor en la cara externa que en la interna en *Palaeotherium* (Remy, 1976), el género tipo del grupo; mientras que en nuestro ejemplar ambos grosores son iguales.
2. La morfología de las bandas de Schreger. Con una gran regularidad en *Palaeotherium* (Remy, 1976) y un desarrollo débil, más propio de *Plagiolophus*, en el ejemplar de Sant Jaume de Frontanyà 3.

A nivel craneal, *Palaeotherium* presenta características peculiares. Mientras que, con el aumento de tamaño y en la filogenia, el brazo de resistencia permanece estable, la superficie de inserción del músculo temporal aumenta y momento del masetero disminuye, incrementándose en conjunto el papel del temporal en la masticación (Remy, 1992). Dado que la asignación a dicho género del ejemplar de Sant Jaume de Frontanyà 3 ya ha sido suficientemente descartada, no se entrará en más detalles de esta diferenciación.

Los tres géneros de que se compone el grupo de los afines a *Plagiolophus*, que incluye a *Paraplagiolophus* y *Leptolophus*, además del género tipo que da nombre al grupo, poseen una dentición muy similar. Como prueba de ello, podemos señalar que los dos últimos fueron propuestos y creados para un material en principio asignado al primero de ellos. Del mismo modo, algunas de sus características son compartidas, en mayor o menor grado, con el material de Sant Jaume de Frontanyà 3. Todos ellos son heterodontos, con mayor o menor tendencia a reducir los premolares (éstos no están molarizados) y aumento gradual de tamaño en las piezas más distales; relativamente braquiodontas, con los lófos transversales oblicuos en diferente grado; el grosor del esmalte igual en la cara interna y externa de las cúspides labiales y las bandas de Schreger de desarrollo débil.

Sin embargo, nuestro ejemplar difiere de éstos en otros aspectos como pueden ser la presencia de cemento coronario en *Leptolophus* y *Plagiolophus* evolucionados; la mayor hipsodontia de *Leptolophus*; la ligera molarización de los premolares de las especies más evolucionadas de *Plagiolophus*; y la ausencia de P1/1 en *Leptolophus* (presente en *Paraplagiolophus* y *Plagiolophus*).

Centrándonos en la morfología craneal, un carácter clave para la distinción de los tres géneros podría encontrarse en la composición de la abertura nasal, ya que (según Remy, 1965) mientras que en *Leptolophus* el maxilar no interviene en la configuración de la pared lateral de dicha abertura, en *Plagiolophus* (al igual que en *Palaeotherium*), toma una parte importante y en *Paraplagiolophus* este borde está constituido exclusivamente por el maxilar. Sin embargo, la profundidad de la incisura nasal es igual en los tres géneros, pues ésta se cierra sin llegar al nivel del P2/ (Remy,

1965). Recordemos también en este punto que Brunet y Jehenne (1989) distinguen dos grupos entre los tradicionalmente llamados *Plagiolophus*, recuperando el uso del término *Paloplotherium* (al que se considerará como a un subgénero) para aquellas formas caracterizadas entre otras cosas por una escotadura nasal profunda (llegando al nivel del P4/ según sus propias figuraciones, Fig. 1, p. 3).

Existe otro carácter variable en los géneros del grupo *Plagiolophus*, se trata de la situación del foramen infraorbitario. Según Remy (1965), dicho foramen toma una posición muy atrasada, aproximadamente sobre el nivel del M2/, en *Leptolophus*; en *Paraplagiolophus* se encuentra situado sobre del límite P3/-P4/; sobre el P4/ en *Palaeotherium* (recordemos que este género no pertenece al grupo en consideración); sobre el límite P4/-M1/ en *Plagiolophus* (quizás ligeramente más avanzado en el subgrupo de los *Paloplotherium*, según las figuraciones de Brunet y Jehenne (1989), fig. 7, p. 13).

Dentro del grupo de los afines a *Plagiolophus*, donde con toda seguridad debe de clasificarse el material de Sant Jaume de Frontanyà 3, existe un género, *Leptolophus*, cuyas características difieren significativamente de las propias del grupo y, posiblemente, debe ponerse en duda su inclusión en éste (Remy, 1992 comunicación oral). Para ello, dicho autor se funda en las características del ejemplar Cst 301, proveniente de Castrais y conservado en el museo de Basilea, cuyo estudio sirvió de base para la creación de dicho género y cuyas características craneales tan solo fueron avanzadas (Remy, 1965). En resumen, y según datos preliminares todavía no publicados pero que nos han sido facilitados por Remy en comunicación oral (1992), destacamos (en espera de su pronta publicación por su parte) los siguientes aspectos para la diferenciación de *Leptolophus*:

1. El primitivismo a nivel histológico de su dentición (Remy, 1976); lo cual provoca un desgaste gradual y progresivo muy alto de sus molares, lo que debe ser compensado por una gran hipsodontia de éstos.

2. El predominio del M1/ en la actividad masticatoria; indicado mediante un valor muy bajo de la relación de superficies entre este molar y el conjunto de la serie (índice $I = \text{SM1}/\text{ST}$, donde SM1 representa la superficie del M1/ y ST la superficie total de la serie). Una aproximación a este índice ha sido efectuada en la Tabla 5; aunque dichos valores no sirvan para realizar comparaciones, puesto que la superficie de los premolares no ha podido ser calculada.

3. La importancia relativamente mayor, con respecto a *Plagiolophus* y sus afines, del músculo mesetero en la mecánica masticatoria, en comparación con la acción del temporal (según la relación alométrica MMM/MMT o, en forma de índice $I = 100 \times \text{DCM}/\text{DMA}$).

4. La forma del arco zigomático; muy desplazado hacia atrás (Remy, 1965) y sin formar la curvatura característica, lo que indica una acción del músculo temporal menor que la del resto del grupo (en correlación con el punto anterior). Ello implica que la anchura máxima de la cabeza se sitúe a nivel anterior del arco zigomático (dónde se insertan los maseteros). Por contra, esta anchura se sitúa más atrasada en el resto de paleotéridos, incluidos *Palaeotherium*, *Plagiolophus* y sus respectivos afines (Remy, 1992).

5. La articulación de la mandíbula; el proceso glenoideo está situado muy alto con respecto al arco zigomático (Remy, 1965), lo que provoca que el anclaje de la man-

dífbula se produzca en una posición muy alta y que la serie dentaria, en vista lateral, siga una línea oblicua ascendente.

A pesar de ello, se pueden anotar algunas semejanzas de este género (*Leptlophus*) con el ejemplar de Sant Jaume de Frontanyà 3. Éstas se reducen a los siguientes aspectos:

1. La posición de la órbita, también semejante en *Palaeotherium*.
2. La longitud del canal infraorbital; muy corto según se deduce de la posición atrasada del foramen infraorbitario.
3. La estrechez de la región nasal y su constricción en la cara externa hasta las proximidades de la órbita.

Puesto que las semejanzas y diferencias con los dos géneros restantes del grupo (*Paraplagiolophus* y *Plagiolophus*), ya se han discutido en párrafos anteriores, y dada su situación bioestratigráfica conjugada con la escasa (o más bien nula) presencia de equoidea en la biozona MP 15 –La Livinière 2–, nuestro material queda suficientemente individualizado, pudiendo considerarlo como una forma nueva.

CONCLUSIONES

Dadas las características craneales y dentarias del cráneo y las hemimandíbulas halladas en el yacimiento de Sant Jaume de Frontanyà 3 (prepirineo catalán), y su posición bioestratigráfica, se ha podido establecer una nueva forma a nivel genérico, cuyas mayores relaciones las encontramos con el grupo de los afines a *Plagiolophus*.

Dada la posición del yacimiento de Sant Jaume de Frontanyà 3 en la biozona MP15 (La Livinière), *Metaplagiolophus atoae* nov. gen. nov. sp., llena el vacío bioestratigráfico existente en el grupo de los afines a *Plagiolophus*.

Aunque se sitúa cerca de *Plagiolophus*, no se puede establecer una relación de ancestro directo. En este sentido hay que recordar la presencia de *Plagiolophus casasecaensis* en la biozona MP 13-14.

Por otra parte, las relaciones con *Paraplagiolophus* tampoco son claras. Aunque la mayoría de caracteres constatan el mayor primitivismo de *Paraplagiolophus*, existen algunas características de éste (como el tamaño absoluto) que se consideran más avanzadas que en el nuevo género, siendo este último estratigráficamente más moderno.

En definitiva, sus relaciones filéticas son todavía muy dudosas y debe esperarse la aparición de material más completo, sin fragmentación y con la dentición completa. Asimismo, el estudio sobre la anatomía craneana de este grupo, que está en curso por parte del Dr. Remy, puede ayudar a establecer relaciones más fialbes. En este sentido, se han avanzado algunos datos referentes a la comparación entre masetero y temporal, que se sitúan en el marco para posibles comparaciones posteriores a este trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. J. A. Remy, por la atención prestada en mi visita, por las observaciones que realizó al respecto de este material y por mostrarme algunos de sus datos preliminares aún no publicados.

Tabla 1

	(1) Long. P2/-M3/	(2) Long. P2/-P4/	(3) Long. M1/-M3/	I = (2) / (3) x 100
1. a*	59.9	22.3	38.6	57.77
1. b*	58.8	21.2	38.0	57.79
2.	70.9	23.1	48.3	47.83
3.**	69.7	32.8	49.2	66.66
4.	86.6	32.7	55.6	58.81
5.	97.4	33.8	66.0	51.21
6.***	63.9	23.0	42.7	53.86
7. a	100.0	36.0	65.0	53.5
7. b	-	35.5	59.5	59.6
8.*	86.3	30.5	51.0	59.8
9.	58.7	24.5	35.5	69.0
10.	101.5	43.4	60.1	72.21

Tabla 1. Medidas de segmentos dentarios e índice de molarización de la dentición superior. * Comprende el P1/. ** Falta el P2/. *** Valor medio de la población. 1. *Metaplagiolophus atoa*. a: serie derecha; b: serie izquierda. 2. *Leptolophus stelhini*. Medida sobre molde. 3. *Leptolophus nouleti*. Medida sobre molde. 4. *Plagiolophus annectens*. De BRUNET *et al.* (1989) p. 26. 5. *Plagiolophus majus*. De BRUNET *et al.* (1989) p. 26. 6. *Plagiolophus minor*. De BRUNET *et al.* (1989) p. 27. 7. *Plagiolophus mazateronensis*. De CUESTA (1991) Tb. 12. a: de Mazaterón; b: de Caenes. 8. *Paraplagiolophus codiciensis*. Medida sobre molde. 9. *Paranchilophus remyi*. De CASANOVAS *et al.* (1989) p. 39. 10. *Franzenium tetradactylum*. De CASANOVAS *et al.* (1989) p. 45.

Tabla 1. Measurements of dental segments and molaritization index of upper dentition. * with P1/. ** without P2/. *** mean of population. 1. *Metaplagiolophus atoa*. a: right segment; b: left segment. 2. *Leptolophus stelhini*. On cast. 3. *Leptolophus nouleti*. On cast. 4. *Plagiolophus annectens*. In BRUNET *et al.* (1989) p. 26. 5. *Plagiolophus majus*. In BRUNET *et al.* (1989) p. 26. 6. *Plagiolophus minor*. In BRUNET *et al.* (1989) p. 27. 7. *Plagiolophus mazateronensis*. In CUESTA (1991) Tb. 12. a: from Mazaterón; b: from Caenes. 8. *Paraplagiolophus codiciensis*. On cast. 9. *Paranchilophus remyi*. In CASANOVAS *et al.* (1989) p. 39. 10. *Franzenium tetradactylum*. In CASANOVAS *et al.* (1989) p. 45.

Tabla 2

	(1) Long. P/2-M/3	(2) Long. P/2-P/4	(3) Long. M/1-M/3	I = (2) / (3) x 100
1. a*	64.4	21.3	42.9	49.7
1. b*			c. 43.6	
2.	70.2			
3.	80.2	29.3	51.7	56.7
4.	101.5	33.0	68.0	48.5
5.***	69.8	24.6	43.8	56.2
6.*	87.0	38.0	48.5	70.3
7.	-	39.0	68.0	57.4
8.*	84.0			
9.	24.0	24.0	36.0	66.6
10.	99.9	38.5	60.0	64.16

Tabla 2. Medidas de segmentos dentarios e índice de molarización de la dentición inferior. * Comprende el P1/. *** Valor medio de la población. 1. *Paraleptolophus atoae*. a: serie derecha; b: serie izquierda. 2. *Leptolophus nouleti*. De BRUNET *et al.* (1989) p. 26. 3. *Plagiolophus annectens*. De BRUNET *et al.* (1989) p. 26. 4. *Plagiolophus majus*. De BRUNET *et al.* (1989) p. 26. 5. *Plagiolophus minor*. De BRUNET *et al.* (1989) p. 27. 6. *Plagiolophus casasecaensis*. De CUESTA (1991) Tb. 11. 7. *Plagiolophus mazateronensis*. De CUESTA (1991) Tb. 15. 8. *Paraplagiolophus codiciensis*. De BRUNET *et al.* (1989) p. 26. 9. *Paranchilophus remyi*. De CASANOVAS *et al.* (1989) p. 39. 10. *Franzenium tetradactylum*. De CASANOVAS *et al.* (1989) p. 45.

Tabla 2. Measurement of dental segments and molaritization index of lower dentition. * with P1/. *** mean of population. 1. *Metaplagiolophus atoae*. a: right segment; b: left segment. 2. *Leptolophus nouleti*. In BRUNET *et al.* (1989) p. 26. 3. *Plagiolophus annectens*. In BRUNET *et al.* (1989) p. 26. 4. *Plagiolophus majus*. In BRUNET *et al.* (1989) p. 26. 5. *Plagiolophus minor*. In BRUNET *et al.* (1989) p. 27. 6. *Plagiolophus casasecaensis*. In CUESTA (1991) Tb. 11. 7. *Plagiolophus mazateronensis*. In CUESTA (1991) Tb. 15. 8. *Paraplagiolophus codiciensis*. In BRUNET *et al.* (1989) p. 26. 9. *Paranchilophus remyi*. In CASANOVAS *et al.* (1989) p. 39. 10. *Franzenium tetradactylum*. In CASANOVAS *et al.* (1989) p. 45.

Tabla 3

M1/ Long.	Ampl.	Diag.	M2/ Long.	Ampl.	Diag.	Long.	M3/ Ampl.	Diag.
<i>Metaplagiolophus atoe</i>								
10.3	13.7	14.9	12.3	14.0	17.1	c16.5	c14.3	c16.7
c10.1	c13.2	c15.0	12.5	14.0	17.3	16.8	14.8	18.4
<i>Plagiolophus annectens</i> *								
de Euzet ***			-	-	21.78			
de Fons 1 ***			-	-	21.06			
<i>Plagiolophus minor</i> *								
de Celàs ***			-	-	19.10			
de La Bébruge ***			-	-	18.10			
<i>Plagiolophus mazateronensis</i> **								
-	21.0	25.9	-	24.0	27.6	-	24.0	30.0
-	18.8	21.3	-	21.0	25.2	-	21.5	28.5
<i>Leptolophus stelhini</i> ****								
12.8	14.5	16.7	19.7	16.7	19.7	c19.2	12.7	cc16
<i>Leptolophus nouleti</i> ****								
13.3	13.4	16.3	16.5	13.1	17.7	19.6	12.0	18.5
<i>Paraplagiolophus codiciensis</i> ****								
-	c18.1	c20.0	-	-	-	-	-	-
14.9	c17.9	c20.5	18.3	20.4	22.8	20.0	21.2	23.2

Tabla 3. Medidas de la dentición superior. * De BRUNET et JEHENNE, 1989; pp. 28-29. ** De CUESTA, 1991; Tb 12. *** Valor medio de la población. **** Medidas tomadas sobre el molde.

Tabla 3. Measurement of upper dentition. * In BRUNET et JEHENNE, 1989; pp. 28-29. ** In CUESTA, 1991; Tb 12. *** mean of population. **** On cast.

Tabla 4

M/1			M/2			M/3			
Long	Ampl 1	Ampl 2	Long	Ampl 1	Ampl 2	Long	Ampl 1	Ampl 2	Ampl 3
<i>Metaplagiolophus atoa</i>									
11.0	7.6	7.9	12.7	8.6	8.5	19.4	8.7	7.5	5.5
c.12	7.9	8.1	11.1	8.7	8.11	9.7	8.7	7.5	5.5
<i>Plagiolophus annectens</i> *									
de Celàs ***						22.6	9.8	-	-
de Fons 1 ***						22.0	9.5	-	-
<i>Plagiolophus majus</i> *									
de St. Capraise ***						32.1	13.4	-	-
<i>Plagiolophus minor</i> *									
de Celàs ***						21.6	9.1	-	-
de La Débruge ***						20.4	8.5	-	-
<i>Plagiolophus casasecaensis</i> (8380) **									
13.1	9.2	9.6	15.6	10.2	10.1	20.7	10.2	8.4	-

Tabla 4. Medidas de la dentición inferior. * De BRUNET et JEHENNE, 1989; pp. 28-29. ** De CUESTA, 1991; Tb. 11. *** Valor medio de la población.

Tabla 4. Measurement of lower dentition. * In BRUNET et JEHENNE, 1989; pp. 28-29. ** In CUESTA, 1991; Tb. 11. *** Mean of population.

Tabla 5

	Superficie M1 (1)	Superficie M2 (2)	Superficie M3 (3)	SM1/S3M (1/1+2+3)
superior derecho	2.3195 (27.35%)	2.8402 (33.48%)	3.3225 (39.17%)	0.2736
superior izquierdo	1.9349 (27.99%)	2.3165 (33.50%)	2.6627 (38.51%)	0.2798
inferior derecho	0.74 (26.62%)	0.85 (30.58%)	1.19 (42.81%)	0.2662
inferior izquierdo	0.6898 (26.24%)	0.8141 (30.97%)	0.125 (42.79%)	0.2624

Tabla 5. Superficie de los molares, en valor absoluto (mm^2) y relativo (% entre parentesis). Las diferencias entre la serie derecha e izquierda son debidas, en parte, al error del método de cálculo de la superficie (a partir de dibujos en diferentes escalas).

Tabla 5. Surface of molare, absolute values (mm^2) and relative values (% in parenthetical). Most of right and left difference are partially due on estimate values method (starting from data of different scales drawing's).

Tabla 6

	Derecha	Izquierda
Altura de la mandíbula delante de P/1	16.9	-
Altura de la mandíbula delante de M/1	20.7	21.4
Altura de la mandíbula delante de M/2	23.4	23.6
Altura de la mandíbula delante de M/3	25.9	26.0
Altura de la mandíbula detrás de M/3	27.7	28.7
Momento del masetero. MMM de REMY (1992). (1)	22.1	-
Momento del temporal. MMT de REMY (1992). (2)	64.5	-
Índice masticatorio (1) x 100 / (2)	34.3	-
Longitud de inserción del masetero superficial.		
LIMS de REMY (1992).	54.5	-
Longitud de la fosa temporal. LFT de REMY (1992).	65.0	-
Brazo de resistencia en la mandíbula.		
AMM1 de REMY (1992).	73.0	-
Brazo de resistencia en el cráneo. PGM1 de REMY (1992)	-	65.0
Distema postcanino (3)	15.0	-
Longitud P/2 - M/3 (4)	64.4	-
Índice diastemático (3) x 100 / (4)	23.3	-

Tabla 6. Algunas medidas referentes a la mandíbula de *Metaplagiolophus atoae* nvo. gén. nva. sp.; y algunos parametros de la mecánica masticatoria.

Tabla 6. Some measurements of mandible of *Metaplagiolophus atoae* nvo. gen. nva. sp.; and evaluation of some mechanical jaw parameters.

BIBLIOGRAFÍA

- Brunet, M. et Jehenne, Y. 1989. Révision des genres *Plagiolophus* POMEL, 1847 y *Paloplotherium* OWEN, 1848, Mammalia, Palaeotheriidae, du paléogène d'Europe; intérêt biochronologique. *Annls Paléont.* (Vert. Invert.), **75** (1): 23-52.
- Casnovas-Cladellas, M.L. y Santafé-Llopis, J.V. 1987. *Cantabrotherium truyolsi* n. gen. n. sp. (Palaeotheriidae, Perissodactyla), un exemple d'endémisme dans le paléogène ibérique. *Münch. Geowis. Abh.*, (A) **10**: 243-252.
- Casnovas-Cladellas, M.L. y Santafé-Llopis, J.V. 1989. Dos nuevos Paleotéridos (Mammalia, Perissodactyla) del yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo). *Trab. Geol. Fac. Cienc. Univ. Oviedo*, **18**: 37-52.
- Casnovas-Cladellas, M.L. y Moyà-Solà, S. 1991. La sucesión de faunas de mamíferos durante el Paleógeno europeo. In *Faunas y filogenia. Aplicación y sociedad*: 187-234. Servicio editorial, Universidad del País Vasco.

- Cuesta, M.A. 1991. *Perisodactilos del eoceno de la cuenca del Duero*. (Tesis doctoral, Universidad de Salamanca). I: 322 pp.; II: 42 tbls. 28 grfs. 28 figs.
- Checa, L. 1991. Sobre la existencia de alometrias y su implicación taxonómica en el caso de algunos paleohipidos del Eoceno. *Revta esp. Paleont.*, N° Extra.: 41-46.
- Franzen, J.L. 1968. Revision der Gattung *Palaeotherium* Cuvier, 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia). *Inaguraldiss. naturwiss. Fak. Albert-Ludwigs Univ.*, 2 vols., 181 pp., 35 tbls. Freiburg i Br.
- Franzen, J.L. 1989. Origin and systematic position of the Palaeotheriidae. *In: Prothrerro & Schoch edits., The evolution of the perissodactyls*: 102-108. Oxford univ. Press, New York.
- Moyà Solà, S., Ramos-Guerrero, E., Agustí, J., Checa, Ll., Köler, M. y Busquets, P. 1991. Depósitos lacustres-palustres asociados a las zonas intermedias de la FM. Bellmunt (Prepirineo Catalán). *Comunicaciones CONGET'91. I Congr. Grupo Español del Terciario. Vic 18, 19 i 20 de Mars, 1991*. pp: 225-228.
- Remy, J.A. 1965. Un nouveau genre de Paleothéridé de l'eocène supérieur de midi de la France. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **260**: 4362-4364.
- Remy, J.A. 1976. Étude comparative des structures dentaires chez les Paleotheriidae et divers autres périssodactyles fossiles. *Thèse 3° cycle, Univ. L. Pasteur-Strasbourg*. 207 pp.
- Remy, J.A. 1992. Observations sur l'anatomie crânienne du genre *Palaeotherium* (Perissodactyla, Mammalia); mise en evidence d'un nouveau sous-genre, *Franzenitherium*. *Palaeovertebrata*, **21** (3-4): 103-224, 40 figs., 15 pls.
- Savage, D.E., Russell, E.D. and Louis, P. 1965. European eocene equidae (Perissodactyla). 94 pp. *Univ. Calif. Publs. geol. Sci*, Berkeley.
- Schmidt-Kittler, N. (edit.) 1987. International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene. Mainz, February 18 th-21 st 1987. *Münch. Geowis. Abh.*, (A) **10**: 1-312.

Lámina 1

Metaplagiolophus atoae nov. gen. nov. sp., de Sant Jaume de Frontanyà 3. Vista superior del cráneo (Holotipo IPS 9090).

Plate 1

Metaplagiolophus atoae nov. gen. nov. sp., of Sant Jaume de Frontanyà 3. Skull in dorsal view (Holotype IPS 9090).

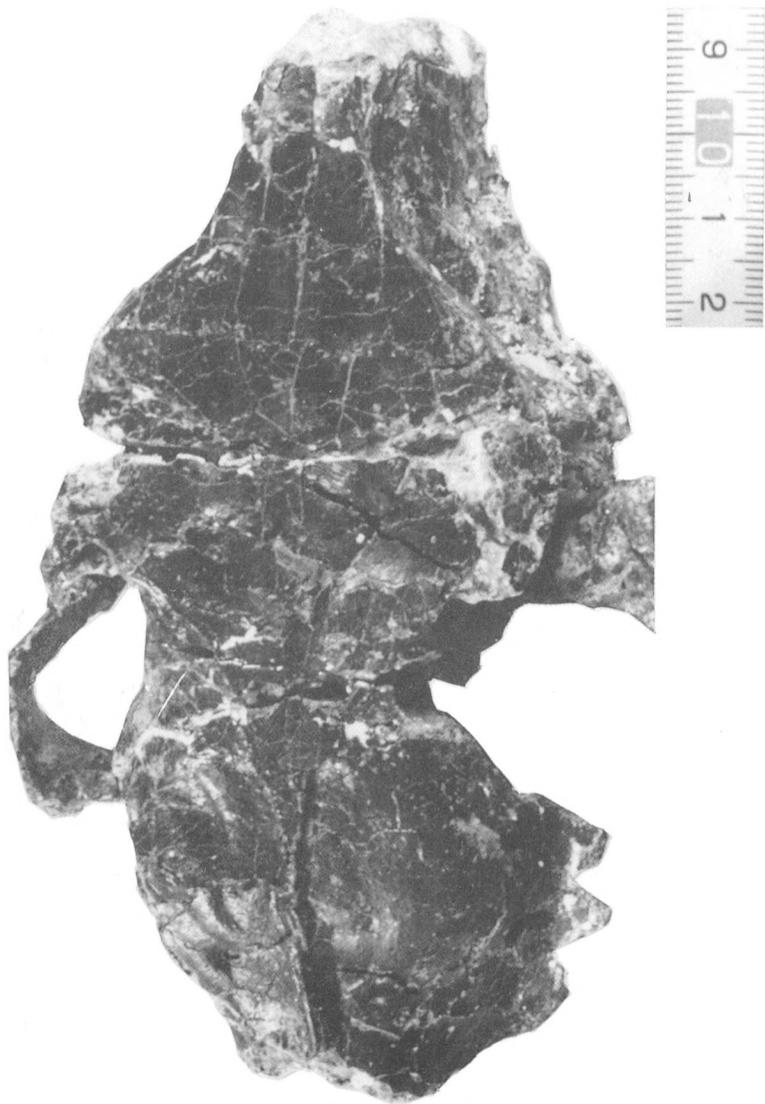


Lámina 2

Metaplagiolophus atoa nov. gen. nov. sp., de Sant Jaume de Frontanyà 3. Vista inferior del cráneo (Holotipo IPS 9090).

Plate 2

Metaplagiolophus atoa nov. gen. nov. sp., of Sant Jaume de Frontanyà 3. Skull in ventral view (Holotype IPS 9090).

