

Estudio sistemático y bioestratigráfico de los Eomyidae (Rodentia) del Oligoceno superior y Mioceno inferior español

M.A. Alvarez Sierra

Alvarez Sierra, M.A. Estudio sistemático y bioestratigráfico de los Eomyidae (Rodentia, Mammalia) del Oligoceno superior y Mioceno inferior español. — Scripta Geol., 86: 1-207, 76 fig., 33 lám., Leiden, enero 1988.

This paper is the first fundamental study on Spanish Eomyidae. The flourishing time of this family in Europe was the Late Oligocene and Early Miocene. Four genera are recognized in this time span: *Rhodanomys* Depéret & Douxami, 1902, *Ritteneria* Stehlin & Schaub, 1951, *Pseudotheridomys* Schlosser, 1926, and *Ligerimys* Stehlin & Schaub, 1951.

The study is based on more than 8000 dental elements from 32 localities, which are situated in the following basins: Ebro Basin (provinces of La Rioja and Huesca), Almazán Basin (province of Zaragoza), Calatayud-Teruel Basin (provinces of Zaragoza and Teruel), Loranca Basin (province of Cuenca), and the Buñol Basin (province of Valencia).

The following, anteriorly described species are recognized: *Rhodanomys transiens* Hugueney, 1969, *Rh. schlosseri* Depéret & Douxami, 1902; *Ritteneria manca* Stehlin & Schaub, 1951; *Pseudotheridomys schaubi* Lavocat, 1951, *P. parvulus* (Schlosser, 1884), *P. fejfari* Alvarez & Daams, 1987; *Ligerimys antiquus* Fahlbusch, 1970, *L. floranței* Stehlin & Schaub, 1951, *L. ellipticus* Daams, 1976.

Seven new species are described: *Rhodanomys oscensis* sp. nov.; *Ritteneria molinae* sp. nov.; *Pseudotheridomys lacombai* sp. nov.; *Ligerimys freudenthali* sp. nov., *L. fahlbuschi* sp. nov., *L. magnus* sp. nov., *L. palomae* sp. nov.

The evolutionary lineage of *Rhodanomys transiens* – *Rhodanomys schlosseri* – *Rhodanomys oscensis* – *Ritteneria molinae* – *Ritteneria manca* is characterized by a simplification of the dental pattern and a reduction of size. The biochronological value of this lineage for the Late Oligocene and Early Miocene is confirmed, and a subdivision of this time interval is made on the basis of the various evolutionary stages. Zone W is characterized by *Rhodanomys transiens*, zone X by *Rhodanomys schlosseri* and *Rhodanomys oscensis*, zone Y1 by *Ritteneria molinae*, and zone Y2 by *Ritteneria manca*.

Fahlbusch (1970) proposed the following phylogenetic model for the *Pseudotheridomys* – *Ligerimys* group: *Pseudotheridomys parvulus* – *Pseudotheridomys-Ligerimys* transitional assemblages – *Ligerimys antiquus* – *Ligerimys floranței*. We think, on the contrary, that two lineages are present in the German material. On the one hand there is a lineage composed of *P. parvulus* – *L. antiquus* – *L. floranței*, characterized by a simplification of the dental pattern and size increase. On the other hand, parallel to this lineage, *P. parvulus* continues without any apparent changes during the Early Miocene. For that matter *P. parvulus* is not considered to be a good biochronological marker for MN zone 2, as it has been found in localities as high as zone MN 4 (Alvarez, Daams & van der Meulen, 1987).

In Spain we propose the lineage *Pseudotheridomys schaubi* – *P. parvulus* – *P. lacombai* – *Ligerimys antiquus* – *L. palomae*, characterized also by a simplification of the dental pattern, and – contrary to the German situation – by a size decrease.

Concurrently, during the early Miocene there is a second lineage, represented by *Pseudotheridomys fejfari*, characterized by a stable morphology and size increase. Considerable fluctuations are observed in the relative frequency of Eomyidae during the Late Oligocene and the Early Miocene. These fluctuations are attributed to ecological changes. A high frequency of *Ligerimys* appears to indicate a relatively humid environment.

Se ha realizado por primera vez en España una revisión de la familia Eomyidae, abordándose el estudio de los representantes españoles en el periodo de mayor abundancia e importancia de la familia en Europa (Oligoceno superior – Mioceno inferior). Cuatro géneros están representados para este intervalo: *Rhodanomys* Depéret & Douxami, 1902, *Ritteneria* Stehlin & Schaub, 1951, *Pseudotheridomys* Schlosser, 1926, and *Ligerimys* Stehlin & Schaub, 1951.

Después del estudio sistemático del material de 32 localidades, que han proporcionado más de 8.000 piezas dentarias, se han determinado las siguientes especies: *Rhodanomys transiens* Hugueney, 1969, *Rh. schlosseri* Depéret & Douxami, 1902, *Rh. oscensis* sp. nov.; *Ritteneria molinae* sp. nov., *R. manca* Stehlin & Schaub, 1951; *Pseudotheridomys schaubi* Lavocat, 1951, *P. parvulus* (Schlosser, 1884), *P. lacombai* sp. nov., *P. fejfari* Alvarez & Daams, 1987; *Ligerimys antiquus* Fahlbusch, 1970, *L. freudenthali* sp. nov., *L. fahlbuschi* sp. nov., *L. magnus* sp. nov., *L. palomae* sp. nov., *L. florancei* Stehlin & Schaub, 1951, *L. ellipticus* Daams, 1976.

En determinados casos se han establecido las hipotéticas relaciones filogenéticas entre los distintos taxones diferenciados. También se ha podido constatar el valor biocronológico de la línea *Rhodanomys* – *Ritteneria* y se han precisado, para España, los rangos y distribuciones estratigráficas de las especies estudiadas.

M.A. Alvarez Sierra, Departamento de Paleontología, Facultad Ciencias Geológicas, Universidad Complutense, Madrid, España.

Introducción	3
Antecedentes de la sistemática	3
Material y métodos	6
Agradecimientos	6
<hr/>	
Sistemática	8
<i>Rhodanomys</i> Depéret & Douxami, 1902	8
<i>Rh. transiens</i> Hugueney, 1969	9
<i>Rh. schlosseri</i> Depéret & Douxami, 1902	20
<i>Rh. oscensis</i> sp. nov.	30
<i>Ritteneria</i> Stehlin & Schaub, 1951	39
<i>R. molinae</i> sp. nov.	40
<i>R. cf. molinae</i> sp. nov.	52
<i>R. manca</i> Stehlin & Schaub, 1951	54
Discusión sobre <i>Rhodanomys</i> y <i>Ritteneria</i>	61
<i>Pseudotheridomys</i> Schlosser, 1926	74
<i>P. schaubi</i> Lavocat, 1951	77
<i>P. parvulus</i> (Schlosser, 1884)	84
<i>P. sp.</i>	89
<i>P. lacombai</i> sp. nov.	90
<i>P. fejfari</i> Alvarez & Daams, 1987	93
<i>Ligerimys</i> Stehlin & Schaub, 1951	96
<i>L. antiquus</i> Fahlbusch, 1970	97
<i>L. freudenthali</i> sp. nov.	109
<i>L. spp.</i>	117

<i>L. fahlbuschi</i> sp. nov.	118
<i>L. magnus</i> sp. nov.	133
<i>L. aff. magnus</i>	140
<i>L. sp.</i>	150
<i>L. palomae</i> sp. nov.	151
<i>L. florangei</i> Stehlin & Schaub, 1951	159
<i>L. ellipticus</i> Daams, 1976	165
Discusión sobre <i>Pseudotheridomys</i> y <i>Ligerimys</i>	178
Bioestratigrafía y biocronología	191
Paleoecología	200
Bibliografía	204

Introducción

ANTECEDENTES DE LA SISTEMÁTICA

De los nueve géneros de la familia Eomyidae registrados en Europa, el material español objeto del presente estudio sistemático pertenece a cuatro de ellos: *Rhodanomys* Depéret & Douxami, 1902; *Ritteneria* Stehlin & Schaub, 1951; *Pseudotheridomys* Schlosser, 1926 y *Ligerimys* Stehlin & Schaub, 1951.

La primera cita de uno de estos géneros fue la de *Rhodanomys*, creado, junto con la familia, por Depéret & Douxami en 1902 en su estudio sobre los vertebrados fósiles de Pyrimont-Challonges (Francia).

En 1926 Schlosser define el género *Pseudotheridomys* para designar a la especie *Pseudotheridomys parvulus*, representada por una mandíbula en el yacimiento de Haslach (Alemania), que con anterioridad había sido asignada, por este mismo autor (Schlosser, 1884), al género *Theridomys*.

Stehlin & Schaub (1951) crean dos nuevos géneros de Eomyidae: *Ritteneria* para la especie *Ritteneria manca* del yacimiento suizo de La Chaux; y *Ligerimys* para la especie *Ligerimys florangei* del yacimiento de Suèvres (Francia).

A estos trabajos se une el de otros autores que reconocieron la presencia de estas mismas especies en otras localidades europeas o que definieron especies nuevas que se incluían en alguno de estos géneros (Dehm, 1950; Lavocat, 1951; Čtyroký et al., 1964; de Bruijn, 1967; Hugueney & Mein, 1968; Fahlbusch, 1968, 1969, 1970, 1973, 1979, 1983; Hugueney, 1969; Cicha et al., 1972; Fejfar, 1974; Aguilar, 1974, 1977, 1981; Daams, 1976; Agustí, 1982; Engesser & Hugueney, 1982; Engesser et al., 1984; Mojon et al., 1985) por citar algunos de ellos. Entre estos trabajos cabe destacar los realizados por Fahlbusch (1970) sobre los Eomyidae de Alemania. En este trabajo este autor estudió los géneros *Eomys*, *Pseudotheridomys* y *Ligerimys*, discutiendo sus relaciones filogenéticas e implicaciones biocronológicas. Los trabajos posteriores han tomado como referencia, de una u otra manera, esta gran monografía.

La primera cita en España de algún representante de estos cuatro géneros, se realiza en el trabajo de Crusafont et al., 1966a. Los autores señalan, en la lista faunística preliminar, la presencia de *Ritteneria manca* Stehlin & Schaub, 1951 en el yacimiento de

Santa Cilia (Cuenca del Ebro). Muchos años más tarde Agustí et al. (1985) determinan al Eomyidae de Santa Cilia como *Rhodanomys schlosseri*.

De Bruijn (1967) en su estudio sobre los micromamíferos fósiles de la Cuenca de Calatayud-Teruel, cita en varias localidades la presencia de *Ligerimys lophidens* (Dehm, 1950). En esta misma cuenca se han citado posteriormente otros representantes de los géneros aquí estudiados. Adrover (1972, 1978) señala la presencia de *Ligerimys antiquus* Fahlbusch, 1970 en Navarrete del Río. De Bruijn & Moltzer (1974) citan la existencia de la 'Asociación de transición *Pseudotheridomys* – *Ligerimys*' junto a un *Ligerimys* sp. en Rubielos de Mora.

Daams & Freudenthal (1981) y Daams & van der Meulen (1984) señalan la presencia de *Ligerimys* en varias localidades de Daroca-Calamocha.

Daams (1976) en su estudio de las faunas de micromamíferos fósiles de Cetina de Aragón (Cuenca del Duero) y de Buñol (Cuenca de Buñol) describe las poblaciones de Eomyidae y las atribuye a *Ritteneria manca* Stehlin & Schaub, 1951 y *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) en el primer yacimiento, y *Ligerimys ellipticus* Daams, 1976 en el segundo.

En el Vallès-Penedès, Agustí (1982, 1983) describe *Ligerimys florancei* Stehlin & Schaub, 1951 y *Ligerimys ellipticus*, en numerosos yacimientos.

En la Cuenca del Ebro Riojano Cuenca Bescós (1983, 1985) cita y describe *Pseudotheridomys parvulus* y *Rhodanomys schlosseri* en el yacimiento de Autol 1.

También en esta misma zona se centra el trabajo de Martínez (en prensa) en su estudio sobre la microfauna de Fuenmayor, donde describe *Ritteneria manca*.

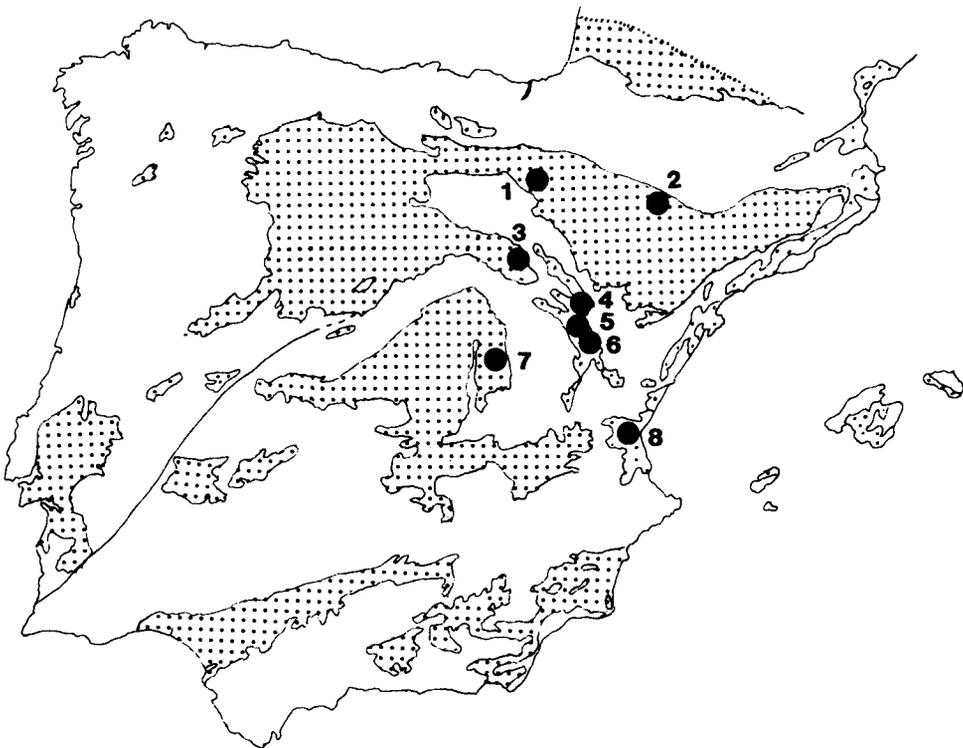


Fig. 1. Mapa de situación de los yacimientos estudiados.

Cuenca del Ebro: 1 – La Rioja, 2 – Huesca; Cuenca del Almazán: 3; Cuenca de Calatayud-Teruel: 4 – Daroca, 5 – Calamocha, 6 – Bañón; Cuenca de Loranca: 7; Cuenca de Buñol: 8.

En el sector sureste de la Cuenca del Ebro Agustí et al. (1985) citan la presencia, en varias localidades, de *Rhodanomys schlosseri* junto a *Rhodanomys* sp.

Finalmente en la Cuenca del Tajo, Daams et al. (1986) citan *Rhodanomys schlosseri*, *Ritteneria manca*, *Pseudotheridomys* sp. y *Ligerimys ellipticus* en varios yacimientos. En la mayoría de los trabajos citados, los Eomyidae constituyen la base de la argumentación biocronológica. Todos los estudios sistemáticos se han realizado sobre caracteres de los dientes yugales y con una metodología propia de la Sistemática Evolutiva o 'Clásica', que produce al mismo tiempo una clasificación y una propuesta filogenética (ver p. ej. Fahlbusch, 1970).

Tabla 1. Lista de las localidades estudiadas.

Sigla	Localidad	Cuenca	Colección
AC 3B	Alcocer 3B	Tajo (Loranca)	UCM
AU	Autol 1	Ebro (Rioja)	Zaragoza
BN 2	Bañón 2	Calatayud (Calamocha)	RGM
BN 5	Bañón 5	Calatayud (Calamocha)	RGM
BN 11A	Bañón 11A	Calatayud (Calamocha)	RGM
BG	Bergasa	Ebro (Rioja)	UCM, Zaragoza
BU	Buñol	Buñol	Utrecht, MNCN
CAR	Carretil	Ebro (Rioja)	Zaragoza
CE	Cetina de Aragón	Duero (Almazán)	Utrecht
DH	La Dehesa	Calatayud (Calamocha)	RGM
MOH	Moheda	Tajo (Loranca)	UCM
MON	Moncalvillo	Tajo (Loranca)	UCM
MOR	Moratilla 1	Calatayud (Calamocha)	RGM
NAV	Navarrete del Río	Calatayud (Calamocha)	MNCN
OR 1	Olmo Redondo 1	Calatayud (Daroca)	RGM
OR 2	Olmo Redondo 2	Calatayud (Daroca)	RGM
OR 3	Olmo Redondo 3	Calatayud (Daroca)	RGM
OR 5	Olmo Redondo 5	Calatayud (Daroca)	RGM
OR 8	Olmo Redondo 8	Calatayud (Daroca)	RGM
QU 1	Quel 1	Ebro (Rioja)	UCM
RA 1	Ramblar 1	Calatayud (Calamocha)	MNCN
RA 3B	Ramblar 3B	Calatayud (Calamocha)	MNCN
RA 4A	Ramblar 4A	Calatayud (Calamocha)	MNCN
RA 5	Ramblar 5	Calatayud (Calamocha)	MNCN
RA 7	Ramblar 7	Calatayud (Calamocha)	MNCN
SR 1	San Roque 1	Calatayud (Daroca)	RGM
SR 2	San Roque 2	Calatayud (Daroca)	RGM
SC	Santa Cilia	Ebro (Huesca)	UCM
VH 1	Valhondo 1	Calatayud (Calamocha)	MNCN
VH 3	Valhondo 3	Calatayud (Calamocha)	MNCN
VR 1A	Vargas 1A	Calatayud (Daroca)	RGM
VL 2A	Villafeliche 2A	Calatayud (Daroca)	Utrecht

Las colecciones proceden de las siguientes instituciones:

MNCN – Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid.

RGM – Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie (Leiden, Holanda).

UCM – Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid.

Utrecht – Instituut voor Aardwetenschappen, Utrecht (Holanda).

Zaragoza – Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza.

MATERIAL Y METODOS

Para la realización del estudio sistemático de los Eomyidae españoles se ha contado con material perteneciente a 32 localidades, cuyas edades varían desde Oligoceno superior a Mioceno inferior, situadas en cinco cuencas Terciarias: Ebro (Rioja y Huesca), Duero (Almazán), Calatayud-Teruel (Daroca-Calamocha), Tajo (Loranca) y Buñol (ver Fig. 1).

En la Tabla 1 se detalla la lista de las localidades por orden alfabético; hemos colocado en la columna de la izquierda la sigla del yacimiento, en la segunda columna el nombre del mismo, en la tercera la Cuenca en la que se encuentra, y a la derecha la institución a la que pertenecen las colecciones.

La nomenclatura utilizada para la descripción de los caracteres morfológicos de las piezas dentarias de los Eomyidae está basada en la propuesta por Fahlbusch (1970, fig.1). En todas las piezas se han medido dos parámetros: la longitud y la anchura, tomadas en vista oclusal, según se indica en la Fig. 2c.

AGRADECIMIENTOS

Numerosas personas han colaborado, directa o indirectamente en la elaboración de esta tesis. En primer lugar debo citar a las dos personas a las que debo mi iniciación y formación en el campo de los micromamíferos fósiles: la Dra. N. López Martínez y el Dr. R. Daams. Su colaboración, ayuda y afecto han sido fundamentales. A Nieves López Martínez le agradezco, en particular, el interés y dedicación con que ha dirigido esta tesis.

Al Dr. M. Freudenthal debo agradecer el préstamo de material de gran parte de las colecciones estudiadas, pertenecientes al Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie, Leiden (Holanda); además de su colaboración personal en muchos de los análisis biométricos, su ayuda para la obtención de bibliografía y sobre todo su afecto.

Los Dres. H. de Bruijn y A.J. van der Meulen de la Universidad de Utrecht pusieron a mi disposición las colecciones de Eomyidae pertenecientes al Instituut voor Aardwetenschappen de Utrecht (Holanda). El Dr. O. Fejfar me acogió durante mi estancia en Praga, facilitándome el acceso a las colecciones del Instituto Geológico de Praga (Checoslovaquia). Al Dr. B.W. Wolozyn le agradezco su acogida en el Instituto de Zoología de Cracovia (Polonia). La Dra. M. Hugueney (Lyon) nos prestó el material de Eomyidae de los yacimientos franceses: Cournon y Coderet.

Las colecciones estudiadas forman parte del material recogido por el grupo mixto hispano-holandés, dirigido por los Dres.: R. Daams, M. Freudenthal y N. López Martínez, que trabaja en el Terciario español; numerosas personas han intervenido en la recolección de este material, desde el verano de 1976 hasta la actualidad, a todas ellas debo agradecerles su trabajo y su esfuerzo sin el cual nunca se habría podido llegar a reunir las excelentes colecciones de Eomyidae existentes.

Debo agradecer, asimismo, a todo el personal del Departamento de Paleontología de la U.C.M. su comprensión y ayuda material para la realización de este trabajo. A todas las personas que trabajan en el Geologisch Instituut de Groningen (Holanda), les agradezco la ayuda recibida durante mi larga estancia en dicho centro.

A la Dra. M. Díaz Molina, quiero manifestarle mi profundo agradecimiento por su continuo apoyo y amistad. A todas las personas que integran el equipo dirigido por el Dr. A. Goy Goy (Dpto. Paleontología U.C.M.) debo agradecerles su ayuda en muchos detalles, así como la posibilidad de utilizar su material de fotografía. Al Dr. S. Rodriguez

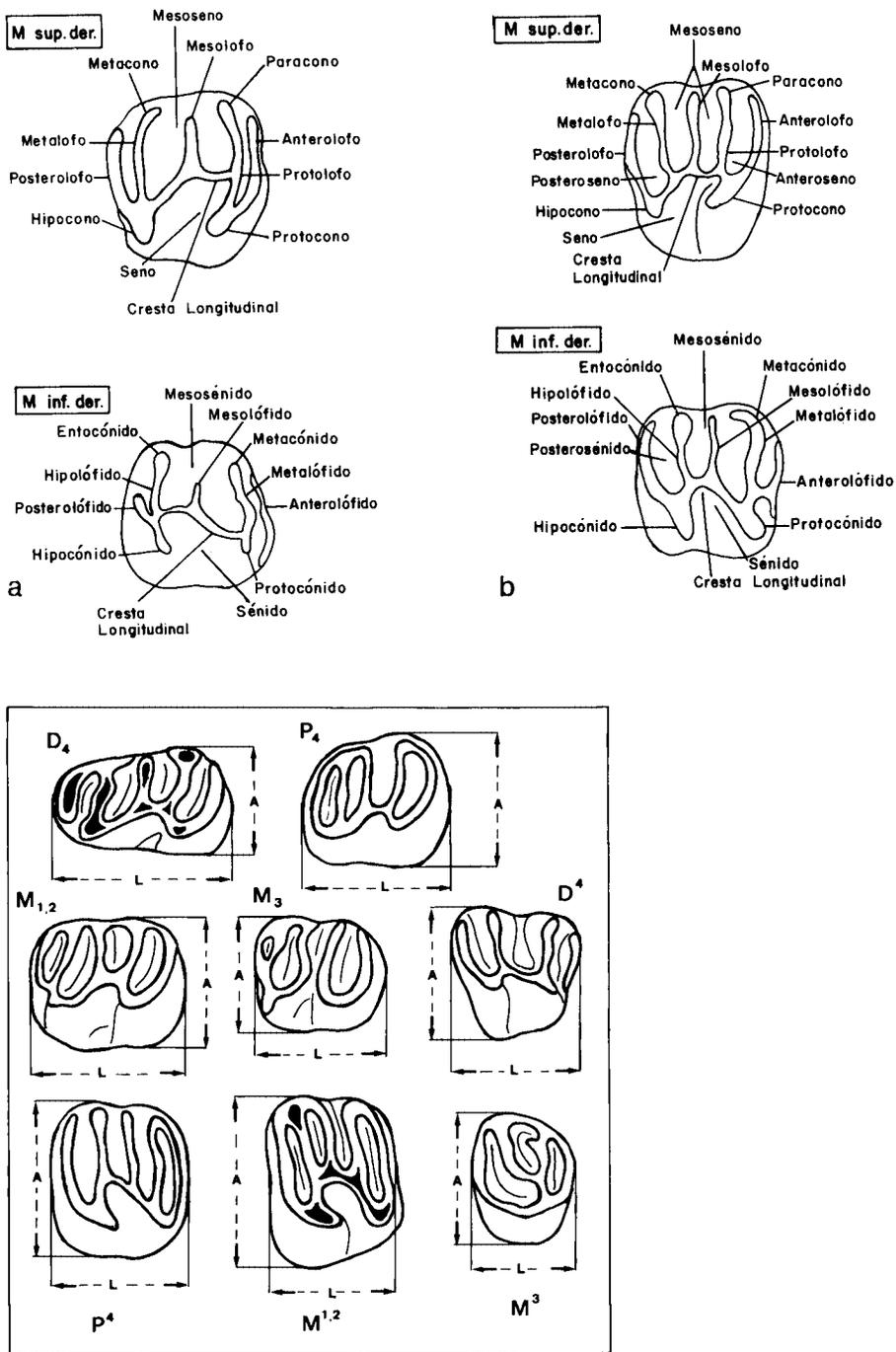


Fig. 2. Nomenclatura y esquema de medidas. 2a: Nomenclatura utilizada para la descripción de los dientes de *Rhodanomys* - *Ritteneria*. 2b: Nomenclatura utilizada para la descripción de los dientes de *Pseudotheridomys* - *Ligerimys*. 2c: Medidas tomadas en los dientes de los Eomyidae.

y al Dr. R. Daams les agradezco su colaboración en la traducción de los textos alemanes.

Las fotos de microscopio electrónico de barrido fueron hechas en el Medische Centrum voor Elektronische Microscopie de Groningen (Holanda); el Sr. Havinga realizó el metalizado y fotos de parte del material. E. Martin efectuó las fotografías de lupa binocular y las reproducciones de las láminas. La delineación corrió a cargo de R. Daams, M. Díaz Molina, N. López Martínez, y E. Moreno-Eiris. M. de Andres e I. Corchon mecanografiaron el texto con gran eficiencia y rapidez.

A mi familia, especialmente a mis padres, a Merche, Maru y Remmert, agradezco su constante estímulo y comprensión. A mis queridos amigos y compañeros: Covadonga Carrascosa, Gloria Cuenca, Margarita Díaz, Javier Esteban, Fernando Garcia, Natxo Lacomba, Javier Martínez, Elena Moreno, Rizos Sacristán y Paloma Sevilla quiero agradecerles su amistad y apoyo a lo largo de estos años. Con J. Martínez y Rizos estaré eternamente endeudada, su afecto, ayuda y amistad han sido fundamentales para mí.

Este trabajo se ha efectuado en el Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas de la U.C. de Madrid, con la ayuda de una beca del P.F.P.I. del Ministerio de Educación y Ciencia.

La Caja de Ahorros y Monte de Piedad de Madrid me concedió un crédito-ayuda para la realización de este trabajo de investigación.

Una parte del trabajo de campo, fue subvencionada por la 'Nederlandse organisatie voor zuiver-wetenschappelijk onderzoek (Z.W.O.)' a través de becas concedidas a R. Daams y M. Freudenthal.

Sistemática

Familia Eomyidae Depéret & Douxami, 1902

Diagnosis rectificada (a partir de Fahlbusch, 1970, p. 103)

Familia de roedores cuya fórmula dental es: 1 0 1 3/ 1 0 1 3. Incluye desde formas bunodontas a lofodontas. Los D⁴ son trapezoidales, los M¹ tienen un contorno cuadrangular y los M² un contorno rectangular; la anchura es mayor que la longitud en estos últimos. Los M³ tienen reducida la parte posterior con respecto a la anterior. Los D₄ son muy alargados, la parte anterior de éstos y de los P₄ se encuentra reducida. Los M_{1,2} tienen contornos desde cuadrangulares a rectangulares. Presentan cuatro cúspides y cinco, cuatro, tres o dos crestas transversales, y una cresta longitudinal que puede ser larga, mediana, corta o estar ausente. Los molares presentan tres raíces, y los premolares dos o tres, según los casos.

Género *Rhodanomys* Depéret & Douxami, 1902

Diagnosis original traducida (Depéret & Douxami, 1902, p. 69)

Los molares inferiores, los únicos conocidos, cuyo número es cuatro, están formados por dos medias lunas de esmalte, unidas por medio de un istmo longitudinal más cercano al borde externo; los extremos de las medias lunas presentan una tendencia a curvarse el uno hacia el otro, especialmente en el borde interno. El valle externo es más estrecho y se dirige hacia la parte posterior; el valle interno es largo con pilares de esmalte accesorios que recuerdan los crochets de los molares de Rinoceronte.

Diagnosis rectificada

Eomyido de dientes lofodontos. Los premolares superiores suelen estar muy simplificados; antero-, meso- y posterolofos suelen estar ausentes o tener un desarrollo escaso. El mesolofos, en los $M^{1,2}$, es largo en la mayoría de los casos, aunque también puede encontrarse reducido o ausente, pero debe estar presente en al menos el 60 % de los M^1 y en el 45 % de los M^2 . El mesolofido se encuentra, aunque esté reducido, en más del 50 % de los $M_{1,2}$. La cresta longitudinal en los elementos de la dentición inferior suele encontrarse completa.

Especie tipo — *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902.

Otras especies atribuidas al género

Rh. transiens Hugueney, 1969; *Rh. oscensis* sp. nov.

Distribución estratigráfica del género

Oligoceno superior y tránsito Oligoceno-Mioceno de Alemania, Francia, Suiza y España.

Rhodanomys transiens Hugueney, 1969

Lám. 1: fig. 1-21; 2: fig. 1-5; 3: fig. 1-2.

- pars 1929 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Viret, p. 73-76, lám. 29, fig. 1, 3, 4 y 7.
 ? 1935 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Dehm, p. 34, fig. 3.
 pars 1951 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Stehlin & Schaub, p. 130, fig. 189.
 1966 *Eomys schlosseri* (Depéret & Douxami, 1902) – Thaler, p. 173
 ? 1968 *Rhodanomys* aff. *schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Fahlbusch, p. 232-233, fig. 5, lám. 14, fig. 29-32.
 1969 *Rhodanomys (schlosseri) transiens* sp. nov. – Hugueney, p. 77-89, fig. 49, lám. 3, fig. 1-2 y 12.
 1969 *Rhodanomys* sp. B – Hugueney, p. 89-91, lám. 3, fig. 3-6 y 13.
 ? 1972 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Hugueney & Kissling, p. 65.
 ? 1973 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – de Bonis, p. 62-65, fig. 14.
 ? 1977 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Aguilar, p. 87, fig. 2.
 1978 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Bau delot & Olivier, p. 10, fig. 4.
 1982 *Rhodanomys transiens* Hugueney, 1969 – Engesser & Hugueney, p. 62-64, fig. 3 y 4.
 1982 *Rhodanomys* cf. *transiens* Hugueney, 1969 – Engesser & Hugueney, p. 72, fig. 11.
 non 1984 *Rhodanomys* cf. *transiens* Hugueney, 1969 – Engesser et al., p. 21, fig. 19c.
 1984 *Rhodanomys transiens* Hugueney, 1969 – Engesser et al., p. 32, fig. 33c.
 ? 1985 *Rhodanomys* aff. *transiens* Hugueney, 1969 – Mojon et al., p. 656.

Holotipo — Mandíbula izda. con P_4 - M_3 , n. 97.308 in Hugueney, 1969, lám. 3, fig. 2.

Localidad tipo — Coderet (Allier, Francia). Margas grises, capa 3.

Edad — Zona W (Alvarez Sierra, Daams, Lacomba, López Martínez & Sacristán Martín, 1987).

Repartición — Coderet, La Colombière, Dieupentale, Weissenburg 6?, Gérignoz, Findreuse 11 y 8?, Paudèze 2, Boudry 2?, y Bergasa.

Distribución estratigráfica — 'Arverniense' (Oligoceno superior) de Alemania, Francia, Suiza y España.

Traducción de la diagnosis original (Hugueney, 1969, p. 77)

Subespecie de mayor talla que la forma tipo, con un mesolofido mejor desarrollado en los M_1 y M_2 ; el M_1 presenta frecuentemente, en estado fresco, cinco anticlinales internos.

Yacimiento — Bergasa (La Rioja).

Material y medidas

Elemento	Longitud			Anchura				
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
D ⁴	67	0.93	1.08	1.23	69	0.91	1.04	1.21
P ⁴	55	0.93	1.05	1.19	57	1.00	1.13	1.30
M ¹	99	0.98	1.15	1.27	97	1.14	1.32	1.55
M ²	117	0.88	0.97	1.10	105	1.06	1.25	1.47
M ³	100	0.68	0.81	0.93	96	0.80	0.96	1.13
D ₄	72	1.14	1.27	1.52	83	0.70	0.83	0.93
P ₄	74	0.84	1.02	1.18	81	0.80	0.92	1.10
M _{1,2}	244	0.96	1.16	1.37	251	1.02	1.17	1.35
M ₃	133	0.83	1.00	1.15	129	0.83	0.97	1.13

Diagramas Longitud/Anchura ver Fig. 3 y 4.

Características generales

Dientes de talla relativamente grande. En la mayor parte de los ejemplares las cúspides son visibles, aunque su grado de bunodoncia es mucho menor que en *Eomys*. Los P₄ tienen dos raíces, más o menos equidimensionales, una anterior y otra posterior. Los premolares superiores y los molares tanto superiores como inferiores presentan tres raíces; en el caso de los superiores la raíz lingual es muy robusta y las dos labiales son más pequeñas, pero están bien desarrolladas y son fuertes. En los inferiores las dos raíces anteriores se encuentran bien separadas entre sí.

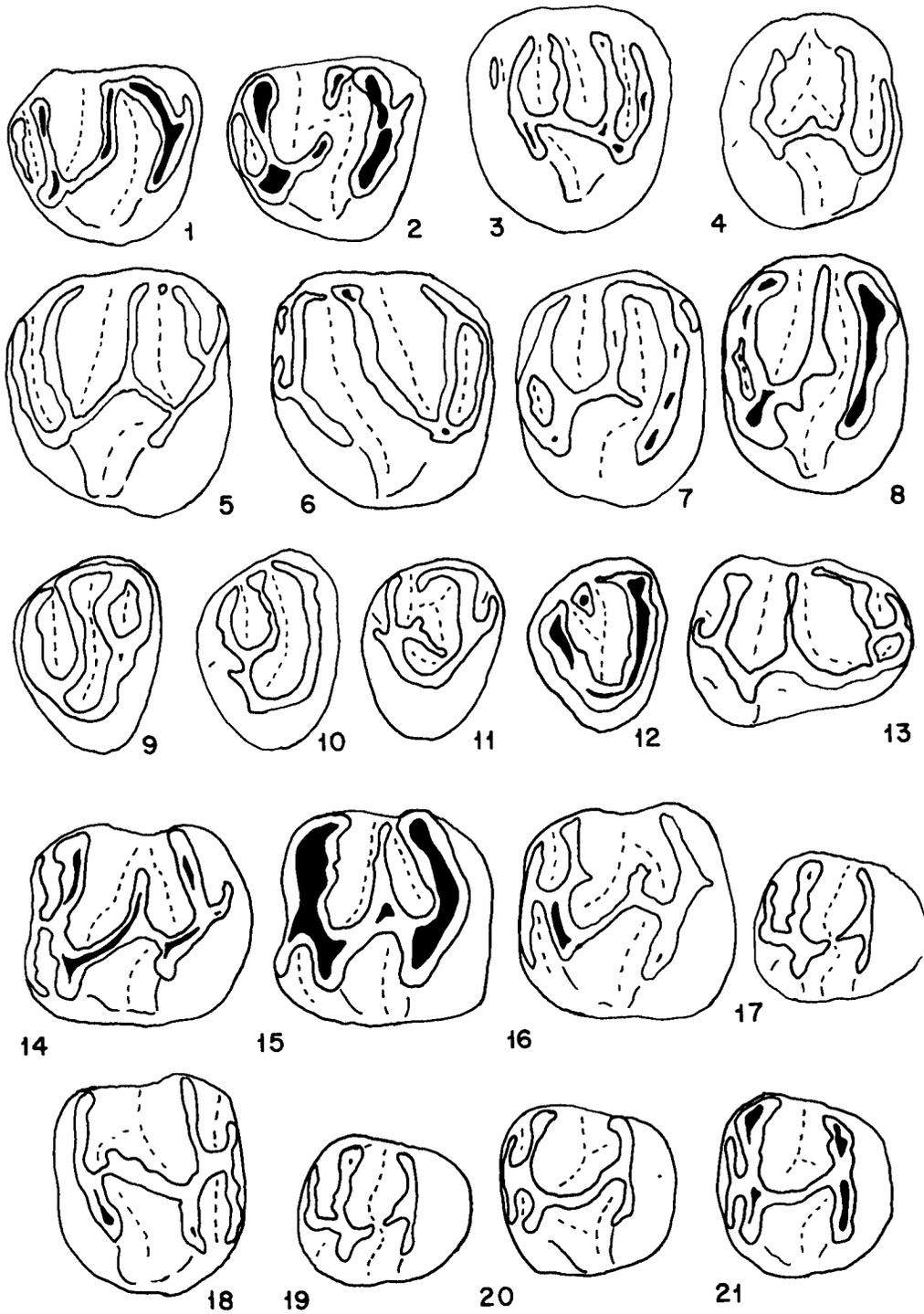
Lámina 1

Rhodanomys transiens Hugueney, 1969
Bergasa.

- Fig. 1. D⁴ dcho., BG-1.005.
 Fig. 2. D⁴ dcho., BG-1.338.
 Fig. 3. P⁴ izdo., BG-1.181.
 Fig. 4. P⁴ izdo., BG-1.012.
 Fig. 5. M¹ dcho., BG-1.112.
 Fig. 6. M¹ izdo., BG-1.023.
 Fig. 7. M² dcho., BG-1.117.
 Fig. 8. M² dcho., BG-1.162.
 Fig. 9. M³ dcho., BG-1.047.
 Fig. 10. M³ dcho., BG-1.198.
 Fig. 11. M³ dcho., BG-1.200.
 Fig. 12. M³ dcho., BG-1.050.
 Fig. 13. D₄ dcho., BG-42.
 Fig. 14. M_{1,2} izdo., BG-1.083.
 Fig. 15. M_{1,2} izdo., BG-60.
 Fig. 16. M_{1,2} izdo., BG-47.
 Fig. 17. M₃ izdo., BG-12.
 Fig. 18. M_{1,2} dcho., BG-18.
 Fig. 19. M₃ izdo., BG-12.
 Fig. 20. M₃ izdo., BG-1.295.
 Fig. 21. M₃ izdo., BG-30.

Aprox. × 29.

Lám. 1



Descripción de Rhodanomys transiens de Bergasa

D⁴ — No es fácil observar el anterolofio, ya que los dientes de leche suelen presentar un elevado grado de desgaste. De todas formas en un solo caso el anterolofio está reducido a un tubérculo pequeño; en el resto de los casos observables el anterolofio tiene un desarrollo de medio a pequeño, siendo más frecuente el desarrollo medio: el anterolofio sale de la mitad del protofio y se desarrolla a lo largo de toda la mitad labial del diente, en el extremo externo está aislado. El protofio se dirige levemente en la parte lingual hacia la parte posterior del diente. El mesolofio en 94 casos tiene un buen desarrollo, presentándose completo y llegando al borde labial donde se puede unir o no al protofio (si se une a esta cresta lo hace por debajo de la superficie oclusal, ya que la mitad labial del mesolofio es más baja). El mesolofio puede unirse al protocono o al protofio (en la zona más próxima a esta cúspide) por medio de una fina cresta (en 69 ejemplares), en otros 20 ejemplares esta cresta está presente, pero no llega al protocono y en 5 ejemplares falta por completo. En 2 casos el mesolofio tiene buen desarrollo, pero se encuentra partido en dos trozos; en 3 casos se encuentra muy reducido y en 6 ausente, entonces existe una cresta longitudinal que une el proto- y el metalofio; en 3 de estos casos se observa la presencia de un tubérculo labial situado entre el proto- y el metalofio. Esta última cresta se une a la parte anterior del hipocono. El posterolofio es también difícil de observar, es más estrecho que el resto de las crestas y sale de la parte posterior del hipocono. Puede tener un desarrollo largo o mediano, pero no llega nunca al borde externo. En 8 ejemplares tiene un pequeño desarrollo pudiendo salir en 4 casos de la parte media del metalofio, y puede unirse o no, indistintamente, por su extremo labial al metalofio. El seno lingual se orienta hacia la parte anterior y puede llegar a conectar con el seno labial (situado entre el proto- y el mesolofio), aunque habitualmente no están conectados.

P⁴ — Presentan un contorno redondeado. El anterolofio está frecuentemente ausente, aunque en 7 ejemplares podemos observar uno o dos pequeños tubérculos situados por debajo de la superficie oclusal en la parte anterior del diente, y en 4 ejemplares se ve una pequeña y estrecha cresta desarrollada en la mitad labial del diente; en uno de estos casos está aislada por sus dos extremos y en los otros tres sólo anteriormente se encuentra libre. El protofio se arquea en forma de media luna. En 5 ejemplares existe un mesolofio largo que llega al borde externo, que es más estrecho y bajo que el proto- y el metalofio; en otros 3 ejemplares de la cresta longitudinal sale un pequeño mesolofio. En el resto de los casos el mesolofio está ausente pero existe la cresta longitudinal; ésta en 20 ejemplares presenta una inflexión en su zona más o menos central y tiene en 3 ocasiones un tubérculo labial entre el proto- y el metalofio; en 27 ejemplares es rectilínea (existiendo en 4 de estos ejemplares un tubérculo labial entre el proto- y el metalofio). La posición de la cresta longitudinal es desde central a ligeramente lingual. El metalofio es transversal y se une al hipocono en la parte anterior de esta

Lámina 2

Rhodanomys transiens Huguency, 1969
Bergasa.

Fig. 1. M¹ dcho., BG-1.561.

Fig. 2. M² dcho., BG-1.688.

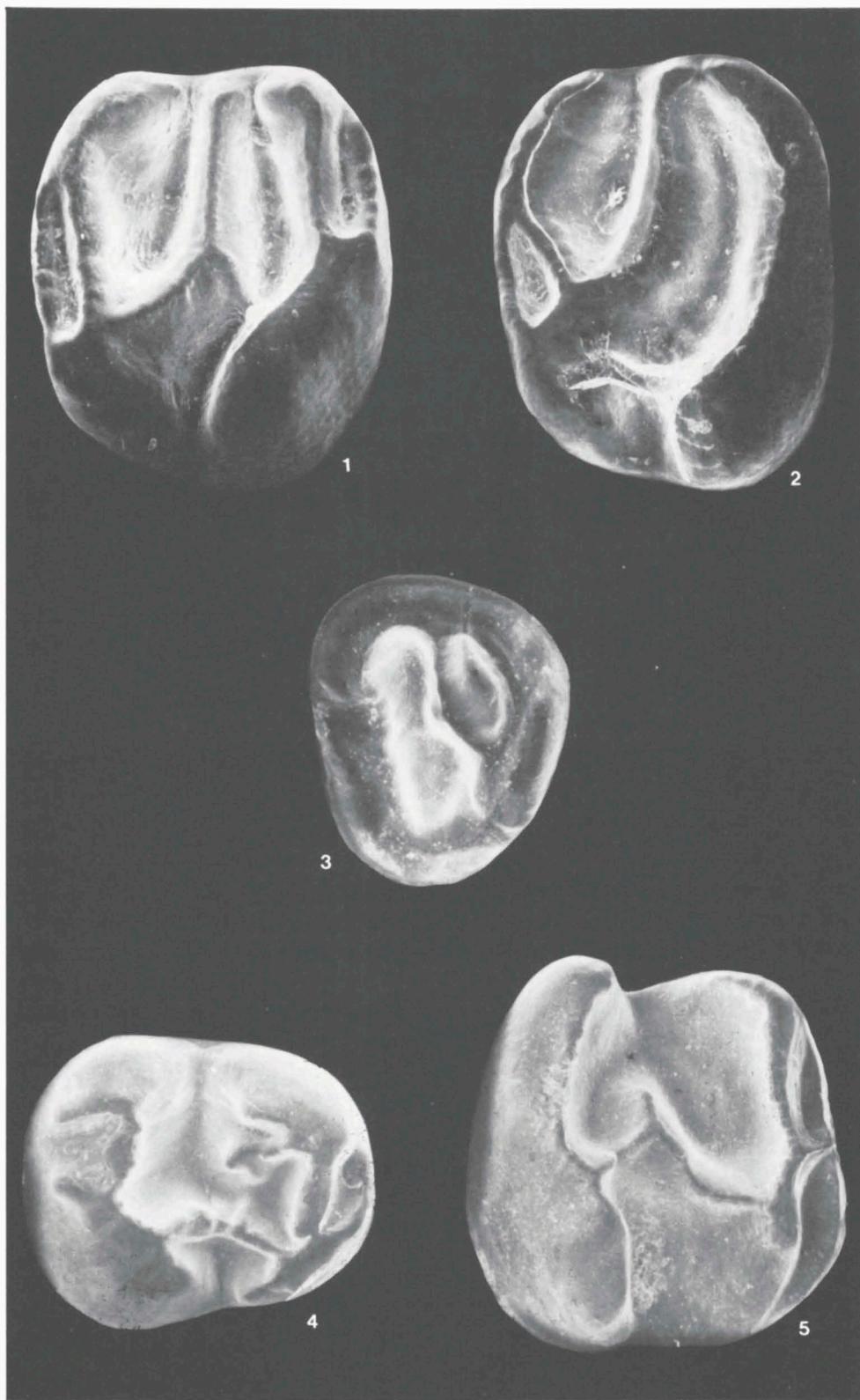
Fig. 3. M³ izdo., BG-1.800.

Fig. 4. P₄ dcho., BG-1.955.

Fig. 5. M_{1,2} dcho., BG-2.021.

Aprox. × 57.

Lám. 2



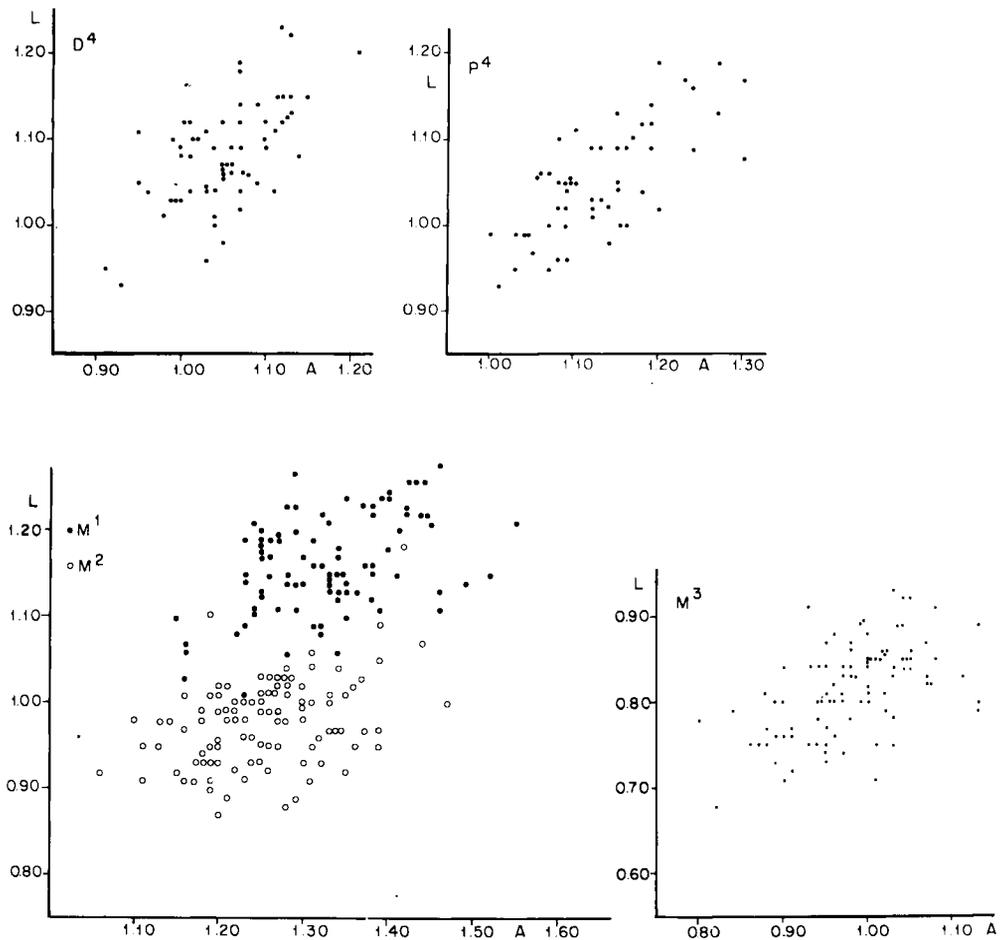


Fig. 3. Diagramas Longitud/Anchura para D⁴, P⁴, M¹, M² y M³ de *Rhodanomys transiens* de Bergasa.

cúspide. El posterolofio nunca llega al borde externo, puede tener tamaño medio (14 ejemplares), es pequeño en 23 casos. Tanto si es mediano como si es pequeño es siempre más bajo y estrecho que el metalofio y puede unirse a éste o no, indistintamente, por su extremo más externo. En 2 casos es residual, en forma de tubérculo, y en 10 casos está totalmente ausente.

M^{1,2} — El anterolofio está mejor desarrollado y presente con más frecuencia en los M¹ que en los M² (ver Fig. 20). Cuando el anterolofio está presente es más estrecho y bajo que las otras crestas y si es residual (tubérculo) suele situarse por debajo de la superficie oclusal. El protofio en la zona lingual se dirige hacia la parte posterior del diente hasta unirse al protocono, que en ocasiones tiene una posición bastante retrasada.

En los M¹ el mesolofio suele estar bien desarrollado (ver Fig. 21). Llega al borde externo y aquí suele unirse a la base del paracono (en un caso el mesolofio está partido). Con frecuencia existe una cresta fina que conecta el mesolofio con el protocono (89 casos); en 28 ejemplares la cresta está presente, pero está separada del protocono por medio de un surco y en 23 casos está ausente. Sólo en 2 casos el mesolofio se encuentra reducido a una pequeña protuberancia en la cresta longitudinal y en estos dos casos también se observa un tubérculo labial entre proto- y mesolofio.

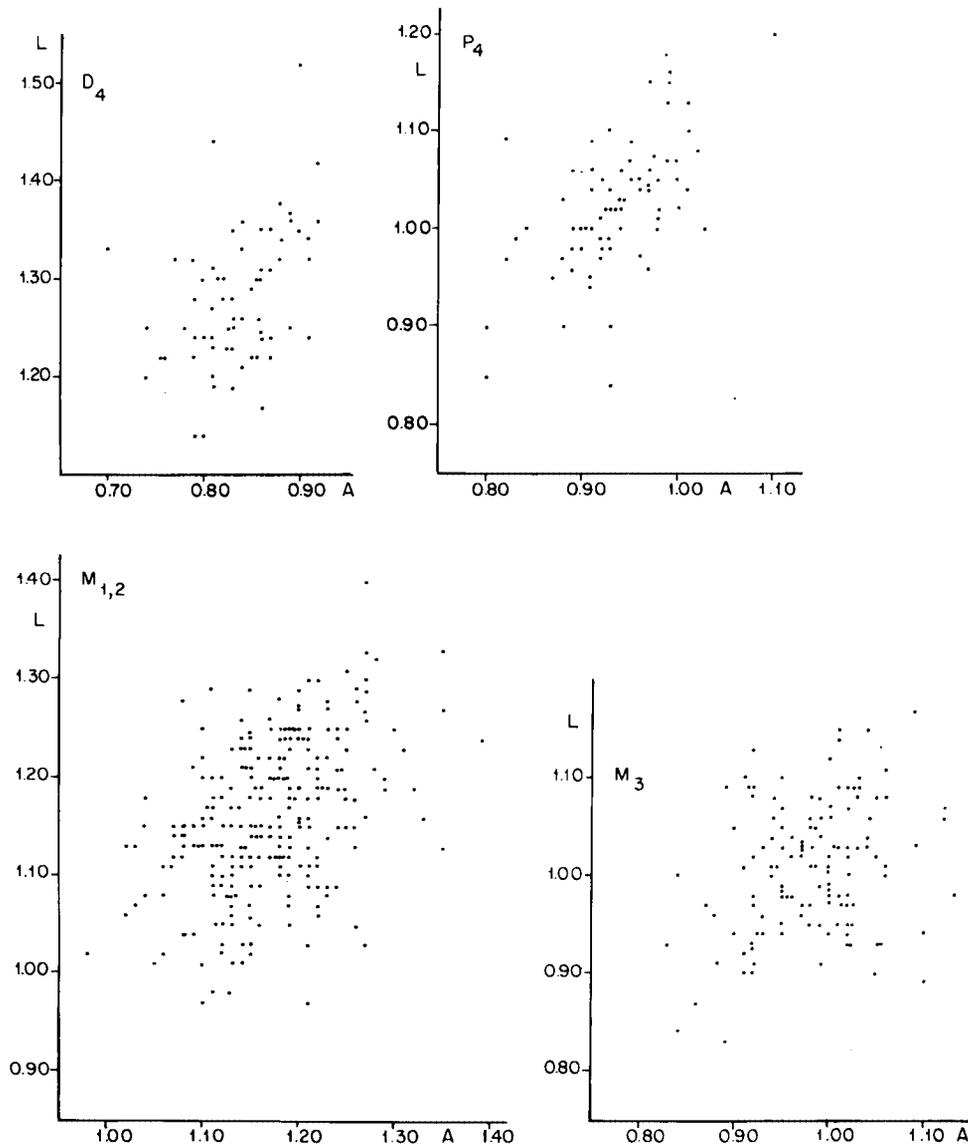


Fig. 4. Diagramas Longitud/Anchura para D_4 , P_4 , $M_{1,2}$ y M_3 de *Rhodanomys transiens* de Bergasa.

En los M^2 el mesolofa está con más frecuencia reducido, pero generalmente tiene también buen desarrollo (Fig. 22). En 71 casos el mesolofa se une al protofona o a veces al protocono (pero con más frecuencia al protofona) por medio de una cresta pequeña; en 24 casos esta cresta existe pero está separada del protofona por medio de un surco y en 32 casos no existe (todos los ejemplares descritos anteriormente presentan el mesolofa largo). En 1 caso el mesolofa tiene un desarrollo medio, en 3 se encuentra reducido a una pequeña cresta que sale de la cresta longitudinal (en uno de estos 3 ejemplares existe un tubérculo labial entre el proto- y el metalofa). En 1 caso el mesolofa tiene un desarrollo dividido en dos partes: una labial, unida al protofona, y otra que sale del metalofa, y en 1 caso la cresta longitudinal tiene un desarrollo exclusivamente posterior.

El metalofo se une al hipocono en la parte anterior de dicha cúspide. Con frecuencia existe dificultad para ver el desarrollo del posterolofo, puede faltar en algún M^2 (8 ejemplares) y en general, tiene mejor desarrollo en los M^1 (Fig. 25). Cuando existe se observa que es más bajo y estrecho que el metalofo y sale de la parte posterior del hipocono; aunque en algún caso puede estar conectado directamente al metalofo (4 casos en los M^1 y nunca en los M^2). El seno lingual se dirige fuertemente hacia la parte anterior. El protocono y el hipocono pueden llegar a estar bastante próximos, pero nunca se llega a cerrar el seno lingual.

M^3 — En general el hipocono está reducido, pero en algunos ejemplares puede llegar a observarse. En 18 casos la morfología de estos elementos está muy reducida y consiste en dos crestas (proto- y metalofo), unidas lingualmente; en 2 de estos casos se observa un pequeñísimo anterolofo y en 4 casos existe un tubérculo labial entre proto- y metalofo; en otros 4 casos del metalofo sale una pequeña protuberancia lingual. El resto de los M^3 tienen una morfología más complicada (Fig. 27), conservando el mesolofo y en 13 ejemplares está presente un anterolofo de pequeño tamaño. El proto- y el metalofo, también en estos casos de morfología más complicada, suelen estar unidos lingualmente, la unión se puede realizar de una forma directa, o porque el valle existente entre las dos crestas sea muy somero.

D_4 — En los ejemplares que no han sufrido demasiado desgaste observamos un anterolofido que se une por ambos extremos al metalofido. Este último es bastante transversal, pero en su borde lingual se dirige hacia la parte posterior. En el borde labial, con frecuencia, existe una protuberancia cerca de la base del protocónido; incluso puede llegar a existir una muralla baja y estrecha que conecta el meta- y el hipolofido, cerrando someramente el sénido labial. La cresta longitudinal suele estar siempre completa, aunque en algunos ejemplares está separada del hipolofido por medio de un surco. El mesolofido, generalmente largo, aunque en ocasiones puede ser también mediano o pequeño, está siempre presente. El posterolofido, cuando se puede observar, es una cresta pequeña o mediana que sale aproximadamente de la mitad del hipolofido, pero nunca llega al borde lingual. La superficie oclusal se puede complicar en ocasiones por la presencia de protuberancias o de tubérculos entre el meta- y el mesolofido.

P_4 — Cuando existe anterolofido se sitúa por debajo de la superficie oclusal y es más estrecho que el metalofido; nunca es largo y sus contactos con el metalofido son variables (Fig. 28); en 10 ocasiones se encuentra reducido a un diminuto y bajo tubérculo e incluso en 17 casos está totalmente ausente. El metalofido es transversal o se puede dirigir tanto labial como lingualmente hacia la parte posterior del diente; en el borde

Lámina 3

Rhodanomys transiens Huguency, 1969

Bergasa.

Fig. 1. $M_{1,2}$ dcho., BG-2.032.

Fig. 2. M_3 izdo., BG-2.250.

Rhodanomys schlosseri Depéret & Douxami, 1902

Moncalvillo.

Fig. 3. $M_{1,2}$ dcho., MON-866.

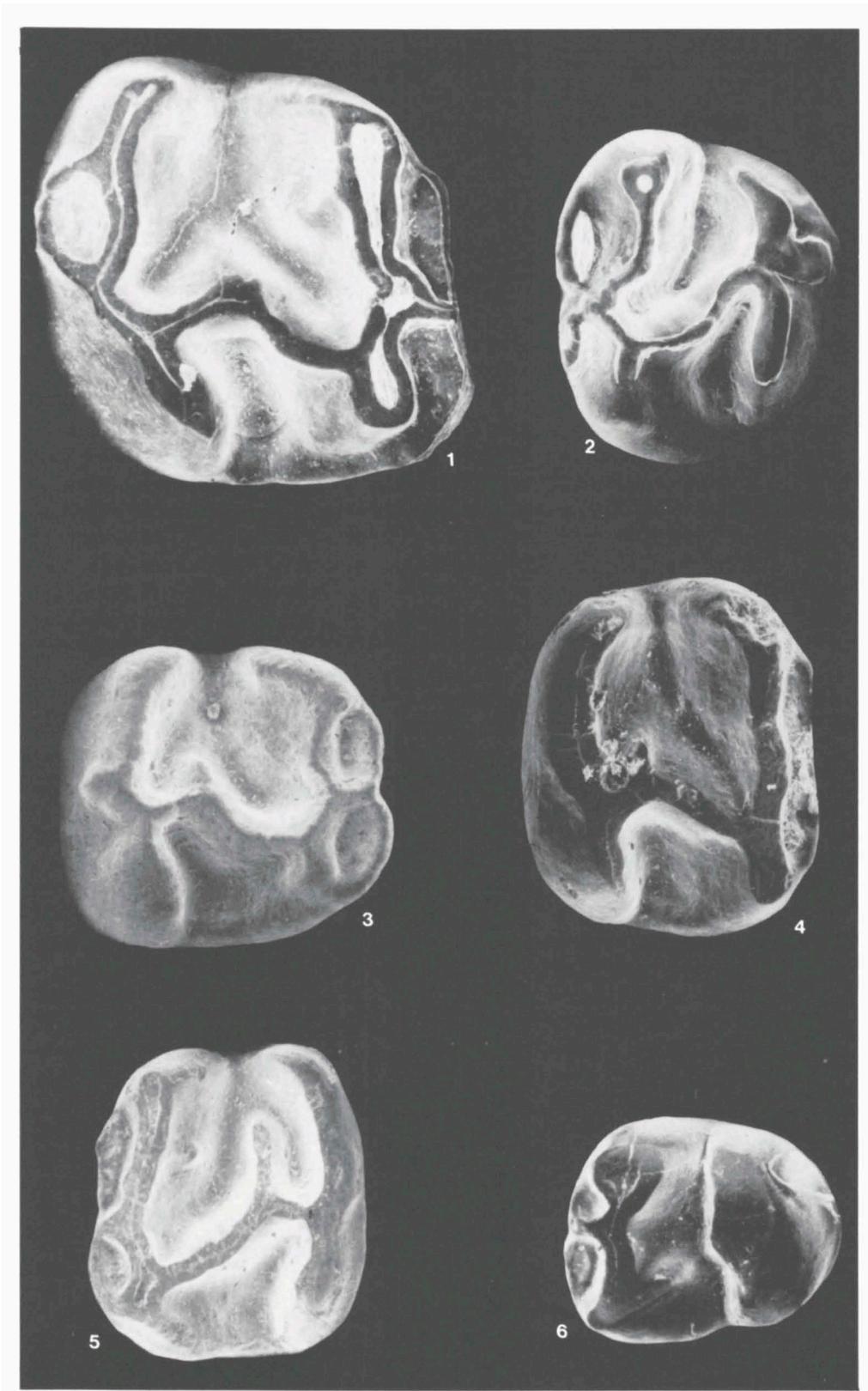
Fig. 4. $M_{1,2}$ dcho., MON-877.

Fig. 5. $M_{1,2}$ izdo., MON-902.

Fig. 6. M_3 izdo., MON-976.

Aprox. $\times 57$.

Lám. 3



labial puede llegar casi a cerrar el sénido. En numerosas ocasiones observamos una protuberancia e incluso, a veces, una pequeña cresta que sale en cualquier punto de la mitad más lingual del metalófidio. La cresta longitudinal en 6 ocasiones está interrumpida en la parte central; en el resto de los ejemplares se desarrolla completa, pudiendo tener un trazado rectilíneo y orientación anterolabial (37 casos) o paralelo a la longitud (3 casos); en 34 ejemplares la cresta longitudinal presenta una inflexión cerca del hipolófidio (de donde tendría, teóricamente, que salir el mesolófidio), y en 2 casos existe un esbozo de mesolófidio. El posterolófidio suele estar ausente (57 ejemplares) pero en 10 se observa un tubérculo posterior unido al hipolófidio por su zona más central; en 8 casos existe una pequeñísima cresta que se desarrolla en la mitad lingual del diente cuyas conexiones con el hipolófidio son variables, y en 1 caso existe un posterolófidio de tamaño medio que está libre lingualmente. El sénido labial se dirige fuertemente hacia la parte posterior del diente.

M_{1,2} — Algunos ejemplares presentan la parte posterior reducida. El anterolófidio es más bajo y estrecho que el metalófidio y con frecuencia está formado por tubérculos unidos entre sí. En general tiene un tamaño medio (e incluso largo); sus contactos con el metalófidio son muy variables, pero predomina el morfotipo de unión en el centro de la anchura del diente, desarrollándose el anterolófidio en dos mitades que pueden ser equidimensionales (en la mayor parte de las ocasiones) o la parte lingual puede ser más pequeña. En 19 ocasiones el anterolófidio es pequeño pudiendo estar unido o no por sus extremos o por el centro al metalófidio. Este último es más o menos transversal, se une al protocónido por la parte anterior de esta cúspide. La cresta longitudinal en 1 caso está interrumpida en su zona media y no existe mesolófidio; en los demás casos está completa, en 37 ejemplares es rectilínea y se orienta anterolabialmente, yendo desde el protocónido al hipolófidio, no existiendo mesolófidio en estos casos tampoco. En los demás ejemplares la cresta longitudinal sale del protocónido y se dirige al hipolófidio, existiendo una inflexión cerca del hipolófidio; en 21 de estos casos no hay mesolófidio, en 127 en esta zona existe un pequeño mesolófidio; en 116 hay un mesolófidio mediano y en 5 casos uno largo que llega casi al borde lingual. El mesolófidio se orienta siempre hacia la zona posterolingual. En 9 casos se observa un pequeño posterolófidio que sale más o menos de la mitad del hipolófidio y está libre en su extremo lingual. En 35 casos se observa en esta zona un tubérculo unido al hipolófidio y en el resto el posterolófidio se encuentra ausente. El sénido se orienta fuertemente hacia atrás.

M₃ — Cuando existe anterolófidio éste es más bajo que la superficie oclusal y más estrecho que el metalófidio. Puede llegar a ser bastante largo aunque habitualmente es pequeño (Fig. 34) y sus conexiones con el metalófidio son variables. El anterolófidio en 10 casos es residual, pudiendo estar formado por uno (8 casos) o dos (2 casos) tubérculos; y en 3 ejemplares está claramente ausente. El metalófidio puede ser rectilíneo y transversal o unirse al protocónido por la parte anterior de esta cúspide. La cresta longitudinal está siempre presente y puede estar reducida: en 1 caso no llega al hipolófidio (pero es bastante larga); y en 22 ocasiones se encuentra interrumpida en la zona central. En el resto de los casos está completa y es rectilínea, dirigida anterolabialmente en 87 ejemplares; en 24 casos muestra una inflexión cerca del hipolófidio, de tal forma que el brazo más largo de la cresta longitudinal es el anterior, en 5 de estos 24 ejemplares se observa un esbozo de mesolófidio en esta inflexión. El posterolófidio está siempre ausente. El sénido se dirige hacia la parte posterior del diente, y en bastantes ocasiones (cuando la cresta longitudinal muestra la inflexión), el sénido penetra hasta casi la mitad de la anchura del diente.

Discusión

Rhodanomys transiens fue descrito por Huguency (1969) en la localidad francesa del Oligoceno superior de Coderet, como una subespecie de *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902. Posteriormente, el hallazgo de este mismo taxón en numerosas localidades de la molasa suiza, en el Oligoceno superior de Findreuse 8 y 11, La Paudèze (Engesser & Huguency, 1982) y en el Mioceno inferior de Boudry 2 (Mojon et al., 1985), ha permitido conocer más a fondo las diferencias existentes entre *Rh. transiens* y la especie tipo *Rh. schlosseri*. La mayor talla, menor hipsodoncia, el mayor desarrollo del mesolófido y posterolófido en los molares superiores, son características de *Rh. transiens* que se han considerado como suficientes para justificar la separación a nivel específico. Engesser & Huguency (1982) en su estudio de las faunas de la molasa suiza (Findreuse y La Paudèze) ya elevaron a rango específico a este taxón.

Huguency (op. cit.) describe en Coderet junto a *Rh. transiens* *Rhodanomys* sp. B; las características morfológicas de este último son idénticas a *Rh. transiens*, si bien en algunos elementos la talla es ligeramente mayor. Teniendo en cuenta la escasez de material de *Rhodanomys* sp. B (3 dientes aislados y 5 fragmentos de mandíbulas y maxilas), la semejanza morfológica y el solapamiento que se produce en la distribución de las medidas en muchos elementos (Fig. 12 y 13), podemos pensar que este material pertenece a *Rh. transiens*, posibilidad que ya fue apuntada por la propia Huguency (1969, p. 90).

La población de *Rhodanomys* encontrada en Bergasa es métrica (Fig. 3 y 4) y morfológicamente homogénea; si observamos las tablas de distribución de caracteres (Fig. 15 y siguientes) la variabilidad mostrada por la población entra dentro de la esperada para una población representada por unos 1.200 dientes. Su talla y caracteres morfológicos nos han permitido asimilar el material de Bergasa a la especie *Rh. transiens*. Los M¹ (Fig. 20), en estado fresco, presentan en considerable proporción (77 %) un anterolofa de mediano desarrollo, si bien el anterolofa dentro de los *Rhodanomys* nunca tiene un desarrollo importante y en los casos más favorables parte de la mitad más labial del protofofo; los M², en general, se encuentran más reducidos que los M¹; presentan no sólo mayor reducción en el desarrollo del anterolofa (Fig. 20) sino también del mesolofa (4 % de ejemplares con mesolofa reducido o ausente, Fig. 22). Hemos de señalar la presencia en un 82 % de los M³ (Fig. 27) del mesolofa. En la dentición inferior observamos en algunos P₄ la presencia de una cresta accesoria que sale de la mitad más lingual del metalófido. En general (ver Fig. 32) el mesolófido se encuentra bastante bien desarrollado. En los M_{1,2} el sénido (Fig. 33) se orienta fuertemente hacia atrás. En los M₃ (Fig. 35) se observa que la cresta longitudinal suele estar completa.

Rh. transiens de Bergasa se ha comparado con el material de Coderet (capa 1) que amablemente puso a nuestra disposición la Dra. M. Huguency. La talla es semejante en ambas poblaciones y morfológicamente cabe destacar, sólo, el menor grado de desarrollo del anterolofa en los M¹ de Coderet, y la menor frecuencia en la unión entre el protocono o protofofo y el mesolofa, especialmente en los M².

Dadas las semejanzas métricas y morfológicas existentes entre el material de *Rh. transiens* de Bergasa y Coderet, podemos afirmar que se encuentran en un nivel evolutivo muy similar las poblaciones de ambas localidades.

Entre el material de *Rh. transiens* de la molasa suiza y el de Bergasa, no parecen existir grandes diferencias, si bien es verdad que la variabilidad del material suizo es difícil de conocer, ya que es muy escaso.

Baudelot & de Bonis (1978) describen en el Oligoceno superior de Dieupentale *Rhodanomys schlosseri* que en nuestra opinión, teniendo en cuenta su morfología,

podría ser *Rh. transiens*. La población de Dieupentale tiene, unicamente, una talla ligeramente menor (Fig. 12 y 13) que la del material de Bergasa.

Rhodanomys schlosseri Depéret & Douxami, 1902

Lám. 3: fig. 3-6; 4: fig. 1-6; 5: fig. 1-16; 6: fig. 1-21.

- 1902 *Rhodanomys schlosseri* sp. nov. – Depéret & Douxami, p. 69-71, fig. 4, lám. 6, fig. 34-34a.
- ? 1935 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Dehm, p. 34, lám. 2, fig. 3.
- 1937 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Viret & Hürzeler, p. 138.
- non 1937 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Dehm, p. 352.
- ? 1939 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Tobien, p. 168-169.
- non 1941 *Eomys schlosseri* (Depéret & Douxami, 1902) – Freudenberg, p. 112-114, fig. 9-10, lám. 12, fig. 9 y 10.
- pars 1951 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Stehlin & Schaub, p. 294, fig. 505.
- 1969 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Hugueney, p. 91-93.
- ? 1973 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – de Bonis, p. 62-65, fig. 14.
- 1974 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Aguilar, p. 355-356, fig. 7.
- 1974 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Hugueney, p. 62-63, fig. 6 y 7.
- 1977 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Aguilar, p. 88, fig. 3.
- non 1979 cf. *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Díaz Molina & López Martínez, p. 156, lám. 1, fig. 1.
- 1982 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Engesser & Hugueney, p. 61, fig. 1.
- 1985 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Cuenca Bescós, p. 67-73, lám. 6, fig. A-J, lám. 7, fig. A-K.
- 1985 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Mojon et al., p. 657-658, fig. 13.
- 1985 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Agustí et al., p. 138, lám. 2, fig. 7-12.
- 1986 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Daams et al., lám. 2, fig. 1-6.

Lectotipo — Depéret & Douxami (1902) no señalan un holotipo para *Rh. schlosseri* en Pymont-Challonges; estos autores figuran una mandíbula dcha. con P₄, M_{1,2,3} en la p. 70, fig. 4 que nosotros proponemos como lectotipo de la especie.

Localidad tipo — Pymont-Challonges (Savoie, Francia).

Edad — Zona X de Daams & van der Meulen, 1984.

Repartición — Pymont-Challonges, Nouvelle Faculté de Médecine, Les Cévennes, Saulcet, Ponce-nat, Tomerdingen ?, Vaux, Boudry 1 y 3, Findreuse 3, Autol 1 y Moncalvillo.

Distribución estratigráfica — Tránsito Oligoceno-Mioceno de Alemania, Francia, Suiza y España.

Diagnosis original traducida (Depéret & Douxami, 1902, p. 69)

Ver la diagnosis del género.

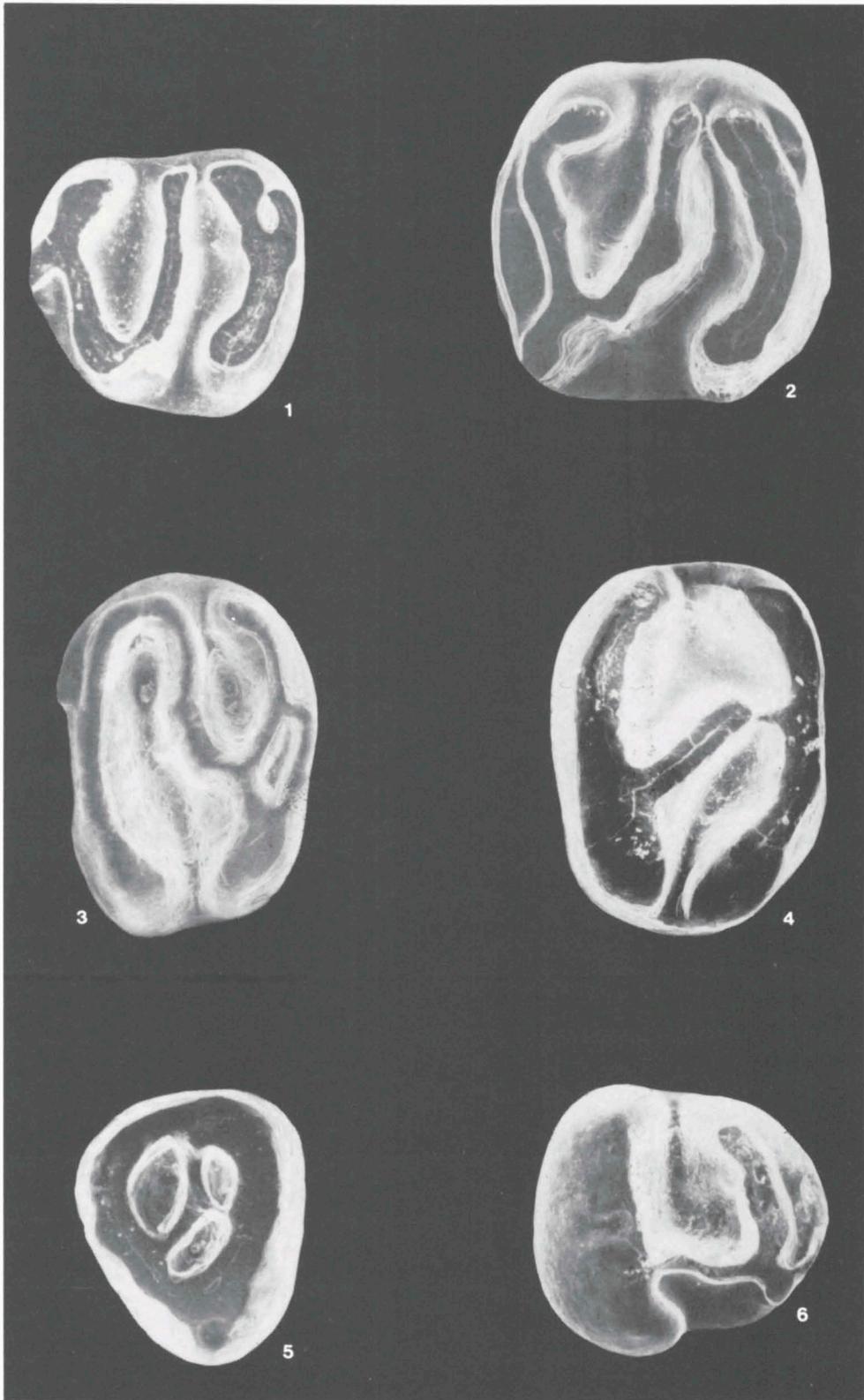
Lámina 4

Rhodanomys schlosseri Depéret & Douxami, 1902
Moncalvillo.

- Fig. 1. D⁴ dcho., MON-998.
Fig. 2. M¹ dcho., MON-1.049.
Fig. 3. M² izdo., MON-1.086.
Fig. 4. M² dcho., MON-1.127.
Fig. 5. M³ dcho., MON-1.153.
Fig. 6. P₄ dcho., MON-811.

Aprox. × 57.

Lám. 4



Diagnosis rectificada

Rhodanomys de talla media caracterizado por la presencia de tres crestas bien desarrolladas en los molares superiores: proto-, meso- y metalofo; el antero- y el posterolofos pueden estar presentes, el primero de éstos suele estar bastante reducido. Los molares inferiores presentan dos crestas transversales (meta- e hipolofido) unidas por medio de una cresta longitudinal, de la que puede salir o no un mesolofido, generalmente bastante reducido. El anterolofido suele tener peor desarrollo que en *Rh. transiens*, se sitúa por debajo de la superficie oclusal. Posterolofido o muy reducido o totalmente ausente. El meta- y el entocónido se encuentran bastante próximos entre sí.

Yacimientos — Moncalvillo y Autol 1.

Material y medidas

Elemento	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
Autol 1								
D ⁴	36	0.80	0.87	0.99	33	0.81	0.91	1.00
P ⁴	7	0.86	0.89	0.94	6	0.83	0.89	1.05
M ¹	24	0.94	1.06	1.20	22	0.94	1.11	1.25
M ²	33	0.81	0.89	1.00	30	0.96	1.07	1.21
M ³	19	0.67	0.73	0.79	19	0.76	0.85	0.93
D ₄	15	0.90	1.05	1.17	21	0.60	0.72	0.81
P ₄	13	0.65	0.79	0.91	11	0.70	0.78	0.88
M _{1,2}	38	0.86	0.96	1.07	34	0.91	0.99	1.09
M ₃	16	0.75	0.83	0.95	17	0.81	0.89	0.98
Moncalvillo								
D ⁴	18	0.78	0.91	1.04	18	0.81	0.90	1.01
P ⁴	14	0.84	0.94	1.02	13	0.94	1.01	1.10
M ¹	45	0.85	1.00	1.12	35	1.00	1.14	1.30
M ²	52	0.67	0.84	0.92	42	0.94	1.07	1.21
M ³	12	0.65	0.71	0.74	9	0.79	0.87	0.95
D ₄	1	—	1.18	—	1	—	0.78	—
P ₄	18	0.80	0.87	0.94	18	0.70	0.85	0.98
M _{1,2}	95	0.77	0.97	1.12	106	0.82	1.01	1.14
M ₃	29	0.75	0.91	1.11	29	0.72	0.84	0.96

Diagrama Longitud/Anchura ver Fig. 5.

Características generales

Menor talla que *Rh. transiens*. Son dientes levemente más hipsodontos y lofodontos que los de *Rh. transiens*. El número y la disposición de las raíces en los premolares y molares es igual que en *Rh. transiens* pero las dos raíces labiales y las dos anteriores de los M3 se encuentran más reducidas en Moncalvillo y Autol 1 que en Bergasa.

La población de *Rh. schlosseri* de Autol 1 no se describe, existe ya una descripción de este material en Cuenca Bescós (1985); en las Fig. 14 y siguientes se puede observar la variabilidad morfológica de algunos caracteres controlados en esta población.

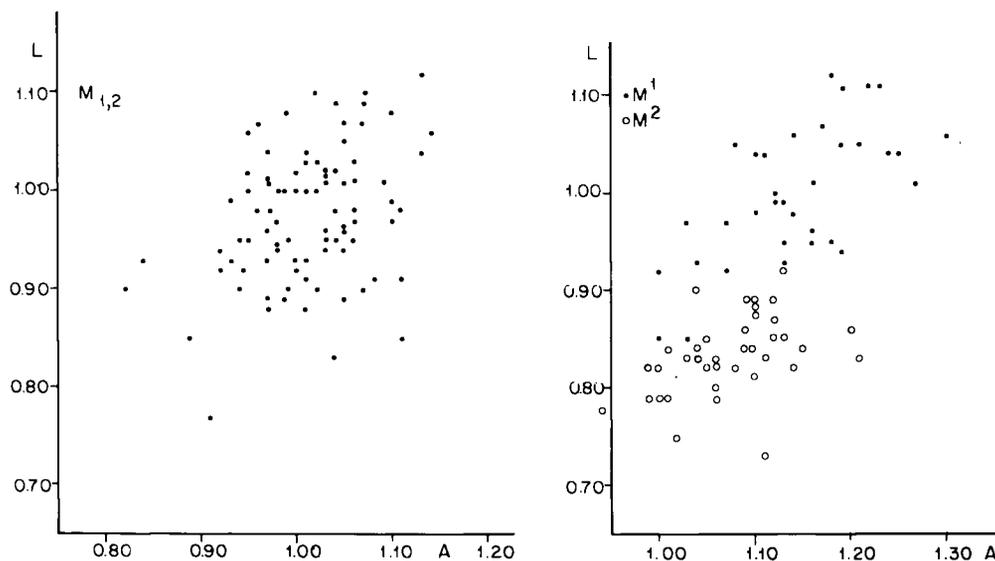


Fig. 5. Diagramas Longitud/Anchura para $M_{1,2}$, M^1 y M^2 de *Rhodanomys schlosseri* de Moncalvillo.

Descripción de Rhodanomys schlosseri de Moncalvillo

D^4 — El anterolofa suele ser difícil de observar debido al desgaste sufrido por los dientes; de todas formas en 2 ejemplares se desarrolla como una pequeña cresta situada en la mitad labial del diente, unida al protofalo por su extremo más lingual y aislada externamente; en 1 ocasión es un pequeño tubérculo y en el resto no se puede ver o está ausente. El proto-, meso- y metalofa están bien desarrollados. El mesolofa siempre es largo, salvo en un caso en el que está interrumpido; sale del hipocono y llega hasta el borde labial del diente donde puede unirse o no al protofalo. El posterolofa también suele ser difícil de ver. Cuando se observa es una cresta estrecha y baja, que en 2 ejemplares tiene un desarrollo medio y en 5 casos es pequeño. Puede estar unido al metalofa por sus dos extremos, estar libre labialmente o estar libre en ambos extremos; en 1 caso es un pequeño tubérculo.

P^4 — Tiene un contorno redondeado. El proto- y el metalofa, de buen desarrollo, están ligeramente arqueados. El anterolofa está ausente en la mayoría de los ejemplares, sólo en 1 caso se observan dos pequeños tubérculos en la zona más anterior del diente. La cresta longitudinal está completa en 11 ejemplares, en 1 está interrumpida en la zona media y en 3 casos tiene un desarrollo exclusivamente posterior. El posterolofa puede ser medio (2 casos), pequeño (3) o residual (formado por dos tubérculos (1 caso) o por un sólo tubérculo (2 casos); incluso puede estar ausente (4 ejemplares). El seno es bastante transversal.

$M^{1,2}$ — Los M^2 son más rectangulares que los M^1 y la parte posterior se encuentra más reducida. En 3 M^1 observamos un pequeño anterolofa unido al protofalo por su extremo lingual y libre externamente; en 12 ejemplares (5 M^1 y 7 M^2) existe un pequeño tubérculo situado por debajo de la superficie oclusal, también de posición bastante labial, y en el resto de los ejemplares el anterolofa está ausente. El protofalo al llegar al borde lingual se dirige hacia la parte posterior y en algunos M^2 llega a cerrar el seno lingual.

El mesolofa puede tener un buen desarrollo (Fig. 21 y 22) especialmente en los M^1 . Cuando es largo sale de la parte anterior del hipocono y al llegar al borde labial se suele unir al protofalo.

En los M^2 el mesolofa llega al borde labial del diente en 37 ejemplares. En 10 casos es bastante largo pero no llega al borde labial; en 2 ejemplares se desarrolla como una pequeña cresta que sale de la cresta longitudinal y en estos 2 casos existe un tubérculo labial situado entre el proto- y el metalofa; en 5 ejemplares el mesolofa está ausente por completo, incluso en 4 de éstos la cresta longitudinal está reducida a una cresta de desarrollo exclusivamente posterior.

El posterolofa es variable, desde medio-largo (8 M^1 y 1 M^2), pequeño (22 M^1 y 18 M^2), formado por tubérculos (1 M^1 y 3 M^2) a ausente (6 M^1 y 17 M^2). Los contactos entre el metalofa y el posterolofa son muy variables (Fig. 25 y 26). Hemos de señalar que el posterolofa se encuentra también más reducido en los M^2 que en los M^1 .

M^3 — El hipocono está reducido y el proto- y el metalofa se suelen unir en el borde interno. En 8 ejemplares existe una cresta central, el mesolofa, que se desarrolla en la mitad más labial del diente; en el borde externo se suele unir al protolofa y en su extremo más interno se une al metalofa; en esta zona puede salir una pequeña cresta que llega al protolofa (esta característica se observa en 2 ejemplares). En 2 ocasiones no existe la cresta central (mesolofa), pero en uno de éstos observamos la presencia de un tubérculo labial situado entre el proto- y el metalofa.

D_4 — Está mal conservado el único ejemplar que se ha encontrado. Se observa una cresta anterior cuyos extremos, labial y lingual, se dirigen fuertemente hacia atrás. Existe un mesolofido largo que llega al borde lingual y se encuentra aislado. Por último observamos una cresta posterior (hipolofido). No existe la cresta longitudinal que conecte en la mitad de la anchura del diente a las tres crestas descritas anteriormente.

P_4 — El anterolofido está ausente en 4 ejemplares; en 1 se observa un diminuto tubérculo situado bajo la superficie oclusal, en otros 5 casos el anterolofido es una estrecha y baja cresta que puede estar aislada lingualmente, o unida por sus extremos al metalofido o dividida en dos partes (Fig. 28). El metalofido es bastante transversal o se dirige levemente hacia la parte anterolabial. La cresta longitudinal (Fig. 29) está completa en 14 casos; dentro de éstos en 2 ocasiones se encuentra inflexionada en la zona central y en los 12 casos restantes es rectilínea, pudiendo ser paralela a la longitud del

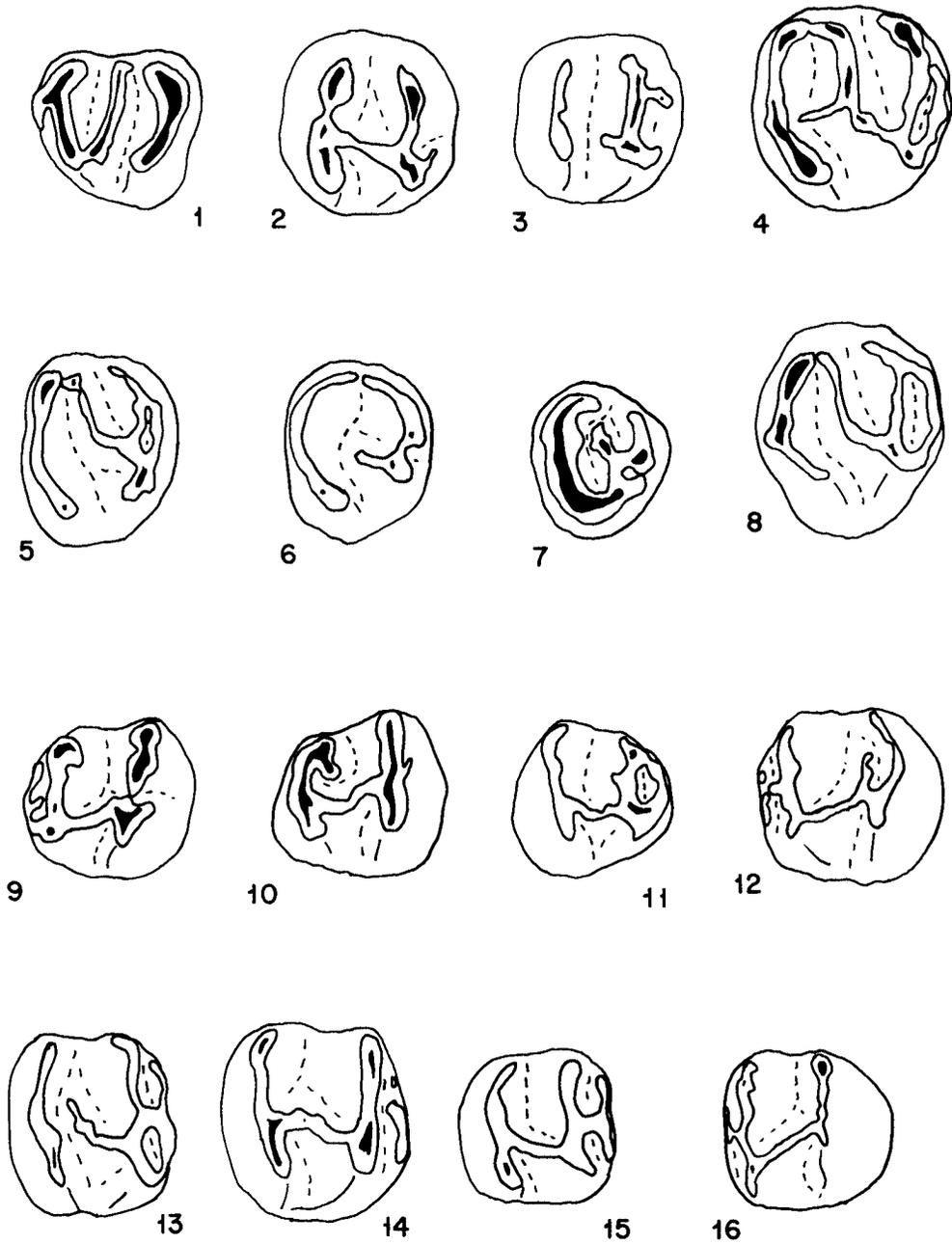
Lámina 5

Rhodanomys schlosseri Depéret & Douxami, 1902
Moncalvillo.

- Fig. 1. D^4 dcho., MON-997.
- Fig. 2. P^4 izdo., MON-1.001.
- Fig. 3. P^4 izdo., MON-1.005.
- Fig. 4. M^1 izdo., MON-1.022.
- Fig. 5. M^2 izdo., MON-1.109.
- Fig. 6. M^2 izdo., MON-1.102.
- Fig. 7. M^3 izdo., MON-1.144.
- Fig. 8. M^1 izdo., MON-1.034.
- Fig. 9. P_4 izdo., MON-808.
- Fig. 10. P_4 izdo., MON-802.
- Fig. 11. P_4 dcho., MON-819.
- Fig. 12. $M_{1,2}$ izdo., MON-899.
- Fig. 13. $M_{1,2}$ dcho., MON-873.
- Fig. 14. $M_{1,2}$ dcho., MON-832.
- Fig. 15. M_3 dcho., MON-964.
- Fig. 16. M_3 izdo., MON-953.

Aprox. $\times 29$.

Lám. 5



diente (3 casos) o inclinada anterolabialmente (9 ejemplares). En 1 caso la cresta longitudinal se encuentra interrumpida en la zona central y en otro caso está reducida su parte posterior. En general la cresta longitudinal es más baja que el meta- y el hipolófidio, especialmente en la parte central. El posterolófidio suele estar ausente aunque en 1 caso observamos un pequeño tubérculo unido al hipolófidio, y en otra ocasión observamos un posterolófidio bajo y estrecho unido por sus dos extremos al hipolófidio. El sénido labial se dirige ligeramente hacia la parte posterior.

M_{1,2} — El contorno es rectangular, en ocasiones la parte posterior se encuentra levemente reducida con respecto a la anterior (M₂ ?). El anterolófidio no siempre es observable, suele ser largo (Fig. 31), aunque en todos los casos es una cresta estrecha situada por debajo de la superficie oclusal; sus contactos con el metalófidio son variables, pero habitualmente se une por su parte central al metalófidio desarrollándose en dos mitades. De estas dos la lingual suele ser más baja y tener menor desarrollo que la labial, aunque esto no siempre es constante. El anterolófidio también puede ser pequeño (16 ejemplares), ser residual (tubérculo) en 2 ocasiones, e incluso puede estar ausente (3 ejemplares). El metalófidio suele ser bastante transversal o se une al protocónido por la parte anterior de esta cúspide. La cresta longitudinal, salvo en 5 ocasiones en las que se encuentra interrumpida en el centro, está completa; puede ser rectilínea y dirigirse hacia la parte anterolabial (44 ejemplares); en 35 casos observamos una inflexión cerca del hipolófidio (que correspondería al lugar del cual debería salir el mesolófidio). En 25 ejemplares existe un mesolófidio muy reducido, que en realidad es un pequeñísimo tubérculo que sale de la cresta longitudinal cerca del hipolófidio; en 10 casos el mesolófidio se desarrolla como una pequeña cresta y en 1 ocasión es largo. El hipolófidio en su mitad más labial se dirige hacia la parte anterior del diente. El posterolófidio está habitualmente ausente; en 6 casos es un pequeño tubérculo o protuberancia que sale de la parte central, o ligeramente lingual, del hipolófidio, y en 1 caso existe un pequeño posterolófidio unido

Lámina 6

Rhodanomys schlosseri Depéret & Douxami, 1902

Autol 1.

Fig. 1. D⁴ izdo., AU-676.

Fig. 2. P⁴ izdo., AU-694.

Fig. 3. M¹ izdo., AU-722.

Fig. 4. M¹ dcho., AU-704.

Fig. 5. M² dcho., AU-742.

Fig. 6. M² izdo., AU-755.

Fig. 7. M² dcho., AU-748.

Fig. 8. M² dcho., AU-740.

Fig. 9. M³ izdo., AU-774.

Fig. 10. M³ izdo., AU-782.

Fig. 11. M³ izdo., AU-790.

Fig. 12. P₄ dcho., AU-818.

Fig. 13. P₄ dcho., AU-914.

Fig. 14. M_{1,2} izdo., AU-893.

Fig. 15. M_{1,2} dcho., AU-857.

Fig. 16. M_{1,2} dcho., AU-856.

Fig. 17. M_{1,2} dcho., AU-855.

Fig. 18. M_{1,2} dcho., AU-834.

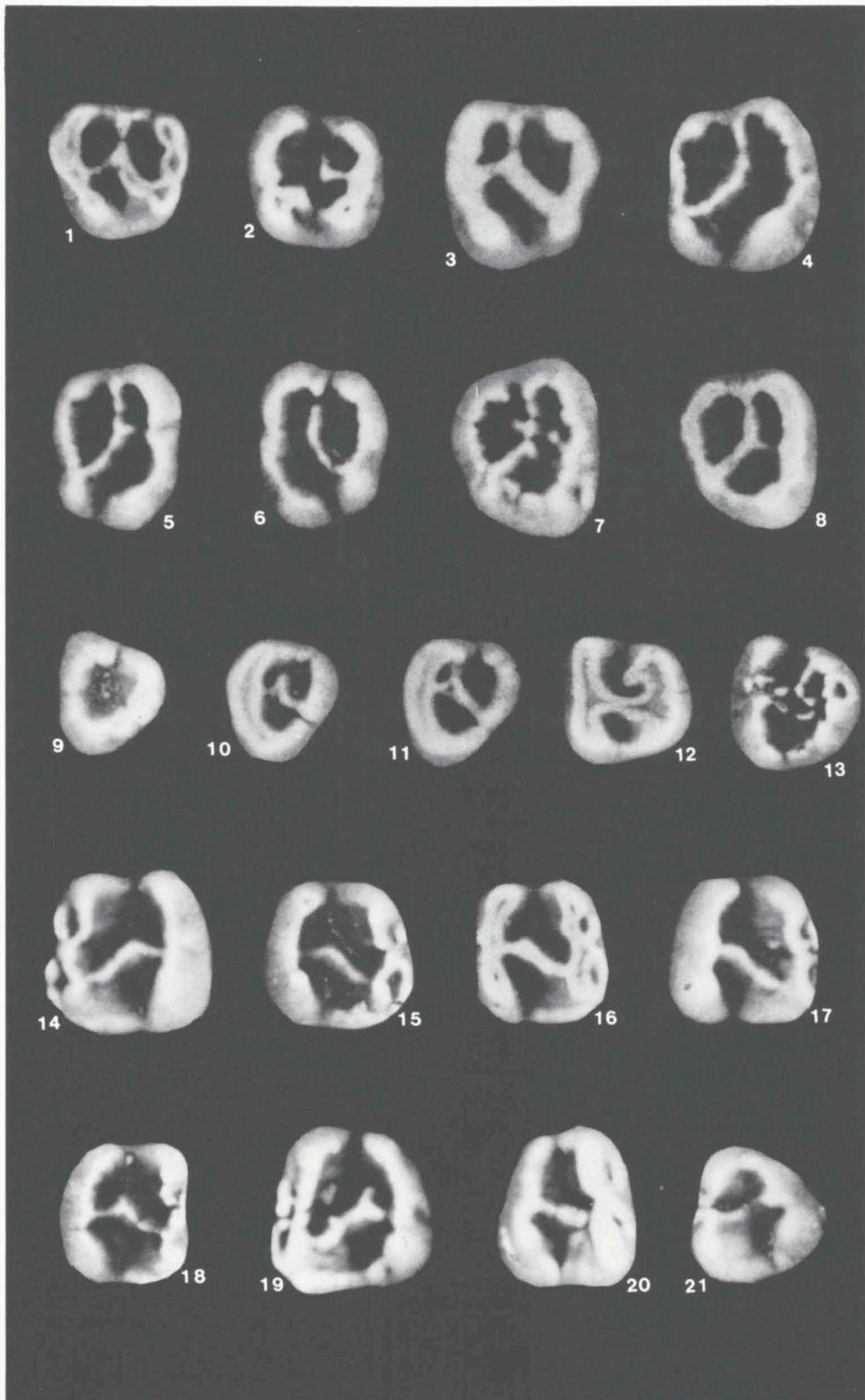
Fig. 19. M_{1,2} izdo., AU-881.

Fig. 20. M₃ dcho., AU-908.

Fig. 21. M₃ izdo., AU-923.

Aprox. × 25.

Lám. 6



por su extremo más labial al hipolófidio y lingualmente libre. El sénido se dirige desde leve a fuertemente hacia la parte posterior del diente.

M_3 — El anterolófidio está ausente en 4 ejemplares; puede desarrollarse como un tubérculo (2 ejemplares) o como dos tubérculos (2 ejemplares); en otros 13 es pequeño (pero tiene categoría de cresta) y suele conectarse por su parte central al metalófidio, en 2 ocasiones tiene un desarrollo medio. El metalófidio es transversal. La cresta longitudinal está interrumpida en 3 ejemplares y en uno de éstos tiene un desarrollo exclusivamente anterior; en los otros dos casos se encuentra interrumpida en la parte central, desarrollándose en dos mitades: una anterior y otra posterior. En el resto de los ejemplares está completa, presentando en 4 ocasiones una inflexión en la mitad posterior y en el resto de los ejemplares (22) es rectilínea. De todas formas, aún estando completa la cresta longitudinal, se observa que la parte central de la cresta es más baja que la anterior y la posterior. El hipolófidio puede ser transversal o dirigirse levemente hacia adelante en su extremo más labial. El posterolófidio está siempre ausente. El sénido labial se dirige bastante fuertemente hacia atrás; el sénido lingual central se dirige hacia adelante, siendo más largo y ancho que el labial.

Discusión

Las diferencias entre *Rh. schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 y la especie más semejante a ella que hasta el momento se ha encontrado, *Rh. transiens* Hugueney, 1969, son las siguientes:

- 1) La menor talla mostrada por todos los elementos de *Rh. schlosseri* (Fig. 12 y 13).
- 2) El menor grado de desarrollo del mesolófidio en los $M_{1,2}$ (el 40 % de los $M_{1,2}$ de *Rh. transiens* de Bergasa presentan mesolófidio largo o medio, los $M_{1,2}$ de *Rh. schlosseri* presentan menor porcentaje de mesolófidios largos o medios, p. ej. en Moncalvillo estos estadios sólo están presentes en el 9 % de los $M_{1,2}$, Fig. 32).
- 3) El grado de desarrollo de los anterolofos en los $M^{1,2}$ y de los posterolófidios en los $M_{1,2}$; cuando estas crestas están presentes, son mayores en *Rh. transiens* que en *Rh. schlosseri*.

En dos de los yacimientos estudiados, Moncalvillo y Autol 1, se ha encontrado *Rh. schlosseri*; en el primero de ellos esta especie había sido citada en la lista faunística preliminar publicada por Daams et al. (1986) y *Rh. schlosseri* de Autol 1 ha sido descrito por Cuenca Bescós (1985). En general la población de Moncalvillo presenta valores medios de la longitud y de anchura mayores que la de Autol 1 (salvo para la longitud de M^1 , M^2 , M^3 y la anchura del M_3 ; Fig. 12 y 13). También observamos que el rango de variabilidad de las medidas es mayor en Moncalvillo que en Autol 1, hecho que puede ser consecuencia de la mayor cantidad de material encontrado en Moncalvillo.

En los caracteres morfológicos existen algunas diferencias entre ambas poblaciones (ver tablas de distribución de caracteres, Fig. 14 y siguientes); en Autol 1 los posterolof(id)os están siempre ausentes, salvo en algún D^4 ; en Moncalvillo existen algunos casos, especialmente en los $M^{1,2}$, en los que se observa posterolofos, aunque en la mayor parte del material, sobre todo en los $M_{1,2}$ la cresta posterior se encuentra muy reducida. En los D^4 hemos de señalar un desarrollo más homogéneo del mesolofos en Moncalvillo; en Autol 1 un 26 % de los D^4 presentan el mesolofos reducido y en un 44 % se observa la cresta de unión entre el protocono o protolofos y el mesolofos, cresta que no se observa en los D^4 de Moncalvillo. Un 13 % de los M^2 de Moncalvillo muestran un mesolofos reducido, en Autol 1 el mesolofos siempre llega al borde labial. En los P_4 de Moncalvillo el anterolófidio está presente con más frecuencia que en Autol 1 (donde sólo hemos podido observar un ejemplar con anterolófidio, de escaso desarrollo). Por último hemos de señalar el mayor grado de desarrollo del mesolófidio entre los $M_{1,2}$ de Moncalvillo. La

valoración de las diferencias detectadas entre estas dos poblaciones se efectuará más adelante en la discusión.

Rhodanomys schlosseri es considerado (Hugueney, 1969) como el descendiente de *Rh. transiens*. El paso de una especie a otra se realizaría mediante una reducción de la talla, una simplificación del modelo dental, especialmente del mesolófido, anterolof(id) y posterolófido, y un aumento de la hipsodoncia.

Se han descrito poblaciones intermedias entre ambas especies; Aguilar (1977) describe una población en Plaisan que determina como *Rh. schlosseri*. Si observamos las Fig. 12 y 13 comprobamos que se produce un solapamiento entre los rangos de la longitud y de la anchura de la población de Plaisan y las de las dos especies de *Rhodanomys* (*Rh. transiens* de Coderet, Bergasa y Dieupentale y *Rh. schlosseri* de La Paillade, Nouv. Fac. de Médecine, Moncalvillo y Autol 1). Morfológicamente el material de Plaisan presenta también rasgos intermedios, especialmente el grado de desarrollo del mesolófido, menos desarrollado que en *Rh. transiens* pero mejor desarrollado que en *Rh. schlosseri*. Aguilar (1977) correlaciona Plaisan con Paulhiac (de Bonis, 1973) en base a la existencia de un *Rhodanomys* con idénticas características en ambas localidades, pero de Bonis (1973) no da las medidas de esta población. Dadas las características del material de Plaisan y de Paulhiac parece lógico suponer que son poblaciones intermedias entre *Rh. transiens* y *Rh. schlosseri* y su asignación a una u otra especie es muy problemática. Al hacerlo se ampliaría automáticamente la variabilidad de una de ellas y se solaparía con la otra, resultando imposible su diagnóstico diferencial.

La existencia de poblaciones con características intermedias entre *Rh. transiens* y *Rh. schlosseri* es una prueba a favor de la posible relación ancestro-descendiente entre ambas especies, como ya había señalado Hugueney (1969). Podemos considerar, por tanto, como estadios primitivos o arcaicos de un carácter a los propios de la especie ancestral (p. ej., mesolófido largo o mediano en los $M_{1,2}$, en el caso que nos ocupa) y derivados o evolucionados a los propios de la especie descendiente (p. ej., mesolófido reducido o ausente en los $M_{1,2}$).

Teniendo en cuenta lo anteriormente expuesto, es posible valorar las diferencias existentes entre las dos poblaciones de *Rh. schlosseri* estudiadas; el material de Autol 1 presenta, en general, una morfología un poco más simplificada (mesolófidios en $M_{1,2}$ peor desarrollados, Fig. 32; anterolofos en $M_{1,2}$ y posterolófidios en $M_{1,2}$ ausentes, Fig. 20 y 33) que el material de Moncalvillo. Estas características indicarían que *Rh. schlosseri* de Autol 1 se encuentra en un nivel evolutivo un poco más avanzado.

Rhodanomys schlosseri ha sido citado en numerosas localidades del Oligoceno-Mioceno de Europa; en Francia en Pyrimont-Challonges (Depéret & Douxami, 1902; Viret & Hürzeler, 1937 y Stehlin & Schaub, 1951), en la Paillade (Hugueney, 1969 y Aguilar, 1974), en Les Cévennes (Aguilar, 1974) y en Saulcet (Hugueney, 1974); en Suiza en La Findreuse 3 (Engesser & Hugueney, 1982) y en Boudry 1 y 3 (Mojon et al., 1985); en España en Fraga W-7 y Torrente de Cinca 68 (Agustí et al., 1985), en Autol 1 (Cuenca Bescós, 1985), en Parrales y Moncalvillo (Daams et al., 1986) y en Alemania en Tomerdingen (Tobien, 1939).

Rhodanomys schlosseri de Moncalvillo y de Autol 1 se ha comparado con poblaciones francesas de la misma especie. Las poblaciones suizas (Engesser & Hugueney, 1982; Mojon et al., 1985) y las poblaciones del sureste de la Cuenca del Ebro (Agustí et al., 1985) están representadas por un material tan escaso que no permite su comparación sistemática por no poder conocer la variabilidad de estas poblaciones.

La talla y características morfológicas de *Rh. schlosseri* de La Paillade, Les Cévennes y Nouvelle Faculté de Médecine, según los datos de Hugueney (1969) y

Aguilar (1974, 1977) hacen suponer que se trata de poblaciones muy semejantes a la de Moncalvillo.

La población de Saulcet (Hugueneu, 1974) presenta una característica diferente con respecto a las anteriores. La cresta longitudinal de los molares inferiores está interrumpida en ocasiones, si bien Hugueneu no precisa la frecuencia de este hecho; pero podemos suponer que la simplificación de la morfología de los $M_{1,2,3}$ de esta población es mayor que en las otras poblaciones de *Rh. schlosseri* discutidas aquí.

Cuenca Bescós (1985) en su estudio de la fauna de roedores de Autol 1, correlaciona *Rh. schlosseri* de esta localidad riojana con el de los yacimientos franceses de La Paillade, Les Cévennes y Saulcet; como ya hemos señalado anteriormente, en La Paillade y Les Cévennes se encuentra material de *Rh. schlosseri* muy parecido al de Moncalvillo; en La Paillade la mayor parte de los $M_{1,2}$ presentan un corto mesolófidio (Hugueneu, 1969, p. 92), carácter sólo presente en dos de los $M_{1,2}$ de Autol 1. La población de Autol 1 presenta morfotipos un poco más simplificados que los presentes en estas dos poblaciones francesas, y por lo tanto correspondería a una población en un estadio evolutivo ligeramente más avanzado que el de aquellas.

La secuencia de superposición de estas poblaciones, en el supuesto de una evolución lineal de tipo anagenético, como la propuesta, puede ser verificada usando otros taxones presentes en las mismas faunas, que también puedan estar relacionados filogenéticamente (Thaler, 1972).

Rhodanomys oscensis sp. nov.

Lám. 7: fig. 1-7; 8: fig. 1-5.

1966a *Ritteneria manca* Stehlin & Schaub, 1951 – Crusafont et al., p. 9.

1985 *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 – Agustí et al., p. 144.

Holotipo — M^2 izdo., SC-1.345, Lám. 7, fig. 6.

Localidad tipo — Santa Cilia (provincia de Huesca); colección Dpto. de Paleontología, U.C.M.

Derivatio nominis — oscensis, de Osca, nombre romano de la ciudad de Huesca.

Repartición — Santa Cilia.

Edad — Zona X de Daams & van der Meulen (1984).

Distribución estratigráfica — Tránsito Oligoceno-Mioceno de España.

Lámina 7

Rhodanomys oscensis sp. nov.

Santa Cilia.

Fig. 1. D^4 dcho., SC-1.102.

Fig. 2. D^4 izdo., SC-1.039.

Fig. 3. P^4 izdo., SC-1.141.

Fig. 4. M^1 dcho., SC-1.272.

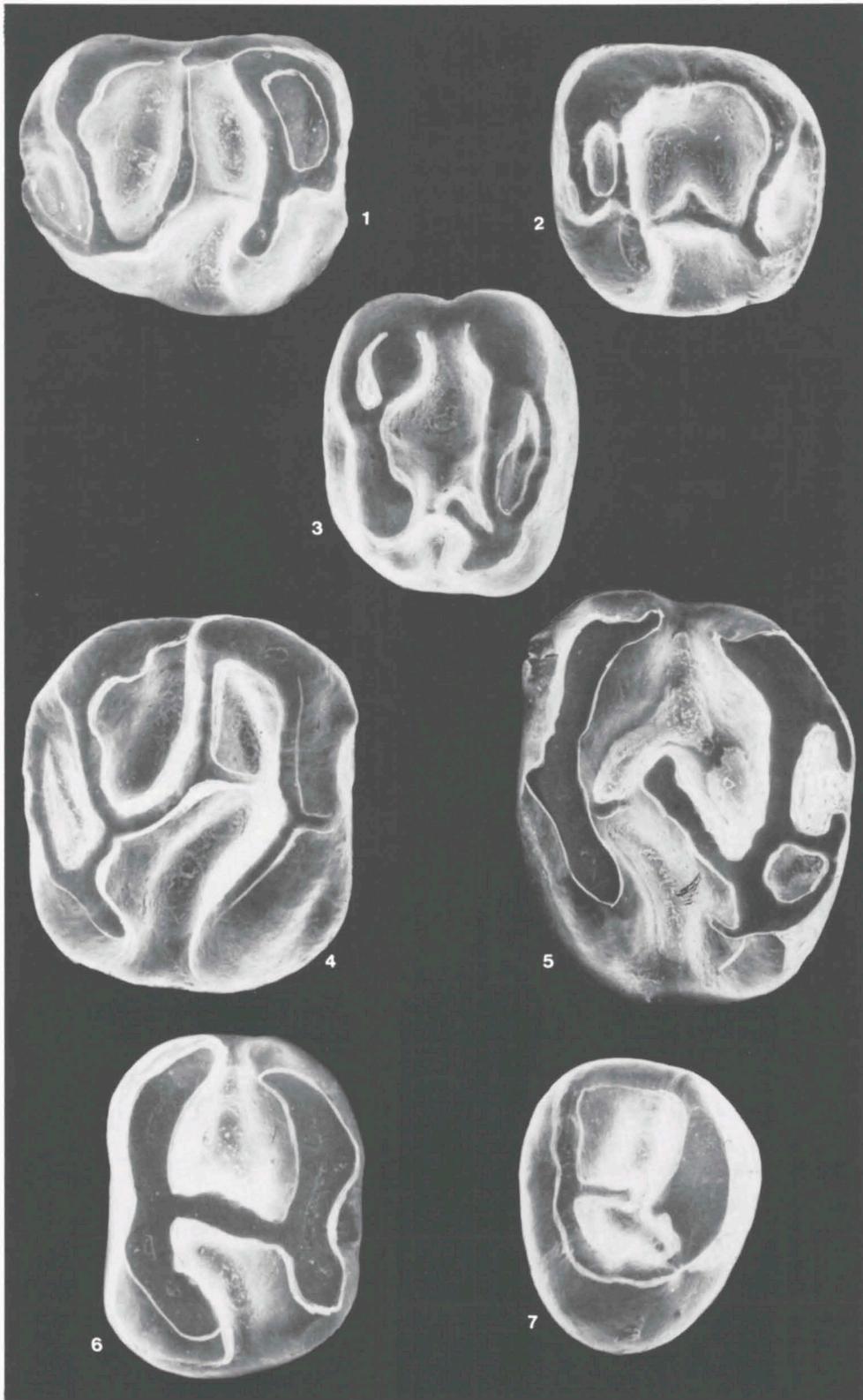
Fig. 5. M^1 dcho., SC-1.232.

Fig. 6. M^2 izdo., SC-1.345.

Fig. 7. M^3 izdo., SC-1.464.

Aprox. $\times 57$.

Lám. 7



Diagnosis

Rhodanomys de talla media. D^4 y $M^{1,2}$ presentan ejemplares con mesolof largo y otros con mesolof reducido o ausente. Al menos el 60 % de los M^1 y en el 45 % de los M^2 presentan el mesolof, aunque esté reducido. Algunos de los M^3 conservan el mesolof. El mesolofido, en los $M_{1,2}$, está, generalmente, reducido a una pequeña protuberancia que sale de la cresta longitudinal o está ausente; en otros casos menos frecuentes, puede ser de tamaño corto o incluso mediano. En los M_3 encontramos ejemplares que presentan la cresta longitudinal reducida.

Diagnosis diferencial

Rh. oscensis sp. nov. se diferencia de las otras dos especies atribuidas al género, *Rh. transiens* Huguene y, 1969 y *Rh. schlosseri* Depéret & Douxami, 1902 por la existencia con mayor frecuencia de morfotipos más simplificados, logrados por la reducción o ausencia de mesolof(id)os y de la cresta longitudinal en algunos M_3 .

Material y medidas

Elemento	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
D^4	98	0.87	0.98	1.14	99	0.88	1.00	1.12
P^4	72	0.83	1.01	1.18	72	0.95	1.07	1.18
M^1	101	0.93	1.09	1.17	90	1.04	1.22	1.36
M^2	98	0.80	0.90	1.01	95	1.01	1.13	1.26
M^3	50	0.70	0.76	0.85	50	0.82	0.91	1.03
D_4	57	0.98	1.12	1.28	63	0.72	0.83	0.93
P_4	49	0.78	0.88	1.00	56	0.77	0.89	1.01
$M_{1,2}$	194	0.86	1.05	1.22	195	0.88	1.08	1.27
M_3	75	0.75	0.90	1.00	73	0.78	0.87	1.01

Diagramas Longitud/Anchura ver Fig. 6 y 7.

Descripción

D^4 — En la mayoría de los ejemplares es difícil de observar el anterolof; cuando esto es posible (28 casos) es una pequeña cresta que se desarrolla en la mitad labial, unido al protolof por su extremo lingual y libre en el borde externo; en 13 casos es un tubérculo pequeño y en 6 ejemplares está claramente ausente. El mesolof tiene buen desarrollo en 55 casos; sale del hipocono y suele llegar al borde externo; puede existir o no (Fig. 15) una conexión entre el mesolof y el protolof o el protocono; esta conexión se efectúa por medio de una baja y estrecha cresta. Aún cuando el mesolof es largo y

Lámina 8

Rhodanomys oscensis sp. nov.

Santa Cilia.

Fig. 1. $M_{1,2}$ dcho., SC-1.837.

Fig. 2. $M_{1,2}$ izdo., SC-1.703.

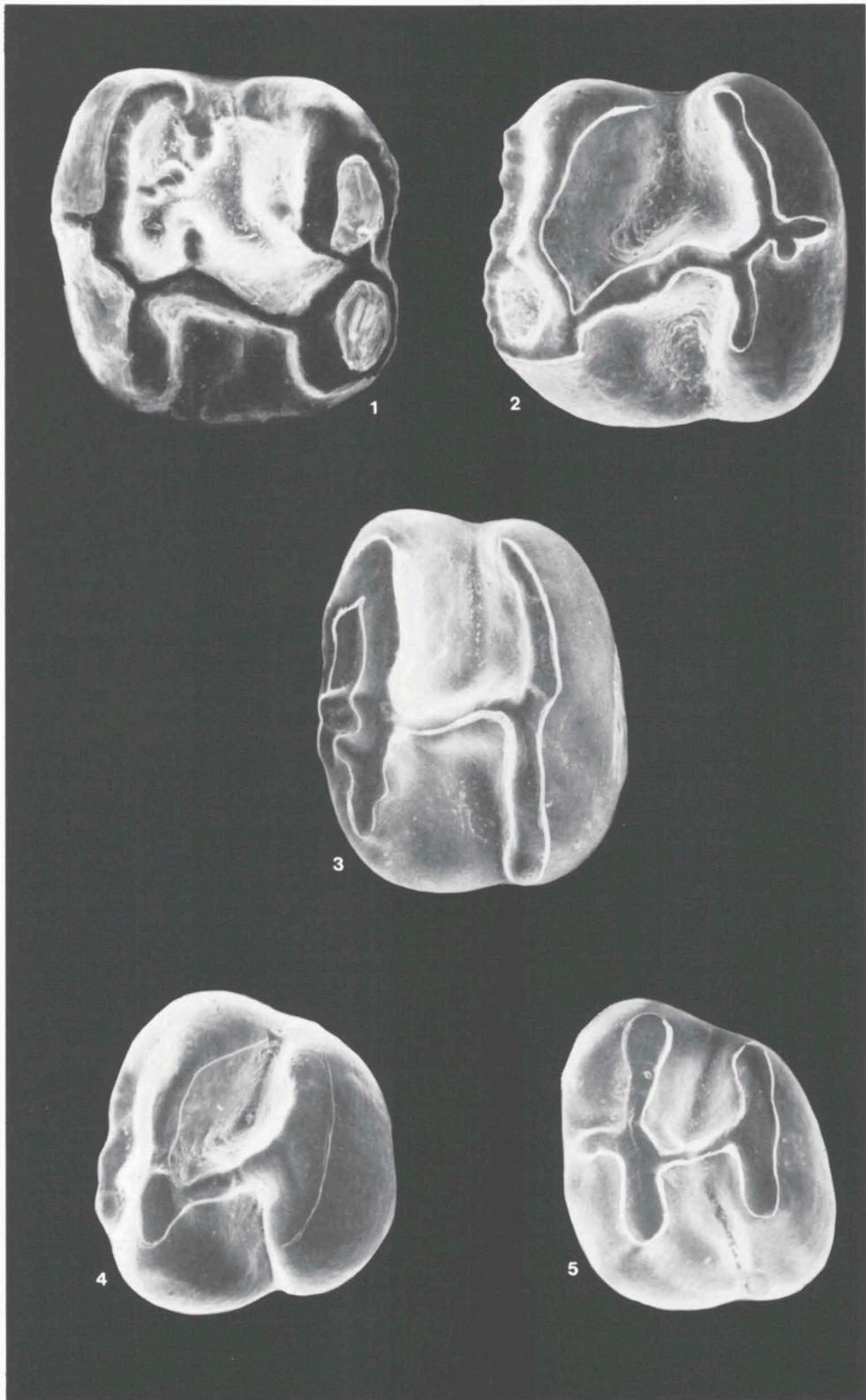
Fig. 3. $M_{1,2}$ izdo., SC-1.746.

Fig. 4. M_3 izdo., SC-1.488.

Fig. 5. M_3 izdo., SC-1.491.

Aprox. $\times 57$.

Lám. 8



bien desarrollado se observa que su mitad más labial suele ser más fina y baja que la lingual. En 4 ocasiones el mesolofa es largo pero se encuentra interrumpido; en el resto de los casos (40) el mesolofa no existe, pero sí observamos la cresta longitudinal que suele ser más alta en su parte central, es una cresta fina y estrecha; en 26 casos está completa (y en 8 de estos ejemplares existe un tubérculo labial entre el proto- y el metalofa), y en 14 casos no llega al protolofa o protocono. El posterolofa suele ser mediano o largo (31 ejemplares) y generalmente se encuentra libre por su extremo labial, aunque en algunas ocasiones puede estar también unido al metalofa; en 17 casos es pequeño, en 3 se trata de un tubérculo y en 1 caso está ausente.

En un par de ocasiones se observa un pequeño tubérculo bajo situado en el seno cerca del hipocono e incluso en 2 ejemplares (con cresta longitudinal pero sin mesolofa) se observa una baja cresta situada en el seno lingual, que sale de la parte central de la cresta longitudinal. El seno se dirige fuertemente hacia adelante.

P⁴ — Contorno redondeado. En la mayor parte de los ejemplares en los que se puede observar, el anterolofa está ausente (64), en 6 casos se observa la existencia de 1 (4 casos) o 2 (2 ejemplares) pequeños tubérculos situados en la mitad más labial del diente; y en 1 ejemplar se observa una baja y estrecha cresta, libre en su extremo externo y unido al protolofa en su extremo interno. En 50 ejemplares la cresta longitudinal está completa e incluso en 4 de ellos de su parte central sale un pequeño mesolofa; en otros 9 casos (de estos 50) no se observa mesolofa, pero sí una inflexión de la cresta longitudinal en el lugar de donde éste debería salir; y en el resto (37 casos) la cresta es rectilínea y con una posición bastante lingual. Es habitual la presencia de un tubérculo central unido al protolofa. En 3 ocasiones la cresta longitudinal se desarrolla en dos partes: una anterior y otra posterior, estando interrumpida en el centro; en 6 casos no llega al protolofa, pero tiene un buen desarrollo incluso puede dirigirse en su extremo más anterior hacia la parte labial; en 13 casos se encuentra reducida a una pequeña cresta que sale del hipocono. En un solo ejemplar falta por completo la cresta longitudinal. El posterolofa puede ser medio o largo (16 ocasiones), unido por sus dos extremos al metalofa; puede ser pequeño (32 ejemplares) pudiendo estar unido o no por sus dos extremos al metalofa; en 2 ocasiones se observan exclusivamente dos pequeños tubérculos posteriores y en 13 casos no existen ni rastros del posterolofa. A veces se observa un pequeño tubérculo en el seno lingual en la base del hipocono.

M^{1,2} — En 6 M¹ el anterolofa es una pequeñísima cresta que se desarrolla en la mitad anterolabial del diente. En el resto de los casos y en todos los M² es residual (33 M¹ y 17 M²) o está completamente ausente (32 M¹ y 55 M²). El protolofa se une al protocono y éste se dirige hacia la parte posterior del diente, en ocasiones el seno lingual queda casi cerrado debido a la proximidad del protocono y del hipocono (especialmente en los M², en algunos de ellos el seno lingual queda cerrado o limitado por un pequeño borde más bajo que la superficie oclusal, pero más alto que la parte externa del seno).

El mesolofa presenta mejor desarrollo en los M¹ que en los M²; en 45 M¹ es largo, llegando al borde externo del diente (en 2 de éstos se encuentra partido), en 23 de estos ejemplares existe una fina y baja cresta que sale del mesolofa y llega al protolofa, en su zona media más o menos, pero nunca llega al protocono; en 7 ejemplares esta cresta existe pero no llega a unirse al protolofa ya que está separada de éste por medio de un surco; en los 15 casos restantes no existe esta cresta. En 33 ocasiones el mesolofa tiene un desarrollo medio no llegando al borde y no existiendo tampoco conexión longitudinal con el protolofa (en 2 de estos 33 ejemplares el mesolofa está formado por tubérculos). En 39 casos el mesolofa está ausente y se observa sólo la cresta longitudinal de posición bastante central que puede estar completa (24 ejemplares), puede no llegar al protolofa

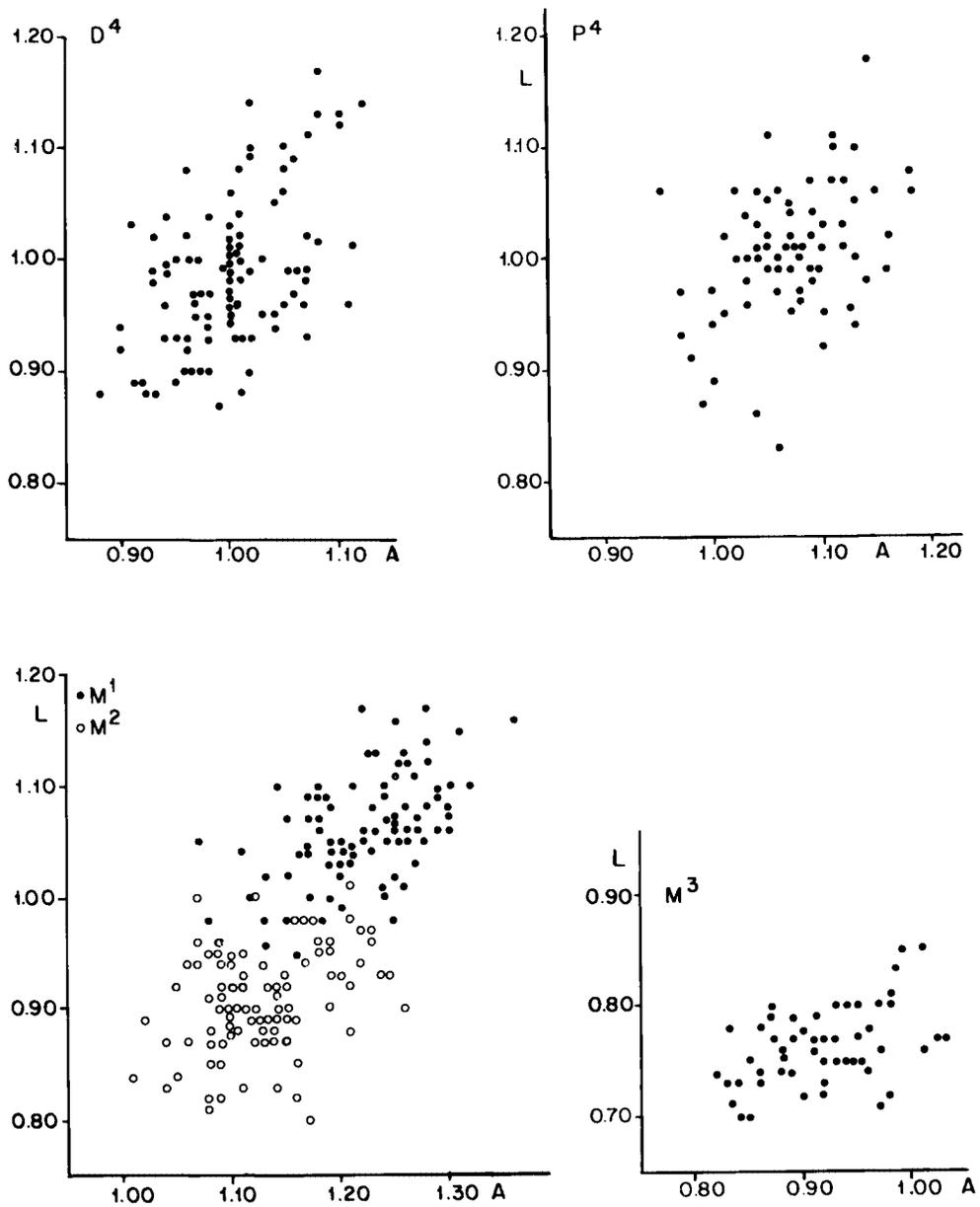


Fig. 6. Diagramas Longitud/Anchura para D⁴, P⁴, M¹, M² y M³ de *Rhodanomys oscensis* sp. nov. de Santa Cilia.

pero tener bastante buen desarrollo (14 ocasiones) o puede estar bastante reducida y desarrollarse sólo como una pequeña protuberancia posterior (1 caso).

En los M² en 4 casos el mesolofa tiene buen desarrollo (llega al borde externo), en 3 de éstos existe una cresta fina que sale del mesolofa, en su zona media, en dirección al protofalo pero no llega a unirse a éste; en 23 casos es mediano o pequeño, pero no tiene conexión alguna con el protofalo.

En 63 ejemplares existe una cresta longitudinal completa de posición bastante central entre el proto- y el metalofa y en 23 ocasiones se observa cerca del protofalo una

pequeña protuberancia en la cresta que corresponde a un diminuto mesolofa. En 8 casos la cresta longitudinal está interrumpida en su zona media, en 9 ejemplares está reducida y tiene un desarrollo exclusivamente posterior y en 1 caso está ausente por completo.

El metalofa se une a la parte anterior del hipocono, puede ser mediano pero con más frecuencia es de pequeño tamaño (Fig. 25 y 26); puede ser residual (un tubérculo) o estar incluso ausente. Los M^1 presentan con mayor frecuencia posterolofos, estando también mejor desarrollados. El seno lingual, especialmente en los M^1 , se dirige fuertemente hacia la parte anterior.

M^3 — Presentan un contorno triangular; es un elemento bastante reducido. En sólo 4 ejemplares se observa el mesolofa, pequeñísimo, en el resto (44 ejemplares) ha desaparecido y la morfología viene caracterizada por la presencia de dos crestas (proto- y metalofa) que suelen unirse lingualmente, de tal forma que el hipocono desaparece. En 14 casos existe, entre las dos crestas, un tubérculo que puede ser central (5 ejemplares), labial (1 caso) o estar unido al protolofa (8 casos). En 4 ejemplares se observa la presencia de un anterolofa residual (es un tubérculo más bajo que la superficie oclusal).

D_4 — Cuando se puede observar bien, existe un anterolofido unido al metalofido; éste se extiende tanto labial como lingualmente hacia atrás. Entre el meta- y el hipolofido existe una cresta longitudinal conectándolos, que en ocasiones suele ser más baja y fina a la altura del metalofido. El mesolofido puede estar ausente, pero normalmente está presente y su tamaño varía desde diminuto, pequeño, mediano hasta largo (llegando al borde lingual); cuando es mediano o largo se orienta bien posterolingualmente bien anterolingualmente; suele estar más próximo al hipolofido. El posterolofido está ausente en la mayoría de los ejemplares. Si está presente, es residual, es decir, es un pequeño tubérculo unido al hipolofido en su zona más o menos central.

P_4 — El contorno es desde rectangular a casi cuadrangular. En ocasiones la parte anterior se encuentra muy poco reducida con respecto a la posterior y en otras ocasiones se encuentra bastante reducida. El anterolofido es bajo y estrecho, sus conexiones con el metalofido son variables (Fig. 28). En 13 ejemplares es residual (en 4 se desarrolla como dos tubérculos y en 9 como un tubérculo), en 4 ejemplares está ausente. El metalofido suele ser bastante transversal, en 7 ejemplares se observa un tubérculo unido a la base del metalofido (más o menos en la parte central de la mitad lingual del metalofido), en 1 ejemplar el tubérculo se encuentra unido al hipolofido. La cresta longitudinal está completa en 43 ocasiones; en 1 de estas se observa una inflexión cerca del hipolofido, en los otros 42 ejemplares es rectilínea pudiendo inclinarse anterolabialmente (8 casos) o ser paralela a la longitud del diente (34 casos); en 6 ejemplares se encuentra levemente reducida: en 4 de éstos está partida en la zona central y en 2 no llega al metalofido o al protocónido, pero tiene bastante buen desarrollo, y por último, en 2 ejemplares está totalmente ausente. El hipolofido es bastante transversal y el posterolofido está ausente siempre. El meta- y el hipolofido suelen estar más próximos entre sí en el borde externo. El sínido labial es más somero, especialmente en el borde más labial, que el sínido lingual.

$M_{1,2}$ — Contorno subcuadrangular. El anterolofido está ausente en 1 caso, y en 7 ejemplares es residual (un tubérculo); pero habitualmente está presente, pudiendo ser pequeño, mediano o largo; puede también estar formado por tubérculos o estar partido, y presenta contactos muy variables con el metalofido (Fig. 31), aunque frecuentemente se une al metalofido por su parte central; siempre es más bajo y estrecho que el metalofido. Este último se une al protocónido por la parte anterior de esta cúspide. La cresta longitudinal, está interrumpida en la zona media en 5 casos; en el resto de los ejemplares está completa, pudiendo tener un trazado rectilíneo (93 ejemplares), o presenta una inflexión cerca del hipolofido en otros 90 ejemplares; en 18 casos de esta

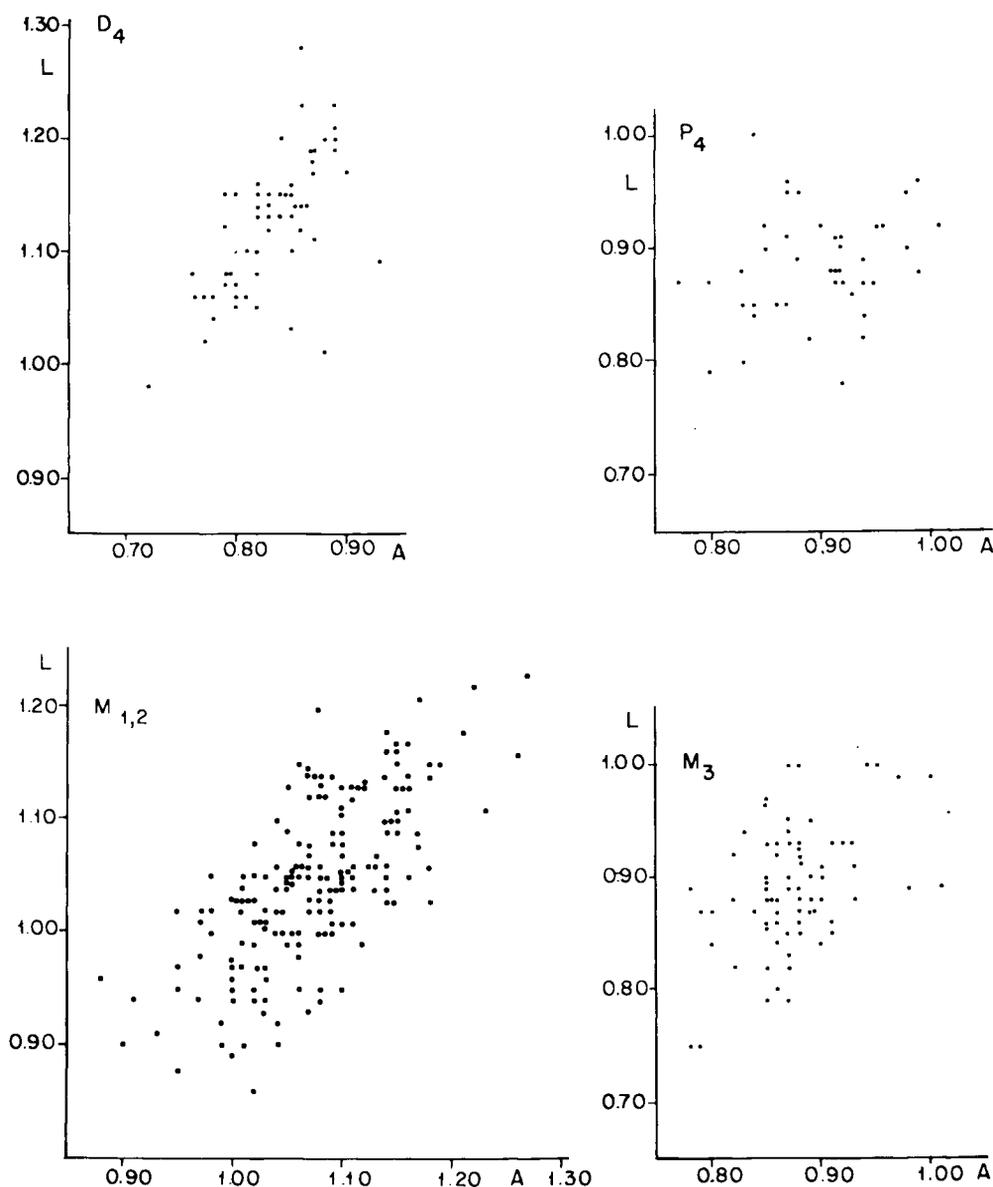


Fig. 7. Diagramas de Longitud/Anchura para D_4 , P_4 , $M_{1,2}$ y M_3 de *Rhodanomys oscensis* sp. nov. de Santa Cilia.

inflexión sale un esbozo de mesolófido y en 6 ocasiones sale un mesolófido pequeño. El posterolófido suele estar ausente, pero en 21 casos existe un posterolófido residual, que es un tubérculo unido al hipolófido en su parte central. El sénido se dirige con frecuencia hacia atrás (ver Fig. 33). En otras ocasiones puede llegar a ser transversal; en estos casos el sénido labial es bastante largo y se divide casi en dos ramas (una anterior y otra posterior). La altura del hipocónido suele descender lentamente hacia la parte posterior del diente, observándose en algunos ejemplares un bajo tubérculo en el borde del sénido labial. En algunas ocasiones el meta- y el hipolófido están más próximos en el borde lingual que en el labial.

M₃ — El anterolóbido es una pequeña cresta baja y fina de contactos variables y de posición variable. El anterolóbido en algunos casos (14) está reducida o un tubérculo incluso está ausente (8 casos). El metalóbido es bastante transversal y su parte central es más fina que los extremos, especialmente cuando el diente está un poco gastado. La cresta longitudinal es fina y en su parte central es más baja; en 53 casos está completa y suele inclinarse anterolabialmente (38); en 16 ejemplares está interrumpida en la parte central (pero en 10 de éstos las dos mitades se unen bajo la superficie oclusal). En 1 caso la cresta longitudinal es bastante larga pero no llega al hipolóbido; y en 4 casos está bastante reducida y sólo se observa una pequeña protuberancia en el hipolóbido. El posterolóbido está siempre ausente. Generalmente el meta- y el hipolóbido están más próximos en el borde lingual que en el labial, y cuando esto ocurre el valle lingual entre estas dos crestas es más somero que el labial. El sérido labial se dirige levemente hacia atrás o puede ser transversal. El sérido lingual se orienta levemente hacia la parte anterolabial del diente.

Discusión

La población de Eomyidae de Santa Cilia ha sido mencionada en algunos trabajos anteriores. Crusafont et al. (1966a) en la lista faunística preliminar de esta localidad determinan como *Ritteneria manca* Stehlin & Schaub, 1951 a esta población, y Agustí et al. (1985) en su trabajo sobre la biozonación de la Cuenca del Ebro la citan incluyéndola en *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902. Ha existido, pues, una falta de unanimidad a la hora de determinar a nivel genérico y también específico a esta población.

El material de Santa Cilia corresponde a un *Rhodanomys* que presenta un porcentaje considerable de ejemplares con morfología bastante simplificada. El 40 % de los M¹ y el 8 % de los M³ presentan mesolofos bien desarrollados; el mesolóbido en los M_{1,2} está presente en el 54 % de los casos (entre éstos, en el 3 % tiene un desarrollo mediano, es corto en el 9 % y residual en el 42 %). Estos rasgos son los invocados para incluir esta población dentro del género *Rhodanomys*. Pero al mismo tiempo observamos la presencia, en porcentajes importantes, de ejemplares en los que determinados caracteres o rasgos han sufrido una simplificación o reducción en su desarrollo. En la dentición superior se encuentra reducido el mesolofa, en mayor o menor proporción según los elementos: en el 4 % de los D⁴, 27 % de los M¹ y en el 42 % de los M²; incluso existen también numerosos casos en los que el mesolofa se encuentra totalmente ausente (40 % de los D⁴, 33 % de los M¹, 54 % de los M² y 92 % de los M³), observamos que el mayor porcentaje de mesolofos ausentes o reducidos los presentan los M³, seguidos de los M², M¹ y D⁴, por este orden. Esta reducción en el desarrollo de determinada cresta también se puede constatar en algunos M_{1,2,3}: en el 46 % de los M_{1,2} el mesolóbido está ausente; sin embargo la cresta longitudinal sólo se encuentra reducida en los 2 % de los M_{1,2}. En los M₃ esta cresta está interrumpida o reducida en el 28 % de los casos. La presencia de ejemplares con una morfología relativamente simplificada (especialmente en la dentición superior) probablemente fue lo que, indujo a Crusafont et al. (1966a) a determinar el material de Santa Cilia como *Ritteneria manca* (única especie conocida, en aquel momento del género *Ritteneria*, caracterizada por una gran simplificación morfológica); si bien, ya hemos expuesto anteriormente las razones invocadas para incluir esta población en el género *Rhodanomys*.

Dada la presencia de estos morfotipos simplificados en una proporción considerable, resulta imposible incluir a esta abundante población en ninguna de las dos especies mencionadas, siendo necesario, por tanto, crear una nueva especie para el material de Santa Cilia *Rhodanomys oscensis*; ya que sus características morfológicas no entran en la

variabilidad de las otras dos especies hasta ahora conocidas del género: *Rh. transiens* Hugueney, 1969 y *Rh. schlosseri* Depéret & Douxami, 1902.

En la localidad francesa de Carrière Cluzel se ha encontrado un material de Eomyidae determinado como *Rh. schlosseri* por Hugueney (1974). Según la descripción de la autora francesa, esta población presenta una reducción de manera generalizada de la cresta longitudinal en los molares inferiores, característica no observada en las poblaciones de *Rh. schlosseri*; sin embargo, los mesolofos en los $M^{1,2}$, están bien desarrollados. La breve descripción dada por Hugueney (op. cit.) y la ausencia de figuras de este material, nos impide precisar sobre la asignación específica de este *Rhodanomys*, que en principio no parece encajar dentro de las características de *Rh. schlosseri* (por tener la cresta longitudinal frecuentemente interrumpida) ni con *Rh. oscensis* (por tener los mesolofos en $M^{1,2}$ siempre bien desarrollados).

Ya en la discusión correspondiente a *Rh. schlosseri* habíamos señalado su posible relación con *Rh. transiens* considerando como paso de una a otra la reducción de talla, la simplificación de los caracteres morfológicos y el aumento de hipsodancia. En *Rh. oscensis* de Santa Cilia no observamos una reducción de la talla con respecto a las otras dos especies (Fig. 12), es más, su talla es un poco mayor que la presentada por las poblaciones de *Rh. schlosseri*. Pero sí observamos una mayor importancia y frecuencia de estadios derivados en determinados caracteres (mesolof(id)os cuyo desarrollo se encuentra reducido o que incluso pueden llegar a estar ausentes). También constatamos un ligero aumento de la hipsodancia en *Rh. oscensis*. En la hipotética secuencia evolutiva establecida de *Rh. transiens* a *Rh. schlosseri*, *Rh. oscensis* supondría el siguiente paso; el aumento de la proporción de estadios derivados y el aumento de la hipsodancia relativa encajan dentro del supuesto comportamiento para la especie descendiente; sin embargo, el aumento de talla mostrado por *Rh. oscensis* es un carácter revertido que no encaja con la secuencia evolutiva.

Género *Ritteneria* Stehlin & Schaub, 1951

Diagnosis original traducida (Stehlin & Schaub, 1951 p. 357)

Eomyidae de pequeñas dimensiones. Dientes yugales braquiodontos, muy simplificados, en los casos extremos sólo subsisten dos murallas transversales. En los molares superiores esto se alcanza por reducción del primer y tercer sinclinal externo y de la cresta longitudinal. El quinto sinclinal externo es aún observable en los dientes frescos. Los molares inferiores no tienen mesolófidio. Los anticlinales internos 4 y 5 se unen, el cingulo anterior y el paracónido desaparecen.

Diagnosis rectificada

Eomyido caracterizado por una gran simplificación de los caracteres morfológicos dentarios. El mesolofio en los $M^{1,2}$ suele estar ausente; cuando está presente suele estar muy reducido y en muy pocas ocasiones llega al borde labial. La cresta longitudinal de los $M^{1,2}$ en casos extremos llega a estar totalmente ausente. En los M^3 existen dos crestas transversales y nunca se observa el mesolofio.

El anterolófidio, en $M_{1,2,3}$, en ocasiones se extiende en el borde labial hacia la parte posterior del diente. El mesolófidio en los $M_{1,2}$ es residual o se encuentra ausente en más del 50 % de los casos. La cresta longitudinal puede estar presente, estar interrumpida y/o reducida o ausente; entre en el 30 y el 100 % de los $M_{1,2}$ se encuentra muy reducida o totalmente ausente; en los M_3 este porcentaje es ligeramente mayor.

Especie tipo — *Ritteneria manca* Stehlin & Schaub, 1951.

Otras especies atribuidas al género — *R. molinae* sp. nov.

Distribución estratigráfica — Tránsito Oligoceno-Mioceno y Mioceno inferior de Francia, Suiza y España.

Ritteneria molinae sp. nov.

Lám. 9: fig. 1-13; 10: fig. 1-7; 11: fig. 1-17.

- 1969 *Ritteneria manca* Stehlin & Schaub, 1951 – Hugueney, p. 94-96.
 1973 *Ritteneria manca* Stehlin & Schaub, 1951 – de Bonis, p. 65-66, fig. 15.1 y 2.
 pars 1974 *Rhodanomys manca* (Stehlin & Schaub, 1951) – Aguilar, p. 356-359, fig. 8.
 1976 *Ritteneria manca* Stehlin & Schaub, 1951 – Daams, p. 158-162, fig. 4-12; lám. 1, fig. 8-15; lám. 2, fig. 1-9.

Holotipo — M² izdo. CE 699; Lám. 11, fig. 6.

Localidad tipo — Cetina de Aragón, provincia de Zaragoza; colección Geol. Inst. de Utrecht, Holanda.

Derivatio nominis — Dedicado a la Dra. Margarita Díaz Molina (Dpto. de Paleontología U.C.M.).

Repartición — Caunelles, Moissac I, Cetina de Aragón y Quel I.

Edad — Zona Y (Daams & van der Meulen, 1984).

Distribución estratigráfica — Tránsito Oligoceno-Mioceno de Francia y España.

Diagnosis

Especie de talla pequeña, caracterizada por los siguientes rasgos: el mesolofio en M^{1,2} se encuentra muy reducido o completamente ausente en más del 60 % de los M¹, si bien puede llegar a tener buen desarrollo en algunos M¹ (pero no en más del 10 %). El antero- y posterolofio en la dentición superior pueden estar presentes o ausentes, indistintamente.

En los M_{1,2} el mesolófidio, si existe (en más del 50 % de los casos está ausente), tiene un desarrollo escaso, presentándose como una pequeña protuberancia o abultamiento de la cresta longitudinal. La cresta longitudinal puede estar reducida o ausente hasta en un 30 % de los casos.

La cresta longitudinal está reducida o ausente en más de la mitad de los M₃.

Lámina 9

Ritteneria molinae sp. nov.

Quel I.

- Fig. 1. D⁴ izdo., QU-4.
 Fig. 2. P⁴ izdo., QU-22.
 Fig. 3. M¹ izdo., QU-44.
 Fig. 4. M¹ dcho., QU-54.
 Fig. 6. M¹ izdo., QU-46.
 Fig. 7. M² izdo., QU-61.
 Fig. 8. M² dcho., QU-85.
 Fig. 9. M³ dcho., QU-73.
 Fig. 10. D₄ dcho., QU-110.
 Fig. 11. P₄ izdo., QU-91.
 Fig. 12. M_{1,2} izdo., QU-116.
 Fig. 13. M₃ izdo., QU-161.

Ritteneria cf. *molinae* sp. nov.

Moheda.

- Fig. 14. M¹ izdo., MOH-1.011.
 Fig. 15. M¹ dcho., MOH-1.012.
 Fig. 16. M³ dcho., MOH-1.020.
 Fig. 17. M_{1,2} izdo., MOH-1.002.

Ritteneria manca Stehlin & Schaub, 1951

Carretil. Fig. 18. P⁴ dcho., CAR-108.

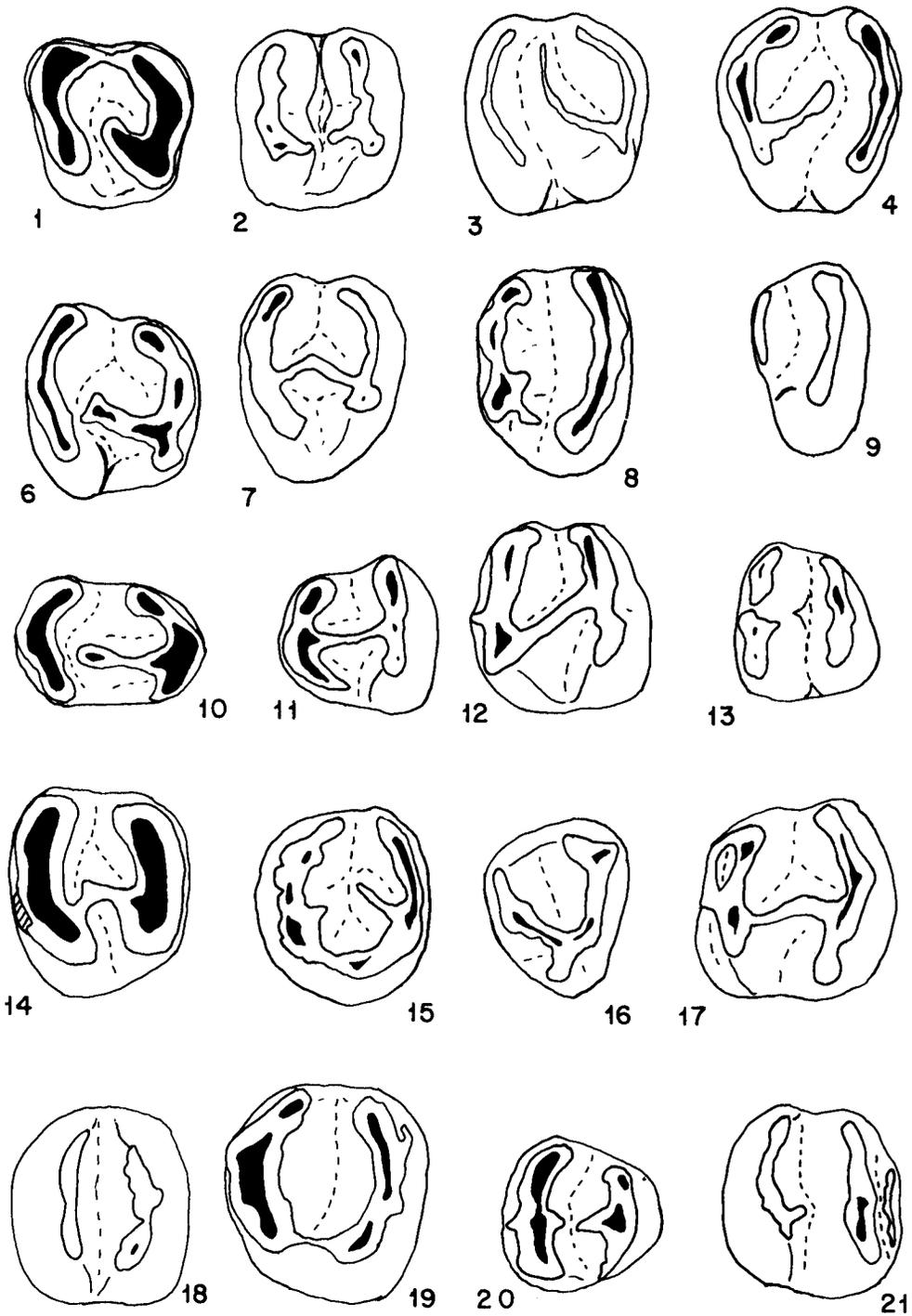
Fig. 19. M¹ dcho., CAR-101.

Fig. 20. P₄ dcho., CAR-8.

Fig. 21. M_{1,2} dcho., CAR-7.

Aprox. × 29.

Lám. 9



Diagnosis diferencial

R. molinae sp. nov. se diferencia de la otra especie del género, *R. manca* Stehlin & Schaub, 1951, por la mayor complejidad morfológica; *R. manca* nunca presenta cresta longitudinal completa ni en los molares superiores ni en los inferiores. Los mesolof(id)os siempre están ausentes; en *R. molinae* estas crestas pueden encontrarse presentes, aunque su desarrollo sea reducido e incluso residual.

De *Rhodanomys oscensis* sp. nov. de Santa Cilia se diferencia por:

- la menor talla de *R. molinae*;
- el menor desarrollo del mesolof en los molares superiores, y la mayor frecuencia de ejemplares en los que esta cresta está ausente o muy reducida (más del 60 % de los M¹ y más del 90 % de los M² de *R. molinae*; en *Rh. oscensis* estos porcentajes son el 42 % de los M¹ y el 75 % de los M²);
- el peor desarrollo del mesolofido en los M_{1,2}: en *R. molinae* esta cresta puede llegar a ser, como mucho, un abultamiento de la cresta longitudinal, en *Rh. oscensis* puede llegar a tener hasta un mediano desarrollo. La cresta longitudinal en los M_{1,2,3} se encuentra con más frecuencia interrumpida y reducida que en los M_{1,2,3} de *Rh. oscensis*.

Yacimientos — Cetina de Aragón y Quel 1.

Material y medidas

Elemento	Longitud			Anchura				
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
Cetina de Aragón (datos de Daams, 1976, p. 158).								
D ⁴	30	0.77	0.89	0.99	30	0.85	0.91	1.00
P ⁴	30	0.81	0.93	1.05	30	0.88	0.99	1.07
M ¹	44	0.91	1.04	1.14	44	1.01	1.15	1.28
M ²	36	0.73	0.85	0.95	36	0.98	1.08	1.19
M ³	30	0.64	0.72	0.84	30	0.81	0.88	1.01
D ₄	30	0.93	1.08	1.19	30	0.62	0.75	0.86
P ₄	30	0.77	0.84	0.91	30	0.71	0.80	0.86
M _{1,2}	70	0.86	0.98	1.10	70	0.93	1.05	1.19
M ₃	30	0.71	0.83	0.97	30	0.80	0.88	1.02
Quel 1								
D ⁴	9	0.85	0.89	0.94	8	0.87	0.90	0.95
P ⁴	14	0.85	0.93	1.01	13	0.97	1.02	1.07
M ¹	16	0.97	1.05	1.17	14	1.06	1.16	1.25
M ²	18	0.87	0.92	0.97	17	1.07	1.17	1.25
M ³	8	0.64	0.69	0.73	8	0.89	0.95	1.06
D ₄	1	—	1.08	—	1	—	0.72	—
P ₄	8	0.93	0.95	1.00	9	0.74	0.85	0.92
M _{1,2}	31	0.88	0.95	1.09	27	0.97	1.04	1.09
M ₃	16	0.75	0.88	0.98	15	0.85	0.90	1.01

Diagramas Longitud/Anchura ver Fig. 8 y 9.

Descripción de Ritteneria molinae de Cetina de Aragón

D⁴ — Presentan un contorno trapezoidal. En numerosas ocasiones el anterolofa no es visible, cuando éste se observa claramente, en 9 ejemplares, es pequeño y de posición labial: en 4 ocasiones es una pequeña cresta y en 5 casos es un tubérculo unido al

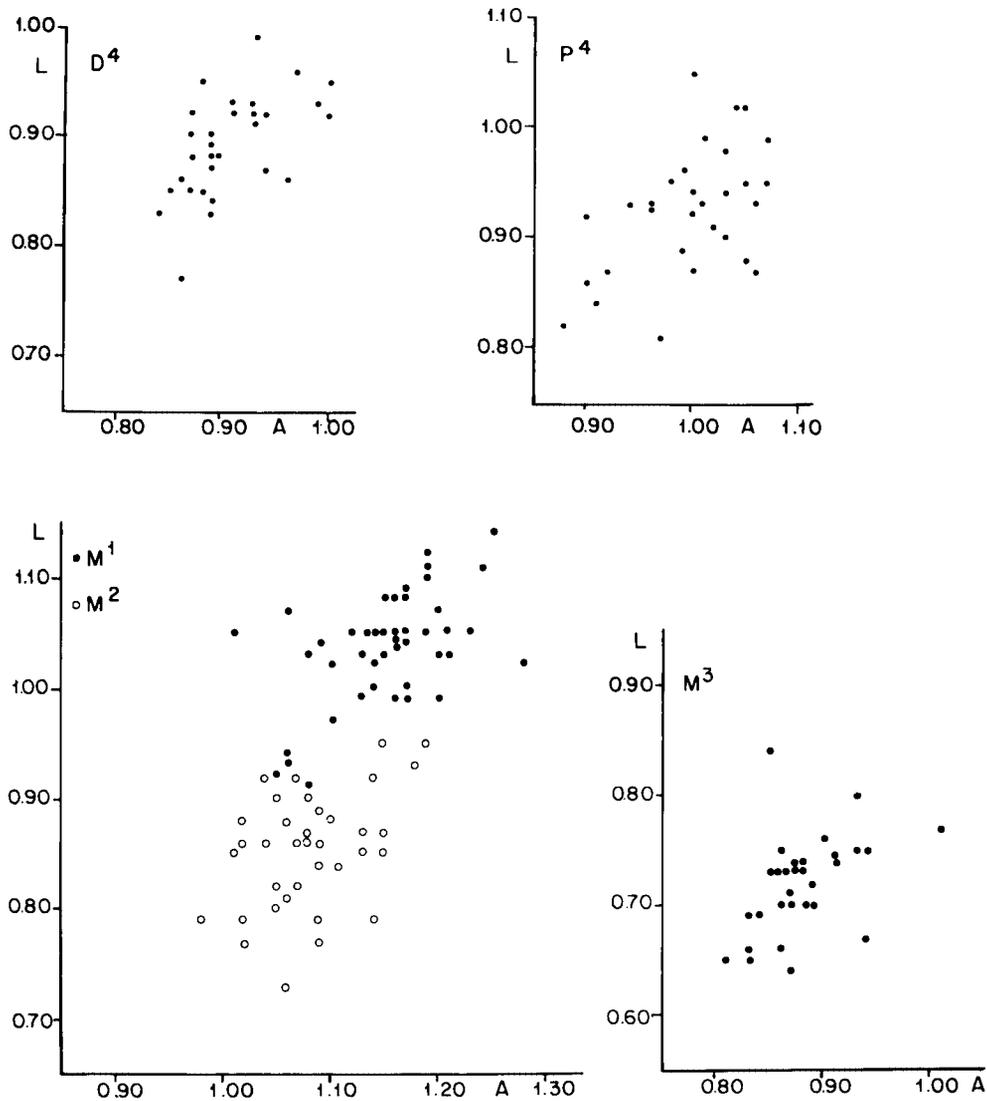


Fig. 8. Diagramas Longitud/Anchura para D⁴, P⁴, M¹, M² y M³ de *Ritteneria molinae* sp. nov. de Cetina.

protofofo. El proto- y el metalofo están bien desarrollados, pero en ningún caso existe mesofofo. La cresta longitudinal está completa en 17 ejemplares siendo la mitad anterior más baja y estrecha que la posterior; en 13 ejemplares se encuentra reducida y tiene un desarrollo exclusivamente posterior. El posterolofo se observa en 16 casos, es más bajo y estrecho que el metalofo, puede tener un desarrollo mediano (7 casos) y en 9 ocasiones es pequeño; puede estar unido al metalofo por sus dos extremos (11 ejemplares), puede estar aislado labialmente (4 ejemplares) o aislado en sus dos extremos (sólo en 1 caso).

P⁴ — El contorno es desde cuadrado hasta circular. Son elementos que presentan una gran simetría, pero la parte anterior se puede reconocer, a parte de por el criterio de las facetas de desgaste, por el redondeamiento que muestra el protofofo. El anterolofo está ausente en la mayoría de los ejemplares (28), en 1 caso existe un pequeño anterolofo

unido en su extremo más lingual al protofofo y libre externamente; en otro caso se encuentra reducido a un pequeñísimo tubérculo de posición bastante labial. La cresta longitudinal está completa en un solo ejemplar, teniendo una posición muy lingual; en 2 ejemplares se encuentra interrumpida en la zona central, desarrollándose en dos mitades: una anterior y otra posterior, ambas de escaso desarrollo. En 3 ejemplares se encuentra muy reducida y sólo se desarrolla como una pequeña cresta que sale del hipocono y que enseguida desaparece; en los 24 ejemplares restantes la cresta longitudinal está totalmente ausente. El posterolofa en 1 caso presenta un tamaño mediano, en 8 casos es pequeño y en 6 es residual (tubérculo); tiene una posición más baja que la superficie oclusal, y en 15 casos está ausente.

En numerosas ocasiones se observa un pequeño tubérculo en el seno lingual, y en general, el valle central suele ser más somero en el borde interno que en el externo.

M^{1,2} — El anterolofa en 4 casos (3 M¹ y 1 M²) se presenta como una baja y estrecha cresta de posición labial, en 1 de los casos está interrumpida; en 25 casos (18 M¹ y 7 M²) es un tubérculo pequeño situado por debajo de la superficie oclusal; en 50 ejemplares (22 M¹ y 28 M²) está totalmente ausente. El protofofo tiene forma de media luna, caracter que es más acusado en la mayor parte de los M¹, y se une al protocono en la parte anterior de éste. El mesolofa y la cresta longitudinal están mejor desarrollados en los M¹ que en los M² (Fig. 21 y 22). El mesolofa es largo en sólo 2 ejemplares (son M¹); en el resto de los ejemplares está ausente y observamos distintos morfotipos de la cresta longitudinal: desde completa en 11 casos (6 M¹ y 5 M²), a interrumpida y con desarrollo exclusivamente posterior, hasta convertirse en una cresta diminuta que sale del hipocono o metalofa, e incluso puede llegar a estar ausente en 6 ejemplares (1 M¹ y 5 M²). El metalofa es rectilíneo o se une al hipocono en la parte anterior de éste. El posterolofa suele estar mejor desarrollado en los M¹ (Fig. 25); en 14 M¹ es largo; en 19 M¹ y en 13 M² es corto, siendo su forma variable (Fig. 26); en 5 M¹ y en 6 M² es residual y está situado por debajo de la superficie oclusal, y en 16 M² está completamente ausente.

Observamos que la simplificación del modelo dental es considerablemente mayor en los M² que en los M¹. El hipocono, en los M¹, se dirige levemente hacia adelante.

M³ — Elemento de forma triangular en el que la longitud labial es mayor que la lingual y el hipocono se encuentra reducido. Se encuentra muy simplificado existiendo sólo dos crestas: proto- y metalofa; la primera de estas crestas es rectilínea y un poco mejor desarrollada que el metalofa; este último se suele arquear. Las dos crestas suelen estar unidas en el borde interno (24 ejemplares), pero también pueden estar separadas por medio de un surco poco profundo (6 ejemplares).

D₄ — En los dientes frescos se observa un anterolofido que puede tener contactos variables con el metalofido: unido por su parte central, sólo por la labial o unido por

Lámina 10

Ritteneria molinae sp. nov.

Cetina de Aragón.

Fig. 1. D⁴ izdo., CE-806.

Fig. 2. M¹ dcho., CE-673.

Fig. 3. M² dcho., CE-714.

Fig. 4. P₄ dcho., CE-602.

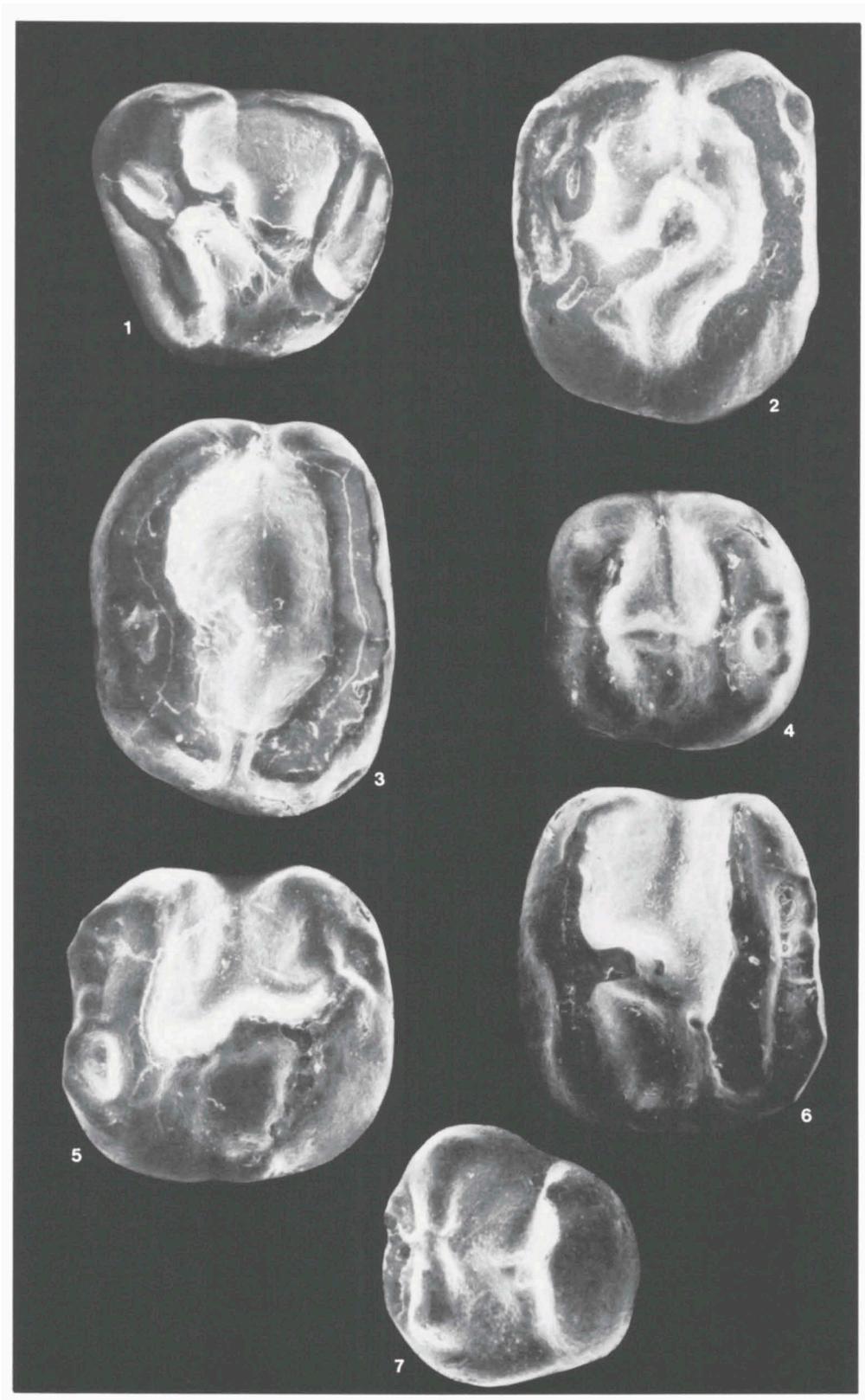
Fig. 5. M_{1,2} izdo., CE-558.

Fig. 6. M_{1,2} dcho., CE-501.

Fig. 7. M₃ izdo., CE-573.

Aprox. × 57.

Lám. 10



ambos extremos; en algunas ocasiones se extiende a partir del protocónido hacia atrás. El metalófidio es transversal o está dirigido anterolabialmente. En ocasiones existe un tubérculo lingual situado cerca del metalófidio que se puede llegar a unir con éste. La cresta longitudinal está siempre presente, aunque en 6 ocasiones se encuentra interrumpida en la zona central. El hipolófidio tiene forma de media luna.

P₄ — Contorno rectangular o cuadrangular, la parte anterior suele estar ligeramente reducida con respecto a la posterior, pero en algunas ocasiones no se observa esta reducción. El anterolófidio suele ser de pequeño tamaño y sus contactos con el metalófidio son muy variables (Fig. 28); en 1 caso se encuentra reducido a dos pequeños tubérculos y en 4 ejemplares sólo se observa un tubérculo situado por debajo de la superficie oclusal, incluso en 4 casos el anterolófidio se encuentra totalmente ausente. La cresta longitudinal está completa en 19 ejemplares; suele ser paralela a la longitud del diente, pero también puede inclinarse anterolabialmente, y es estrecha. En 3 casos presenta buen desarrollo pero no llega al metalófidio; en 4 casos está interrumpida centralmente, desarrollándose en dos partes de pequeño tamaño: una anterior y otra posterior; en 2 casos llega a estar muy reducida y tiene un desarrollo exclusivamente posterior, y en otros 2 ejemplares se encuentra totalmente ausente. No se observa en ningún caso posterolófidio. El protocónido en ocasiones se dirige hacia atrás y en 1 caso se observa un tubérculo en el borde labial del sérido.

M_{1,2} — En 5 casos el anterolófidio está ausente y en 2 casos se encuentra reducido a un pequeño tubérculo; en el resto se encuentra presente, pudiendo ser largo, mediano o pequeño y sus contactos con el metalófidio son muy variables (Fig. 31); pero siempre es más bajo y estrecho que el meta- y el hipolófidio. En 9 ejemplares la parte labial del anterolófidio se dirige fuertemente hacia atrás. Este es un hecho típico de *Ritteneria*, aunque la frecuencia de este carácter es menor en el material de Cetina de Aragón que en el de Alcocer 3B. El metalófidio puede ser rectilíneo o puede unirse al protocónido por la parte anterior de esta cúspide. La cresta longitudinal se encuentra ausente en 2 ejemplares, en 7 está reducida a una pequeña cresta posterior que sale del hipolófidio; en 12 ocasiones se encuentra interrumpida en la zona central, aunque suele estar unida por

Lámina 11

Ritteneria molinae sp. nov.

Cetina de Aragón.

Fig. 1. D⁴ izdo., CE-809.

Fig. 2. P⁴ izdo., CE-762.

Fig. 3. M¹ izdo., CE-655.

Fig. 4. M¹ dcho., CE-721.

Fig. 5. M² dcho., CE-667.

Fig. 6. M² izdo., CE-699.

Fig. 7. M² dcho., CE-707.

Fig. 8. M³ izdo., CE-742.

Fig. 9. P₄ dcho., CE-608.

Fig. 10. D₄ izdo., CE-649.

Fig. 11. P₄ dcho., CE-592.

Fig. 12. M_{1,2} izdo., CE-560.

Fig. 13. M_{1,2} izdo., CE-540.

Fig. 14. M_{1,2} dcho., CE-534.

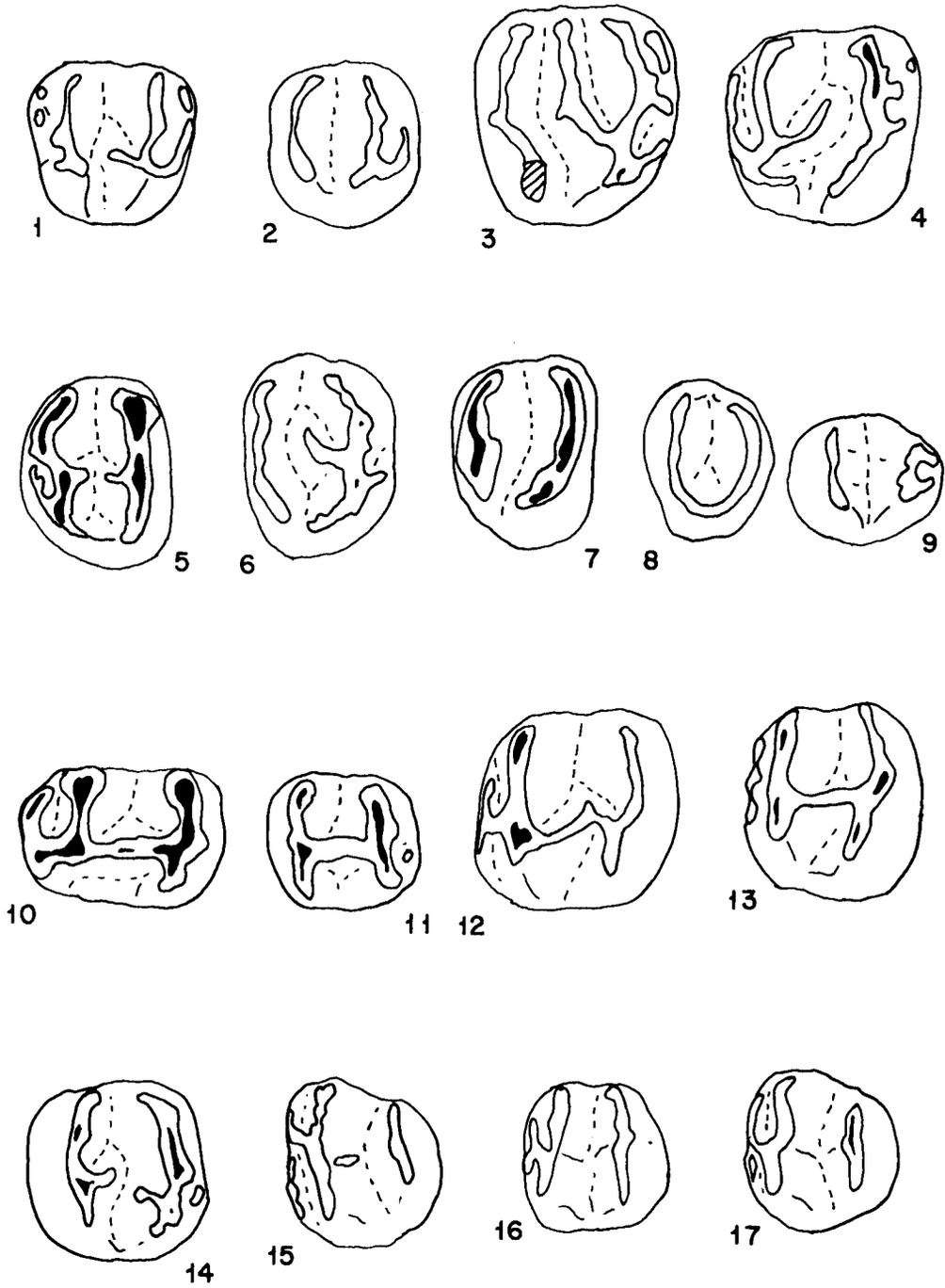
Fig. 15. M₃ izdo., CE-572.

Fig. 16. M₃ izdo., CE-566.

Fig. 17. M₃ izdo., CE-561.

Aprox. × 29.

Lám. 11



debajo de la superficie oclusal, y en 48 casos está completa; dentro de estos últimos, en 18 casos es rectilínea (bien paralela a la longitud del diente (3) o dirigiéndose anterolabialmente (15), en los 30 ejemplares restantes muestra una inflexión cerca del hipolófidio que indica el lugar en el que se enclavaría el mesolófidio, pero en ningún caso existen rastros de esta cresta. El hipolófidio tiene forma de media luna. El posterolófidio suele estar ausente, aunque en 7 ejemplares se observa un posterolófidio residual, que es un tubérculo unido al hipolófidio más o menos en la mitad de la anchura del diente, o de posición ligeramente lingual. El sénidio labial se dirige hacia atrás, y en algún caso (8) puede llegar a ser transversal. En 1 ocasión existe un tubérculo en el borde lingual situado entre el meta- y el hipolófidio y en 5 ejemplares se observa un tubérculo en el borde labial del sénidio; en numerosas ocasiones existe una baja muralla que une el meta- y el hipolófidio labialmente.

M₃ — En 10 casos el anterolófidio está ausente, en 8 ejemplares es residual (es un tubérculo) y en 1 caso son dos tubérculos; en 10 ejemplares presenta un tamaño pequeño, siendo sus contactos con el metalófidio muy variables, y en 1 caso tiene un desarrollo bueno; es más estrecho y bajo que el metalófidio. La cresta longitudinal, que es estrecha y baja, está completa en 6 ejemplares (en 5 casos se inclina anterolabialmente y en 1 caso es paralela a la longitud del diente); en 1 ejemplar está interrumpida en la zona central; en 15 ejemplares se encuentra muy reducida (en 13 de éstos su desarrollo es exclusivamente posterior, en otros 2 es exclusivamente anterior) y en 8 ejemplares se encuentra totalmente ausente.

Descripción de Ritteneria molinae de Quel 1

D⁴ — En general el estado de conservación no es muy bueno. El antero- y el posterolofos están ausentes en todos los ejemplares. La morfología que presentan estos elementos viene caracterizada por la presencia de dos únicas crestas: proto- y metalofos. La cresta longitudinal se encuentra muy reducida; en 9 ocasiones es una pequeña cresta de escaso desarrollo que sale del hipocono y llega, más o menos, hasta la mitad de la longitud del diente; en 1 ocasión la cresta longitudinal se encuentra reducida a un pequeño tubérculo situado en la parte central de la mitad más lingual del diente. En un solo caso la cresta longitudinal tiene mejor desarrollo, sale del hipocono y se dirige al paracono, dando lugar a un mesolofos de mediano tamaño que se encuentra partido.

P⁴ — El contorno es cuadrado. El antero- y el posterolofos se encuentran siempre ausentes. El protolofos suele presentar una constricción en la parte central o ligeramente labial, que incluso en 4 ocasiones llega a partir la cresta. La cresta longitudinal, de posición muy lingual, se encuentra completa en 8 ejemplares, en 3 está interrumpida en su zona central y en otros 3 se desarrolla como una pequeña protuberancia que sale del hipocono.

M¹ — Habitualmente la anchura posterior suele ser menor que la anterior, pero en algunos casos también se observan anchuras semejantes. El antero- y el posterolofos están ausentes. El protolofos, que se encuentra siempre aislado, se arquea suavemente siguiendo el contorno del borde anterior del diente. El metalofos presenta un arqueamiento más pronunciado que el protolofos, especialmente en la mitad más labial. El mesolofos en 1 caso es largo, pero no llega al borde labial, en los demás casos está reducido (9 ejemplares) o ausente (4); en estos últimos sólo se observa la cresta longitudinal que sale del hipocono y se dirige longitudinalmente hacia adelante, sin llegar al protolofos, o se inclina levemente hacia la parte anterolabial. El seno lingual se dirige fuertemente hacia adelante y se encuentra unido al valle labial anterior.

M² — El antero- y el posterolofos están ausentes. El protolofos en la zona lingual se dirige hacia atrás, incluso puede llegar a unirse al metalofos por medio de una cresta fina

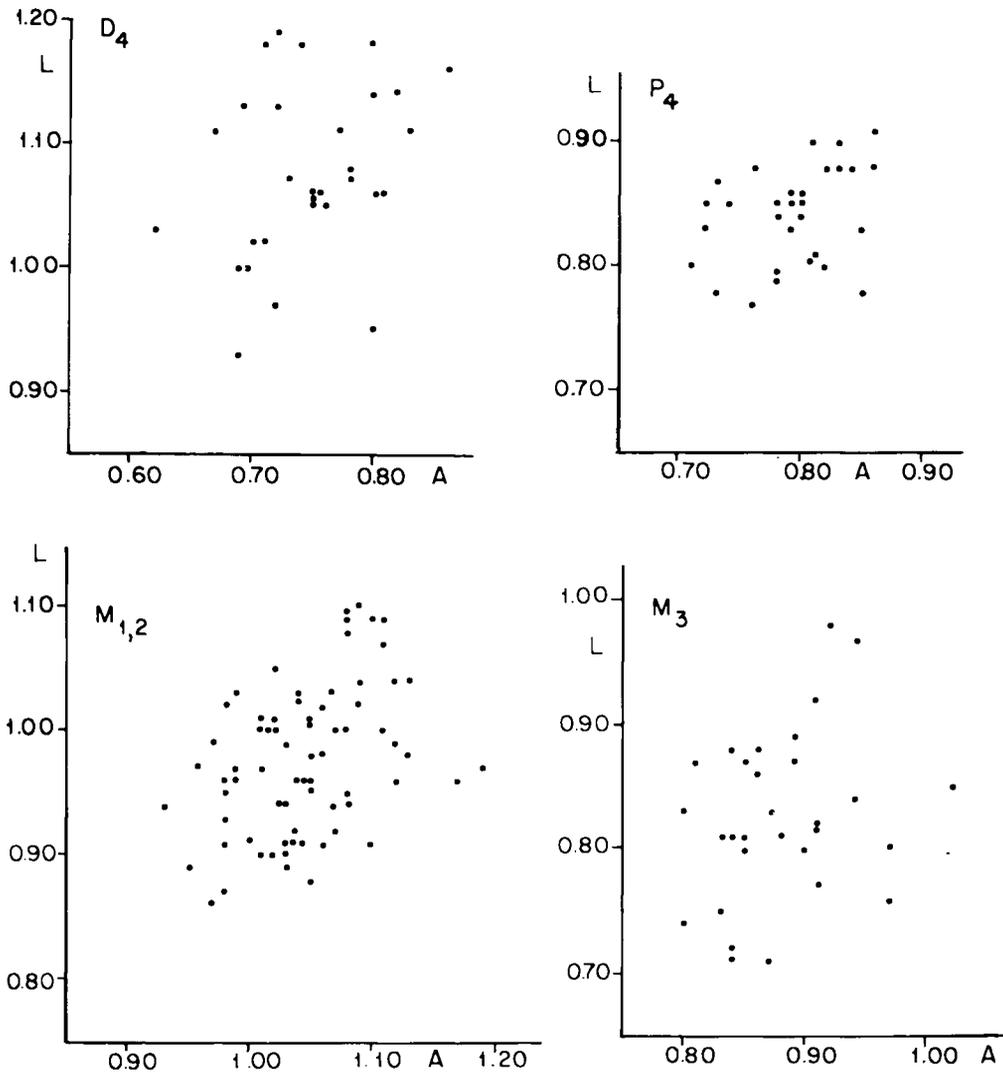


Fig. 9. Diagramas Longitud/Anchura para D_4 , P_4 , $M_{1,2}$ y M_3 de *Ritteneria molinae* sp. nov. de Cetina.

y baja o por medio de un contacto puntual. El mesolofo en 1 ocasión se encuentra completo y se une al protofofo en el paracono, en 2 casos se encuentra reducido y en los demás está ausente. La cresta longitudinal tiene un desarrollo variable (Fig. 24); cuando se encuentra completa (6 ejemplares) el brazo anterior suele ser más estrecho que el posterior; en 4 ejemplares está interrumpida, pudiendo estarlo en la zona media (1 caso) o saliendo del hipocono sin llegar al protofofo (3 casos); en 8 casos la cresta longitudinal está ausente, si bien en 2 de éstos 8 últimos casos existe un grueso tubérculo central, situado entre el proto- y el metalofo.

M^3 — La parte posterior se encuentra reducida presentando una anchura anterior considerable. Este elemento está formado por dos crestas: proto- y metalofo. El protofofo está mejor desarrollado que el metalofo; este último en su zona más lingual es muy bajo. En 6 casos estas crestas están separadas labial y lingualmente por medio de un surco profundo.

D₄ — Existe un único ejemplar. Está formado por dos crestas: una anterior y otra posterior, conectadas entre sí por medio de una cresta longitudinal.

P₄ — En general se encuentran muy gastados y esto dificulta la observación de las características morfológicas; sólo se describen los ejemplares mejor conservados. En ningún caso se observa ni antero- ni posterolóbido. El diente está caracterizado por dos crestas: una anterior, metalóbido, y otra posterior, hipolóbido, conectadas por medio de la cresta longitudinal, que en 2 ocasiones se encuentra interrumpida en la zona central. El sévido labial se dirige desde ligera a fuertemente hacia atrás.

M_{1,2} — El contorno suele ser rectangular, siendo la anchura un poco mayor que la longitud, o trapezoidal, siendo la longitud lingual más pequeña que la labial. El anterolóbido tiene un escaso desarrollo, es más bajo y estrecho que el resto de las crestas, es más, en los dientes frescos se observa que se desarrolla en un plano más bajo que el de la superficie oclusal; en 2 casos el anterolóbido tiene una posición labial y se une por sus dos extremos al metalóbido; en 3 ejemplares tiene una posición central y se une al metalóbido por la zona media; en 7 casos se encuentra reducido a un pequeñísimo tubérculo y en el resto de los casos está totalmente ausente. El metalóbido es bastante transversal; se une al protocónido por la parte anterior de éste. El hipolóbido tiene forma de media luna. Meta- e hipolóbido están unidos por medio de la cresta longitudinal que se desarrolla desde la parte posterior del protocónido, más o menos, hasta la zona central de la anchura del hipolóbido. Esta cresta longitudinal puede tener un trazado rectilíneo o puede mostrar una pequeña inflexión en la mitad más cercana al hipolóbido. El meso- y el posterolóbido se encuentran ausentes en todos los casos. El sévido labial se orienta fuertemente hacia atrás. El sévido lingual puede arquearse hacia adelante o puede tener un trazado rectilíneo y una posición transversal para después dividirse en dos ramas: una anterior (de mejor desarrollo) y otra posterior (más pequeña).

M₃ — En 3 ocasiones se observa un pequeño tubérculo central anterior, que correspondería a un anterolóbido residual, en los demás ejemplares está totalmente ausente. El metalóbido es transversal y el hipolóbido se orienta desde ligera a fuertemente hacia la zona posterolabial. En 7 casos existe la cresta longitudinal que une al meta- y al hipolóbido y tiene una orientación anterolabial; en 5 casos se encuentra completa y en 2 se encuentra interrumpida en la zona central; en otros 2 ejemplares está reducida y su desarrollo es exclusivamente anterior y en 4 ejemplares falta por completo. El posterolóbido está ausente. El meta- y el hipolóbido suelen estar unidos por medio de una fina y baja cresta en el borde lingual, de tal forma que el sévido lingual es más somero justo en el borde interno que hacia el centro del diente. El sévido labial se orienta desde casi transversal hasta hacia atrás.

Discusión

La población de *Rittereria* de Cetina de Aragón fue descrita por Daams, 1976, determinándola como *R. manca* Stehlin & Schaub, 1951; la abundancia de morfotipos simplificados presentes en este material fue el motivo que justificaba esta determinación. Sin embargo, según la descripción de Stehlin & Schaub (1951) de la población tipo de *R. manca* (La Chaux), en ésta sólo están presentes ejemplares con morfología tremendamente simplificada, la cresta longitudinal en los molares superiores e inferiores está ausente o se encuentra reducida a un pequeño resalte de esmalte residual. En la población de Cetina están presentes morfotipos como los que señalan Stehlin & Schaub (op. cit.) para la localidad tipo (el 77 % de los M¹ y el 70 % de los M² no presentan mesolofa, la cresta longitudinal se encuentra reducida o ausente en el 85 % de los M¹ y en el 87 % de los M², en el 30 % de los M_{1,2} y en el 80 % de los M₃), pero también encontramos morfotipos un poco más complicados que presentan la cresta longitudinal

completa: en el 15 % de los M^1 , en el 13 % de los M^2 , en el 70 % de los $M_{1,2}$ y en el 20 % de los M_3 ; incluso en 2 de los 44 M^1 existe un mesolofo bien desarrollado que llega al borde labial; y en un 44 % de los $M_{1,2}$ existe una pequeña protuberancia en la cresta longitudinal que interpretamos como un mesolofido residual. Esta mezcla, existente en Cetina de Aragón, ejemplares con una morfología muy simplificada junto a ejemplares de características un poco más complicadas, hace que esta población no pueda incluirse dentro de *R. manca* Stehlin & Schaub, 1951, única especie conocida, hasta ahora, del género.

Por esto, hemos optado por la creación de una nueva especie, *R. molinae*, para designar a *Ritteneria* de Cetina de Aragón.

Otra especie en la que hemos encontrado también una mezcla de morfotipos es *Rhodanomys oscensis* sp. nov. de Santa Cilia; en este caso la proporción de la mezcla de morfotipos es la opuesta a la encontrada en Cetina, ya que en la población oscense encontramos frecuentemente morfotipos complicados (con mesolofo bien desarrollado, 40 % de los M^1 , y mesolofido presente en el 54 % de los $M_{1,2}$) junto a morfotipos más sencillos, que en los molares inferiores no llegan nunca a tener el grado de simplificación mostrado en *Ritteneria molinae*.

En el yacimiento riojano de Quel 1 hemos encontrado una población que presenta características similares a las observadas en Cetina y a la que hemos incluido en la misma especie. Entre el material de ambas localidades se observan algunas diferencias en los porcentajes en los que se presentan algunos caracteres (Fig. 21). La proporción de ejemplares con mesolofo ausente en los M^1 es menor en Quel 1 que en Cetina, y en ningún $M_{1,2}$, de los 38 encontrados, tiene la cresta longitudinal interrumpida; sin embargo el porcentaje de mesolofos ausentes en los M^2 y de mesolofidos ausentes en los $M_{1,2}$ es mayor en el yacimiento riojano; otra característica de la población de Quel 1 es la ausencia generalizada de antero- y posterolofo en los $M^{1,2}$. La población de Quel 1, en general, presenta una talla ligeramente mayor que la de Cetina (Fig. 12 y siguientes), si bien existe un gran solapamiento en el rango de variabilidad de las longitudes y anchuras de ambas poblaciones.

En el yacimiento de Moheda se ha encontrado una población de *Ritteneria* escasamente representada (11 ejemplares). Por las características de los $M^{1,2}$, ausencia de mesolofo y cresta longitudinal (completa o reducida) y de los $M_{1,2}$, en los que la cresta longitudinal está completa, podríamos asignar este material a *R. molinae*, pero debido a la escasez del material hemos decidido denominar esta población *Ritteneria cf. molinae*. Lo mismo proponemos para la población del Oligoceno-Mioceno de Fuenmayor (La Rioja), descrita y determinada como *R. manca* Stehlin & Schaub, 1951 por Martínez Sánchez (en prensa). También existe poco material de esta localidad pero los molares superiores, aún estando muy simplificados, tienen vestigios de cresta longitudinal y el único molar inferior encontrado aún tiene cresta longitudinal completa; esta última característica (impropia de *R. manca*) nos permite suponer que el material de Fuenmayor podría encajar dentro de las características de nuestra nueva especie; pero por la falta de material suficiente no podemos concluir con certeza sobre su denominación específica.

Aguilar (1974) describe en la localidad del Mioceno inferior de Caunelles una población morfológica y métricamente muy semejante a la de Cetina, que este autor determina como *Rhodanomys manca*; la presencia de algún $M^{1,2}$ con mesolofo largo al lado de ejemplares muy sencillos y la presencia de cresta longitudinal completa en los $M_{1,2}$, nos indica su mayor semejanza con *Ritteneria molinae* que con la especie tipo del género, si bien no conocemos la frecuencia de los distintos morfotipos del material francés, ya que Aguilar (op. cit.) sólo figura algunos ejemplares y no realiza la descripción de la población.

En las discusiones previas ya habíamos señalado la tendencia hacia la simplificación de los caracteres morfológicos detectada en el paso de *Rhodanomys transiens* Hugueney, 1969 a *Rh. schlosseri* Depéret & Douxami, 1902, y de éste a *Rh. oscensis* sp. nov. En *Ritteneria molinae* sp. nov. la simplificación morfológica es ya muy importante; tanto, que basándonos en este rasgo se atribuye a otro género.

Según esta tendencia hacia la simplificación del modelo dental, es posible intentar establecer la posición relativa de algunas de las poblaciones aquí citadas, en concreto de Cetina de Aragón y Quel 1.

En Quel 1 la ausencia de $M_{1,2}$ que presenten la cresta longitudinal interrumpida o ausente, y el mejor desarrollo relativo del mesolofio en $M^{1,2}$ (Fig. 21 y 22) nos hace suponer que esta población riojana, un poco menos simplificada que la de Cetina, representa un nivel evolutivo ligeramente anterior al correspondiente a Cetina de Aragón. Con respecto al material de Moheda, Fuenmayor y Caunelles nos es imposible intentar deducir su posición relativa, ya que las dos primeras poblaciones se encuentran escasamente representadas, y de la tercera no podemos conocer su variabilidad por no existir descripción.

Ritteneria cf. molinae sp. nov.

Lám. 9: fig. 14-17.

Yacimiento — Moheda.

Material y medidas

Elemento	Longitud			Anchura				
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
M^1	2	0.92	0.93	0.95	1	—	1.11	—
M^2	2	0.88	0.88	0.89	2	1.05	1.06	1.08
M^3	2	0.70	0.72	0.74	1	—	0.96	—
D_4	1	—	1.13	—	1	—	0.71	—
$M_{1,2}$	2	1.04	1.05	1.06	2	1.04	1.06	1.09

Descripción de *Ritteneria cf. molinae* de Moheda

$M^{1,2}$ — Están formados por proto- y metalofio; en ningún caso se observa antero- ni posterolofio. En 1 M^1 la cresta longitudinal se encuentra completa y tiene una posición central; de ella, en su zona media, sale una pequeña protuberancia (un mesolofio residual). En otro caso la cresta longitudinal está muy desarrollada pero no llega al protolofio; en los otros 2 casos es una pequeñísima cresta que sale del metalofio y tiene, exclusivamente, un desarrollo posterior. En el borde interno el proto- y el metalofio se encuentran muy cerca el uno del otro, en los dientes frescos se observa un surco pequeño que los separa.

M^3 — El hipocono se encuentra totalmente reducido. Observamos dos crestas, proto- y metalofio, que labialmente están separadas por medio de un valle somero y lingualmente están unidas. El protolofio tiene un trazado rectilíneo y el metalofio se arquea levemente.

D_4 — Encontramos un único ejemplar que ha sufrido mucho desgaste, pero aún podemos observar que la cresta longitudinal está completa y que en el sénido lingual (entre el meta- y el hipolofido) existe una cresta aislada.

M_{1,2} — Presentan un contorno cuadrado. En 1 de los 2 ejemplares se observa el anterolóbido que es de tamaño mediano y unido por la parte central al metalóbido. En los 2 casos existe una cresta longitudinal situada en la parte central del diente y dirigida levemente hacia la zona anterolabial; es más baja que el resto de las crestas y su parte anterior es más estrecha que la posterior. El sérido labial en 1 caso se dirige levemente hacia atrás y en el otro caso es transversal. El posterolóbido está ausente.

Discusión — Ver la discusión de *R. molinae*.

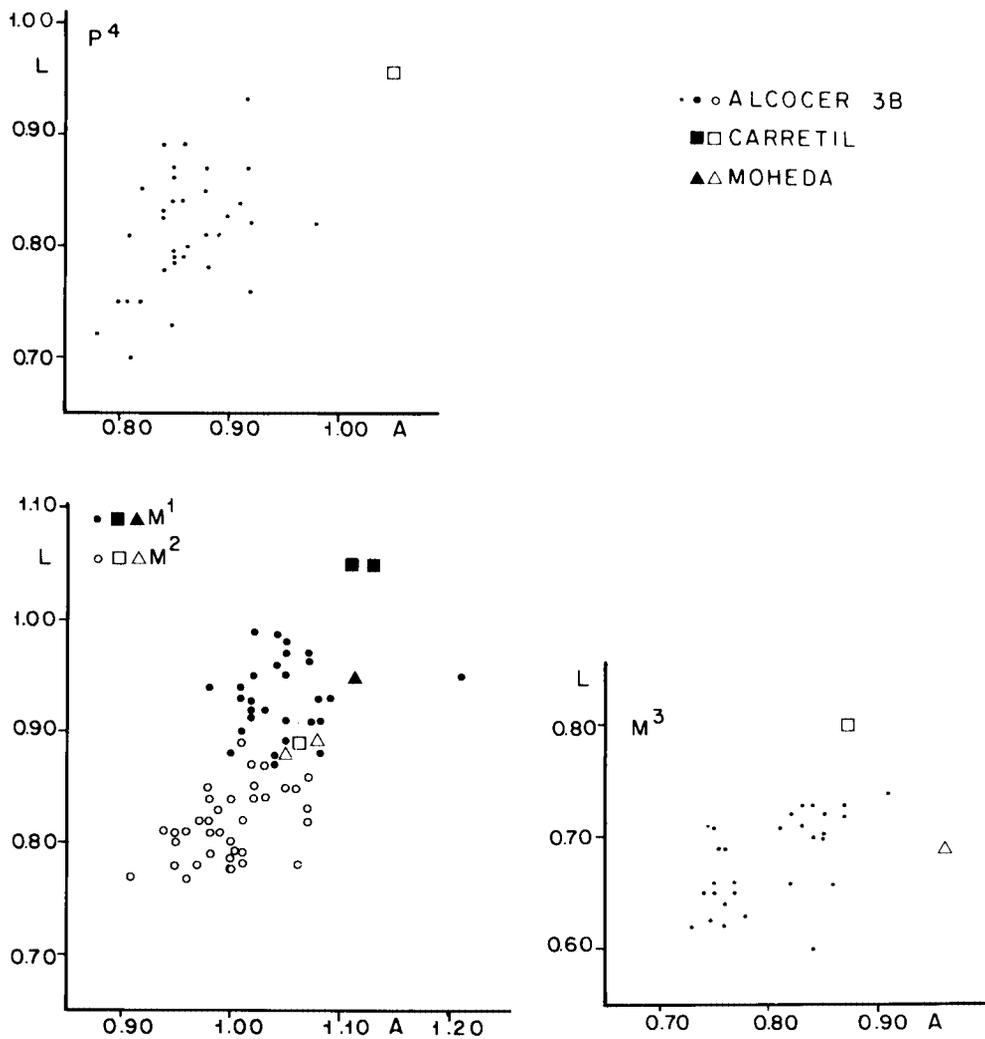


Fig. 10. Diagramas Longitud/Anchura para P⁴, M¹, M² y M³ de *Ritteneria cf. molinae* de Moheda y *Ritteneria manca* de Carretil y Alcocer 3B.

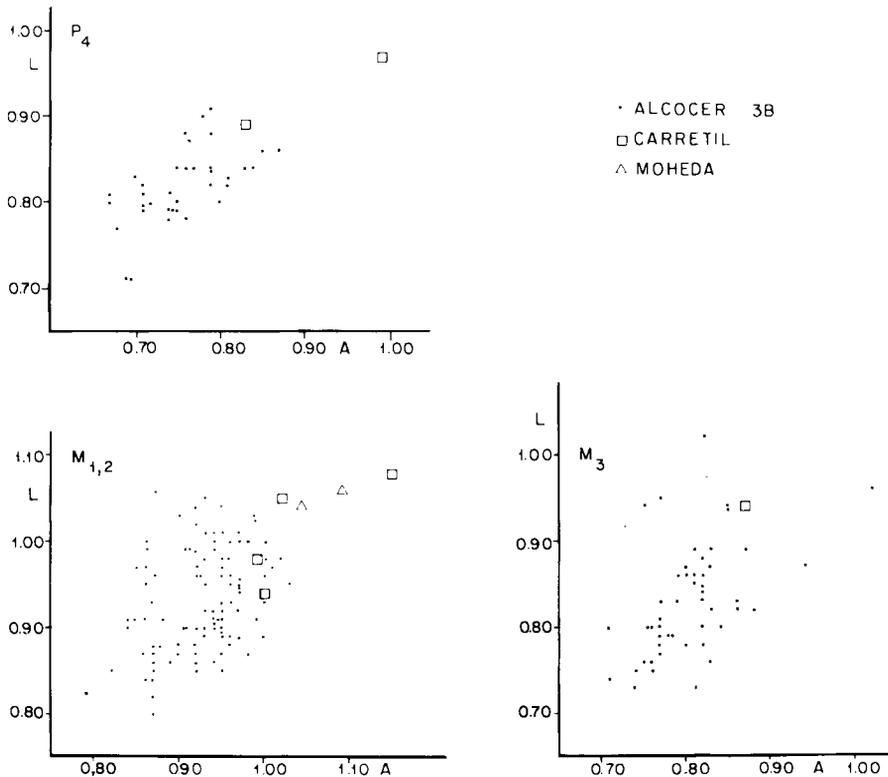


Fig. 11. Diagramas Longitud/Anchura para P_4 , $M_{1,2}$ y M_3 de *Ritteneria* cf. *molinae* de Moheda y *Ritteneria manca* de Carretil y Alcocer 3B.

Ritteneria manca Stehlin & Schaub, 1951

Lám. 12: fig. 1-7; 13: fig. 1-18.

- pars 1879 *Myoxus murinus* Pomel – Filhol, p. 22-250 lám. 2, fig. 12, 13, 21.
 1951 *Ritteneria manca* sp. nov. – Stehlin & Schaub, p. 130-132, fig. 190; p. 294-295, fig. 506; p. 357.
 1952 *Ritteneria* Stehlin & Schaub, 1951 – Lavocat, p. 337-338, fig. 2-6.
 ? 1968 *Ritteneria manca* Stehlin & Schaub, 1951 – Baudelot & de Bonis, p. 163.
 1969 *Ritteneria* indet. Stehlin & Schaub, 1951 – Meurisse et al., p. 167.
 pars 1974 *Rhodanomys manca* (Stehlin & Schaub, 1951) – Aguilar, p. 356-359, fig. 9.

Holotipo — Hemimandíbula con P_4 - M_2 dcha., Mus. Basilea L. Ch.432, fig. 506 in Stehlin & Schaub, 1951.

Localidad tipo — La Chaux (Vaud, Suiza).

Edad — Zona Y de Daams & van der Meulen (1984).

Repartición — La Chaux, Saint-Gérard-le-Puy, Laugnac, Bouzigues, Lespignan, Carretil y Alcocer 3B.

Distribución estratigráfica — Mioceno inferior de Suiza, Francia y España.

Diagnosis original traducida (Stehlin & Schaub, 1951, p. 357)

Ver la diagnosis del género.

Diagnosis rectificada

Especie de talla pequeña. Dientes lofodontos, en los dientes frescos se observa que la parte más alta de las crestas es muy fina y su espesor aumenta a medida que nos acercamos a la base de la corona. Los senos son muy profundos. La morfología dental se encuentra muy simplificada, no existen en ningún caso mesolof(id)os; la cresta longitudinal, en M_{1,2,3} inferiores y superiores, está completamente ausente o bien se desarrolla como un pequeño resalte de esmalte. Las dos raíces labiales de los molares superiores y las dos anteriores de los molares inferiores son muy pequeñas.

Yacimientos — Carretil y Alcocer 3B.

Material y medidas

Elemento	Longitud			Anchura				
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
<i>Alcocer 3B</i>								
D ⁴	5	0.77	0.85	0.92	5	0.79	0.85	0.90
P ⁴	34	0.70	0.81	0.93	34	0.74	0.85	0.98
M ¹	30	0.85	0.93	1.05	31	0.98	1.05	1.21
M ²	39	0.73	0.81	0.89	38	0.91	1.00	1.07
M ³	26	0.60	0.68	0.74	26	0.73	0.80	0.91
D ₄	1	—	0.95	—	1	—	0.63	—
P ₄	37	0.71	0.82	0.91	35	0.67	0.75	0.87
M _{1,2}	98	0.80	0.93	1.05	100	0.82	0.93	1.03
M ₃	50	0.73	0.83	1.03	50	0.71	0.80	1.02
<i>Carretil</i>								
D ⁴	2	0.97	0.99	1.01	2	0.88	0.90	0.93
P ⁴	1	—	0.96	—	1	—	1.05	—
M ¹	3	0.92	1.00	1.05	3	1.11	1.13	1.15
M ²	1	—	0.89	—	1	—	1.06	—
M ³	1	—	0.80	—	1	—	0.87	—
D ₄	—	—	—	—	1	—	0.71	—
P ₄	2	0.89	0.93	0.97	2	0.83	0.91	0.99
M _{1,2}	4	0.94	1.01	1.08	4	0.99	1.04	1.15
M ₃	1	—	0.94	—	1	—	0.87	—

Diagramas Longitud/Anchura ver Fig. 10 y 11.

Descripción de Ritteneria manca de Carretil

D⁴ — En 1 caso existe un anterolofito pequeño de posición labial, unido al protolofito por su extremo más lingual y labialmente libre. No existe cresta longitudinal. El posterolofito es pequeño y unido por sus dos extremos al metalofito. Los senos labial y lingual se encuentran unidos, dando lugar a un valle transversal.

P⁴ — Sólo observamos el protolofito y el metalofito separados por un valle transversal bastante profundo, que lingualmente es un poco más somero. No existe ni anterolofito, ni cresta longitudinal ni posterolofito.

M¹ — No existe anterolofito, ni cresta longitudinal ni posterolofito, salvo 1 M¹ que presenta un pequeño tubérculo posterior. Por tanto solo observamos dos crestas, el proto- y el metalofito.

M^3 — Las dos crestas presentes se unen labial y lingualmente. El hipocono se encuentra totalmente reducido.

D_4 — La parte anterior del diente está rota. Podemos observar la presencia del hipolófidio y de la cresta longitudinal, que es muy estrecha y situada aproximadamente en la mitad de la anchura del diente.

P_4 — No se puede observar el anterolófidio. La cresta longitudinal está completa en 1 caso y en el otro se encuentra interrumpida en la zona central. En 1 caso existe un tubérculo en el sénidio labial. En 1 caso, también, existe un pequeño tubérculo posterior unido al hipolófidio, que sería un posterolófidio residual; en el otro caso no observamos rastro del posterolófidio.

$M_{1,2}$ — El anterolófidio en 2 ocasiones se encuentra ausente, en 1 es pequeño, en otra ocasión es bastante largo y se encuentra unido en su parte central al metalófidio; esta cresta es bastante transversal. La cresta longitudinal en 2 casos tiene un desarrollo escaso y exclusivamente posterior y en 2 casos está ausente. El sénidio labial puede dirigirse levemente hacia la parte posterior (2 ejemplares) o ser transversal (3 ejemplares). En ningún caso se observa el posterolófidio.

M_3 — En ninguno de los 2 ejemplares se puede observar bien el anterolófidio. En 1 caso la cresta longitudinal falta por completo y en el otro tiene un desarrollo escaso exclusivamente posterior. No existe posterolófidio.

Descripción de Ritteneria manca de Alcocer 3B

D^4 — El anterolofio en 1 ejemplar está ausente, en 1 caso es un pequeño tubérculo aislado situado en la mitad labial y en 2 casos es una cresta de posición labial muy pequeña, unida al protolofio por su extremo más lingual y libre externamente. La cresta longitudinal está ausente. En un solo ejemplar se observa el posterolofio, es muy pequeño, está unido al hipocono y se encuentra libre en su extremo más externo.

P^4 — La anchura anterior es un poco mayor que la posterior. No existe en ningún caso ni anterolofio ni cresta longitudinal. En general, estos elementos vienen caracterizados por la presencia de dos crestas: una anterior (protolofio) y otra posterior (metalofio). En 15 casos se observa un posterolofio que, salvo en 1 ejemplar, es de tamaño muy pequeño o incluso es un tubérculo (Fig. 19). En el resto de los ejemplares el posterolofio está ausente.

$M^{1,2}$ — En ambos elementos se observa que la anchura anterior es mayor que la posterior, incluso en algunas ocasiones la diferencia es muy notable. El proto- y el metalofio tienen buen desarrollo. En 17 M^1 existe un pequeño anterolofio, que en ocasiones puede ser un tubérculo (Fig. 20) situado en la mitad más labial del diente; en el resto de los ejemplares está ausente. En sólo 7 M^2 se observa un pequeño tubérculo de

Lámina 12

Ritteneria manca Stehlin & Schaub, 1951

Alcocer 3B.

Fig. 1. P^4 izdo., AC-1.122.

Fig. 2. M^1 izdo., AC-1.152.

Fig. 3. M^2 izdo., AC-1.202.

Fig. 4. P_4 dcho., AC-1.238.

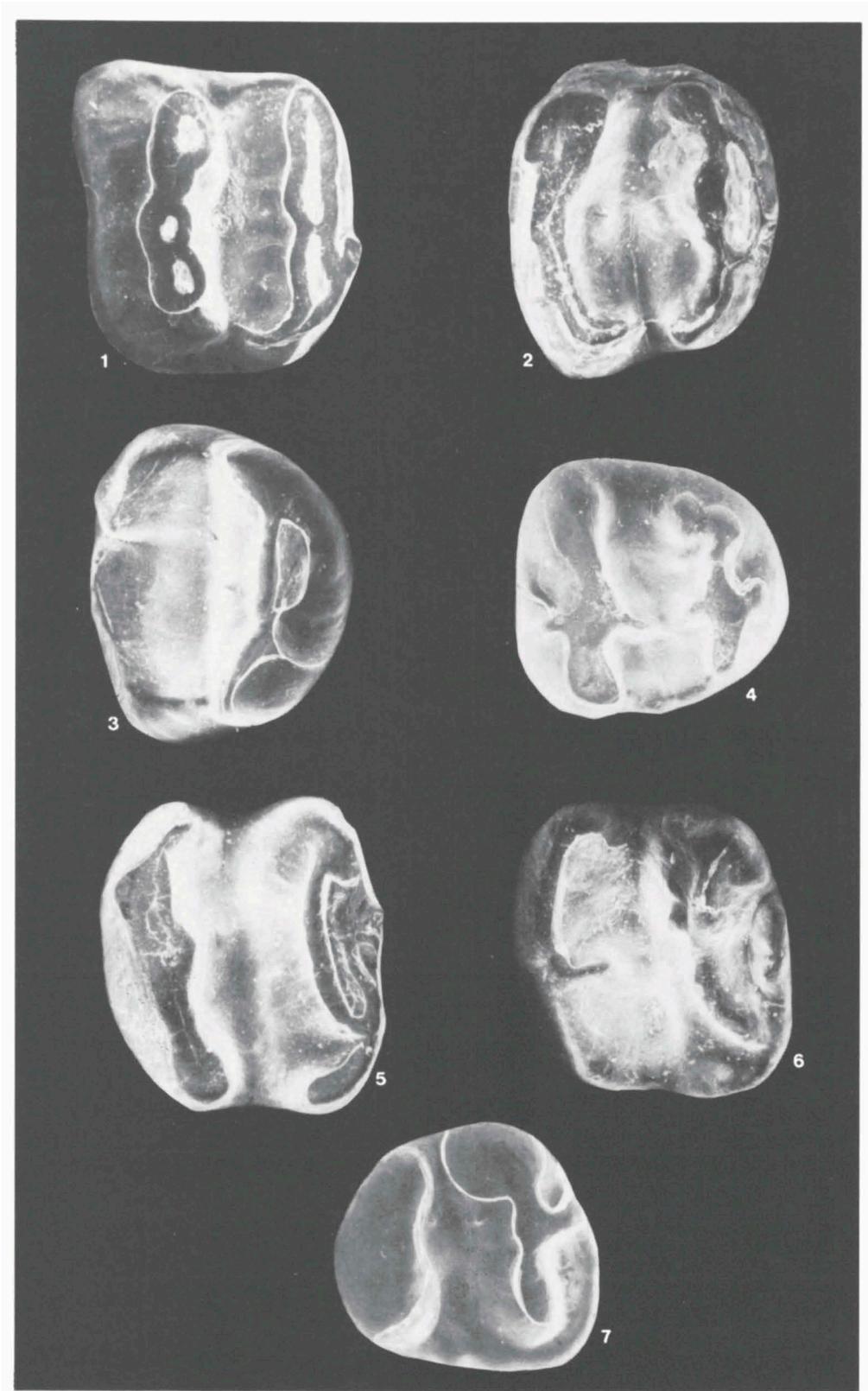
Fig. 5. $M_{1,2}$ dcho., AC-1.275.

Fig. 6. $M_{1,2}$ dcho., AC-1.281.

Fig. 7. M_3 dcho., AC-1.347.

Aprox. $\times 57$.

Lám. 12



posición labial que está situado por debajo de la superficie oclusal, en el resto de los casos está ausente (Fig. 20). La cresta longitudinal está ausente en ambos elementos. El posterolofos suele estar más reducido en los M²; de todas formas cuando está presente es más estrecho que el proto- y el metalofos; la longitud y contactos del posterolofos se pueden observar en la Fig. 26.

M³ — Sólo se observan el proto- y el metalofos, el protolofos tiene mejor desarrollo. Ambas crestas se encuentran aisladas en el borde externo y lingualmente suelen estar separadas por medio de un surco (21 casos), pero en 5 ocasiones se unen también en el borde interno.

D₄ — Existe un único ejemplar. El anterolofido se une por sus dos extremos al metalofido. Este último en sus extremos se dirige levemente hacia atrás. El hipolofido tiene forma de media luna, siguiendo el trazado de la parte posterior del diente; de su mitad más lingual sale una pequeña cresta que se dirige hacia el valle central. No existe ni cresta longitudinal ni posterolofido.

P₄ — La parte anterior se encuentra reducida con respecto a la posterior. El anterolofido está ausente con frecuencia (19 ejemplares); en 8 casos es un pequeño tubérculo (anterolofido residual) y en el resto de los casos está presente, sus contactos con el metalofido son muy variables (Fig. 28). El metalofido suele extenderse lingual y labialmente, especialmente en esta última zona, hacia atrás; incluso en el borde labial puede llegar a cerrar el sénido. En los 10 casos en los que el metalofido no se dirige labialmente de forma tan pronunciada hacia atrás, observamos un tubérculo alargado en el borde externo del sénido. La cresta longitudinal está ausente en 2 casos, en 1 ejemplar tiene un desarrollo exclusivamente posterior, como una pequeñísima cresta que sale del hipolofido; en 12 casos la cresta longitudinal está interrumpida en la parte central, quedando dos pequeñas protuberancias que salen del meta- y del hipolofido respectivamente; y en 19 casos se encuentra completa. Cuando esto ocurre suele ser muy estrecha y en los dientes que han sufrido poco desgaste se observa que, sobre todo en la parte central, es más baja que el resto de las crestas; se inclina ligeramente hacia la zona anterolabial y su posición es bastante central. El posterolofido está siempre ausente.

Lámina 13

Ritteneria manca Stehlin & Schaub, 1951

Alcocer 3B.

Fig. 1. P⁴ dcho., AC-1.136.

Fig. 2. M¹ izdo., AC-1.156.

Fig. 3. M¹ dcho., AC-1.168.

Fig. 4. M² izdo., AC-1.185.

Fig. 5. M³ dcho., AC-1.216.

Fig. 6. M³ izdo., AC-1.211.

Fig. 7. P₄ dcho., AC-1.242.

Fig. 8. P₄ dcho., AC-1.238.

Fig. 9. P₄ izdo., AC-1.228.

Fig. 10. P₄ izdo., AC-1.225.

Fig. 11. M_{1,2} izdo., AC-1.301.

Fig. 12. M_{1,2} izdo., AC-1.291.

Fig. 13. M_{1,2} dcho., AC-1.284.

Fig. 14. M_{1,2} dcho., AC-1.287.

Fig. 15. M₃ dcho., AC-1.330.

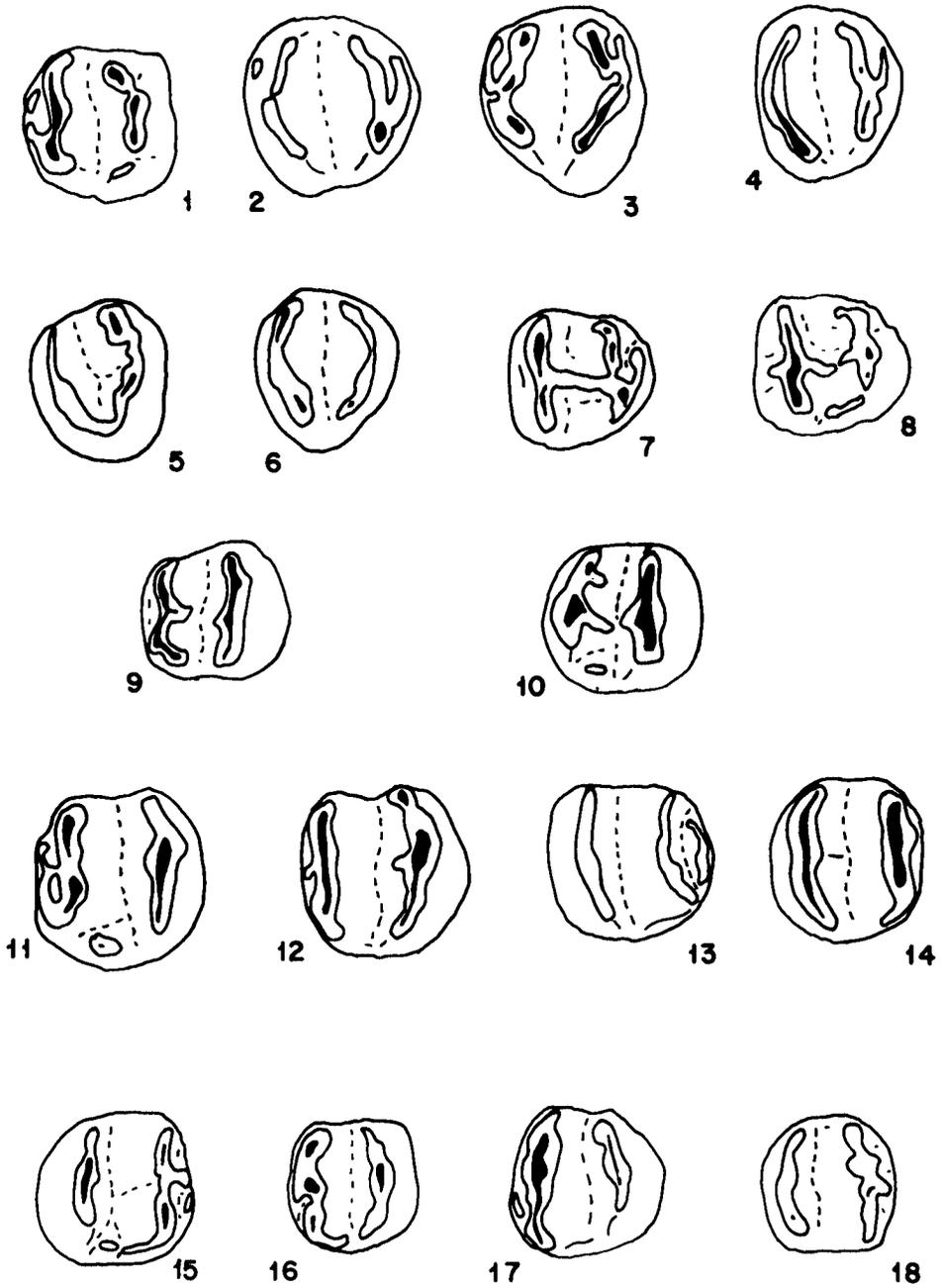
Fig. 16. M₃ izdo., AC-1.337.

Fig. 17. M₃ izdo., AC-1.335.

Fig. 18. M₃ dcho., AC-1.341.

Aprox. × 29 .

Lám. 13



$M_{1,2}$ — El anterolófido puede estar ausente (13 ejemplares) o puede ser residual, es decir un pequeño tubérculo (8 casos); en el resto de los casos está presente; suele ser estrecho y de pequeño tamaño aunque en 11 ocasiones es largo; sus contactos con el metalófido son variables: puede estar aislado, unido por sus dos extremos, sólo labial o sólo lingualmente, o por su parte central. Hemos de reseñar que en 19 casos observamos que o bien el anterolófido o bien el metalófido se dirigen labialmente hacia atrás, incluso a veces llega a cerrar el sénido; la altura de la cresta en esta zona es más baja que el resto de las crestas. En otros casos (12 ejemplares) encontramos un tubérculo en el sénido. El metalófido suele tener forma de media luna.

La cresta longitudinal está ausente en 76 ejemplares, en 28 casos tiene un desarrollo escaso exclusivamente en la zona posterior, y en 1 caso se encuentra interrumpida en la parte central desarrollándose en dos mitades: una anterior que sale del metalófido y otra posterior que sale del hipolófido. Como consecuencia de la ausencia generalizada de la cresta longitudinal, el sénido labial y el lingual están unidos dando lugar a un valle transversal central (sólo en 11 casos el sénido labial se dirige hacia atrás). El hipolófido tiene forma de media luna. El posterolófido es residual (un tubérculo) en 4 casos, en el resto está ausente.

M_3 — El anterolófido está ausente en 15 casos; en 10 ejemplares es un pequeño tubérculo (anterolófido residual) situado por debajo de la superficie oclusal; en el resto de los casos el anterolófido suele tener un tamaño pequeño y sus contactos con el metalófido son muy variables (Fig. 34). En 9 ocasiones el anterolófido en su zona labial se dirige hacia atrás, llegando casi a cerrar el sénido; en 5 casos en el borde labial del sénido existe un tubérculo. El metalófido es bastante transversal. La cresta longitudinal está casi siempre ausente, salvo en 2 casos en los que se desarrolla como una pequeña protuberancia que sale del hipolófido. Este último tiene forma de media luna. El posterolófido está siempre ausente. Entre el meta- y el hipolófido existe un valle central, por la unión del sénido labial y el sénido lingual, que es muy transversal.

Discusión

Ritteneria manca creada por Stehlin & Schaub en 1951 en el Mioceno inferior de La Chaux (Suiza), no ha sido una especie muy citada posteriormente; se ha encontrado en algunos yacimientos franceses como Saint-Gérand-le-Puy (Lavocat, 1951), Laugnac (Baudelot & de Bonis, 1968), Lespignan y Bouzigues (Aguilar, 1974).

Esta especie presenta un grado de simplificación de morfología dental muy elevado; se caracteriza por la gran reducción o ausencia del anterolofio, mesolof(id)io, cresta longitudinal y posterolof(id)io. Sólo el proto- y el metalofio en la dentición superior, y el meta- y el hipolófido en la inferior, presentan siempre buen desarrollo. Los senos y sénidos se hacen muy transversales, son dientes muy lofodontos, donde las cúspides se fusionan con las crestas y son difíciles de reconocer como tales. La talla es relativamente pequeña.

R. manca ha sido encontrada en dos de las localidades sometidas a estudio: Carretil y Alcocer 3 B. En Carretil el material es escaso (23 ejemplares), pero aún así es lo suficientemente característico (talla pequeña y simplificación del modelo dental) como para poder realizar la determinación. En las Fig. 10 y 11 se han representado los diagramas Longitud/Anchura de los elementos de estas dos localidades y de *Ritteneria* cf. *molinae* sp. nov. de Moheda. Observamos que para casi todos los elementos, la talla de las poblaciones de Moheda y Carretil es mayor que la de Alcocer 3B. Morfológicamente, sin embargo, no existen apenas diferencias entre el material de Carretil y de Alcocer 3B. En el 21 % de los $M_{1,2}$ de esta última localidad se ha observado la presencia de un tipo de anterolófido muy característico, que se dirige labialmente hacia atrás (este tipo de

anterolóbido también se encuentra presente en un 14 % de los $M_{1,2}$ de *Ritteneria molinae* de Cetina de Aragón).

Con respecto al material francés de *R. manca* no siempre es fácil realizar comparaciones, ya que en algunas ocasiones la descripción y figuración de las poblaciones es muy insuficiente y no podemos saber cual es la variabilidad de algunas localidades; tal es el caso de Saint-Gérard-le-Puy (Lavocat, 1952), Laugnac (Baudelot & de Bonis, 1968); lo mismo ocurre con la localidad de Bouzigues (Meurisse et al., 1969; Aguilar, 1974).

El material de Lespignan (Aguilar, 1974) tiene características métricas y morfológicas muy semejantes a Carretil y Alcocer 3B. Con respecto al material de la localidad tipo (La Chau), teniendo en cuenta la descripción y figuración de Stehlin & Schaub (1951) no muestra diferencias significativas con respecto a nuestras poblaciones de *R. manca*. En la descripción y diagnóstico de la especie, estos autores señalan la posibilidad de existencia de restos de la cresta longitudinal, en los molares superiores e inferiores, pero insisten, en la descripción, en que ésta se encuentra reducida a un pequeño montículo residual, y que en los casos extremos está completamente ausente. Este último morfotipo terriblemente simplificado es el que encontramos con mayor frecuencia en Alcocer 3B y en Carretil (Fig. 21 y siguientes).

DISCUSION SOBRE RHODANOMYS Y RITTENERIA

Numerosos autores han señalado la relación ancestro-descendiente entre los géneros *Rhodanomys* y *Ritteneria* (Stehlin & Schaub, 1951; Hugueney, 1969 y 1974; Fahlbusch, 1970, 1973 y 1979; Aguilar, 1974 y Daams, 1976). Sin embargo, esta opinión no ha sido unánimemente aceptada; de Bonis (1973) propone un origen independiente para ambos géneros, haciéndolos derivar de Eomyidos primitivos del Oligoceno.

Después de realizar el estudio de nueve localidades del Oligoceno superior y Mioceno inferior español con representantes de ambos géneros, podemos llegar a precisar las posibles relaciones filogenéticas. En nuestra opinión es muy probable la relación filogenética de tipo lineal (ancestro-descendiente) entre *Rhodanomys* y *Ritteneria*. La especie conocida más antigua de *Rhodanomys* es *Rh. transiens* Hugueney, 1969, caracterizada por su relativa gran talla, el buen desarrollo de los mesolofos en los elementos de la dentición superior y el buen desarrollo en general de los mesolóbidos en los $M_{1,2}$. La especie *Rhodanomys schlosseri* Depéret & Douxami, 1902, de características similares a la anterior, presenta una talla ligeramente menor y un peor desarrollo de los mesolóbidos en los $M_{1,2}$; se han encontrado poblaciones francesas, Plaissan (Aguilar, 1977) y Paulhiac (de Bonis, 1973), que por sus características métricas y morfológicas intermedias son difíciles de determinar a nivel específico.

La existencia de estas poblaciones de dudosa asignación es la razón que nos mueve a pensar en la relación entre estas dos especies, como ya indicó Hugueney (1969, p. 87). El paso de una a otra se realiza por medio de una reducción en la talla, una simplificación de los caracteres morfológicos y un ligero aumento de la hipsodoncia. En *Rhodanomys oscensis* sp. nov. de Santa Cilia, no sólo el mesolóbido sufre reducción en su grado de desarrollo, sino que esta simplificación empieza a afectar al desarrollo de los mesolofos en los $M_{1,2}$, que en esta especie incluso llegan a estar, en ocasiones, muy reducidos o ausentes. Continuando con esta tendencia de simplificación de la morfología dental, el siguiente paso es el reflejado en *Ritteneria molinae* sp. nov. de Cetina de Aragón y de Quel 1, especie caracterizada ya por el predominio de los morfotipos simples de reducción en el desarrollo o ausencia total del mesolóbido; e incluso la cresta longitudinal en los molares inferiores comienza a encontrarse interrumpida y reducida; en esta

especie, sólo de forma esporádica, encontramos algún $M^{1,2}$ que tenga mesolofos con un desarrollo completo.

El grado máximo de simplificación está presente en la especie tipo de *Ritteneria*: *R. manca* Stehlin & Schaub, 1951. En este caso la morfología dental se encuentra reducida a dos crestas transversales con buen desarrollo, pudiendo estar presentes los anterolof(id)os y el posterolofos; han desaparecido los mesolof(id)os y la cresta longitudinal, aunque de ésta última en algún ejemplar pueden encontrarse vestigios.

Si tomamos las características de las especies extremas, dentro de esta línea, *Rh. transiens* y *R. manca*, las diferencias morfológicas y métricas, entre ellas son enormes, vienen caracterizadas, además, por una gran homogeneidad en los rasgos morfológicos; es decir en *Rh. transiens* casi todos los ejemplares presentan una morfología bastante complicada y en *R. manca* en todos los casos observamos el predominio absoluto de los morfotipos simples. Entre estas dos especies hemos situado otras que presentan una mezcla de morfotipos complicados y simples (o intermedios entre ambas) en proporción variable; dependiendo del predominio de unos u otros han sido incluidos en el género *Rhodanomys* (p. ej. *Rh. oscensis*) o en *Ritteneria* (*R. molinae*). Teniendo en cuenta que estas últimas especies se distinguen entre sí por el porcentaje en el que se presentan los distintos morfotipos, hemos de ser conscientes que para llegar a la determinación específica (e incluso genérica) de una población, es necesario que ésta se encuentre suficientemente representada para poder calcular los porcentajes de los distintos morfotipos y realizar las comparaciones pertinentes.

Ya en las discusiones previas hemos ido apuntando las tendencias evolutivas que hemos podido reconocer en la línea *Rhodanomys* – *Ritteneria*:

1) Tendencia hacia la disminución de talla. Las Fig. 12 y 13 representan los rangos de variabilidad de la longitud y anchura de los P_4 y $M_{1,2,3}$ de las localidades españolas estudiadas y de algunos de los yacimientos franceses que contienen *Rhodanomys* o *Ritteneria*. A pesar de la existencia de alguna población como Santa Cilia que tiene un tamaño algo mayor al que cabría esperar según su nivel evolutivo desde el punto de vista morfológico, vemos que la tendencia es la disminución de talla generalizada en todos los elementos. Esta disminución del tamaño es la causa de la menor robustez y desarrollo de las raíces anteriores (molares inferiores) y de las labiales (molares superiores) que hemos señalado en *R. manca* Stehlin & Schaub, 1951.

2) La morfología dental tiende hacia la simplificación (Fig. 36). Esto se consigue por un lado con la reducción del anterolof(id)os y posterolofos, la reducción se detecta o en el porcentaje de presencia de estas crestas o en su grado de desarrollo. Por otro lado, la simplificación se consigue además por la drástica reducción y desaparición del mesolofos (en la dentición superior) y del mesolofos y la cresta longitudinal (en la dentición inferior). Consecuencia de esto es la conexión que se produce entre el seno lingual y el seno labial central en los molares superiores y entre el seno labial y el seno lingual central en los inferiores, hecho que da lugar a una gran transversalidad de los sen(id)os en las formas más evolucionadas.

3) Un aumento paulatino de la hipsodoncia. Las formas pertenecientes a la línea *Rhodanomys* – *Ritteneria* son todas braquiodontas, pero de forma gradual observamos que se produce un aumento de la altura de la corona desde las formas más primitivas (*Rh. transiens*) hasta la más evolucionada (*R. manca*).

Las mismas tendencias evolutivas han sido observadas, en el material de los numerosos yacimientos franceses en los que se han encontrado estos taxones, por Hugueney (1969 y 1974) y Aguilar (1974). La constatación de la relación filogenética entre *Rhodanomys* y *Ritteneria* llevó a Aguilar (1974) a proponer la invalidación de la separación a nivel

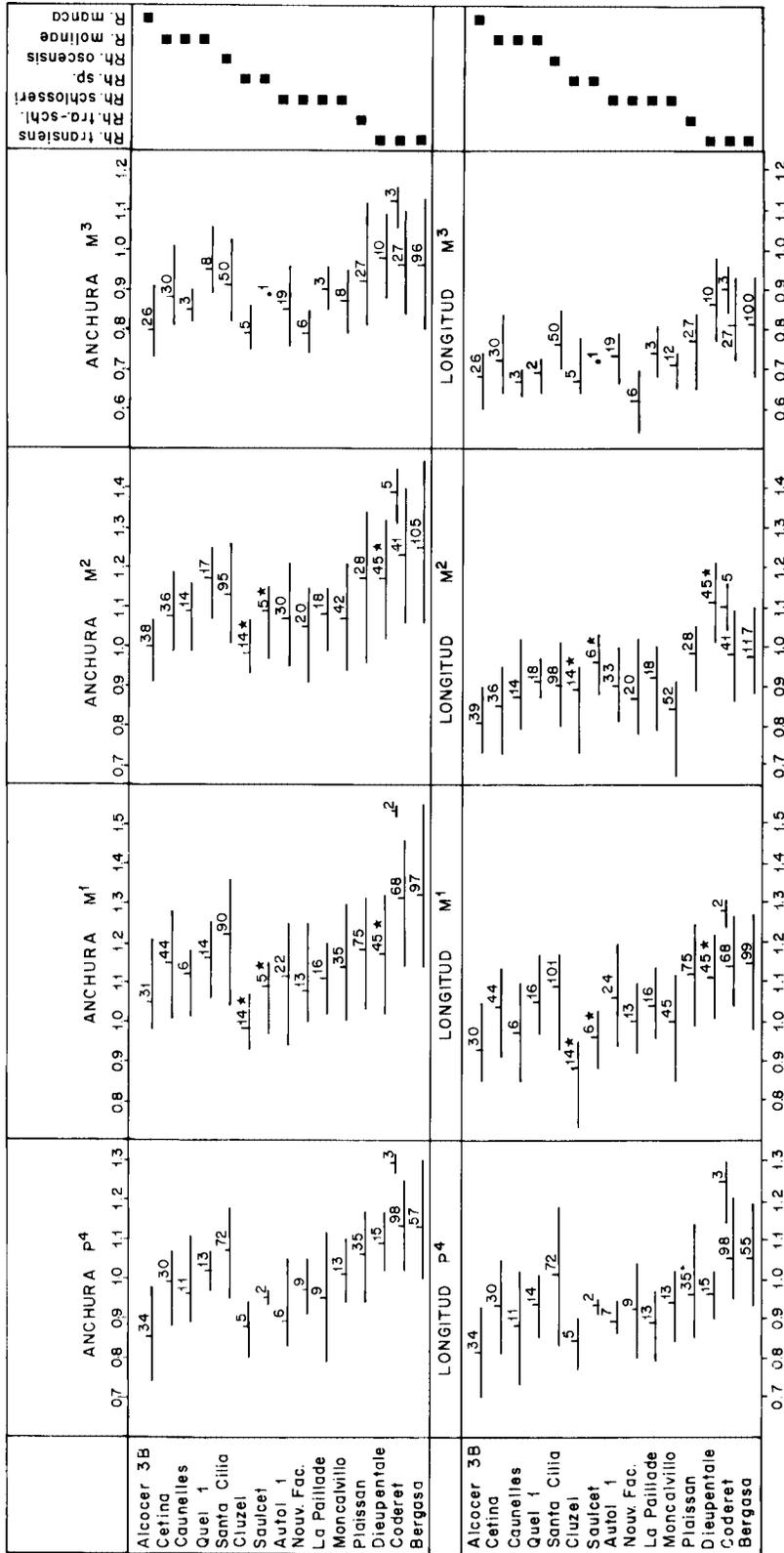


Fig. 12. Rango de la variabilidad de la longitud y anchura de P4, M1, M2 y M3 de *Rhodanomys* y *Rittenaria* en diversas localidades españolas y francesas. Se han usado los datos de Hugueney (1969, 1974), Aguilar (1974, 1977) y Baudelot & De Bonis (1978).

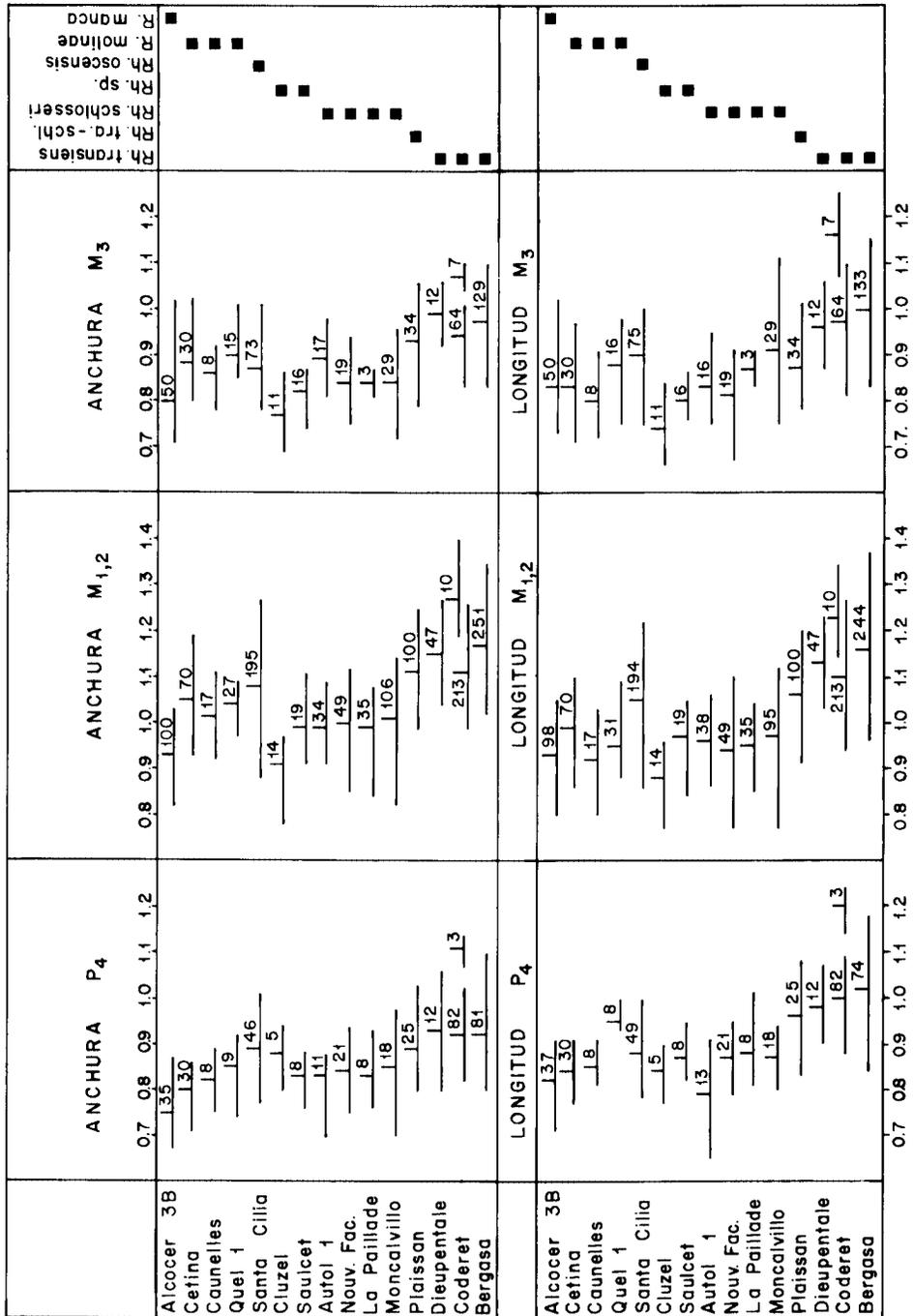


Fig. 13. Rango de variabilidad de la longitud y anchura del P₄, M_{1,2} y M₃ de *Rhodanomys* y *Ritteneria* en diversas localidades españolas y francesas. Datos de Huguency (1969, 1974), Aguilar (1974, 1977) y Baudelot & De Bonis (1978).

Morfotipos anterolofos D ⁴				N	Rh. transiens Rh. schlosseri Rh. oscensis R. molinae R. manca
	LOCALIDADES				
ALCOCER 3B	2	1	1	4	+
CARRETIL	1	-	-	1	+
CETINA	4	5	9	18	+
QUEL 1	-	-	10	10	+
SANTA CILIA	28	13	6	47	+
AUTOL 1	2	3	11	16	+
MONCALVILLO	2	1	3	6	+
BERGASA	52	1	-	53	+

Fig. 14. Cuadro de distribución del desarrollo del anterolofos en los D⁴ de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

genérico entre ambos taxones, proponiendo la inclusión de todas las especies distinguidas dentro del género *Rhodanomys*. En nuestra opinión las diferencias métricas y morfológicas existentes, por ejemplo, entre *Rhodanomys transiens* y *Ritteneria manca* son tan grandes que justificaban la separación de las dos especies en dos géneros diferentes, aunque ambos estén relacionados.

Las características evolutivas de la línea *Rhodanomys* - *Ritteneria* la hacen especialmente interesante y útil desde el punto de vista bioestratigráfico. En la Tabla 2 se ha representado la posición relativa de los diferentes yacimientos españoles y franceses que han sido citados en las discusiones. La distancia vertical que separa las localidades no tiene valor temporal absoluto; por falta de espacio algunos yacimientos se encuentran

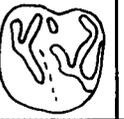
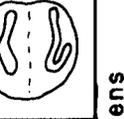
Morfotipos mesolofos y cresta longitudinal D ⁴					N	Rh. transiens Rh. schlosseri Rh. oscensis R. molinae R. manca	
	LOCALIDADES						
ALCOCER 3B	-	-	-	-	5	+	
CARRETIL	-	-	-	-	2	+	
CETINA	-	-	-	17	13	+	
QUEL 1	-	-	1	-	9	+	
SANTA CILIA	31	13	11	4	26	14	+
AUTOL 1	15	5	-	5	9	-	+
MONCALVILLO	-	10	8	1	-	-	+
BERGASA	69	20	5	2	6	-	+

Fig. 15. Cuadro de distribución del desarrollo del mesolofos y la cresta longitudinal en los D⁴ de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

Morfotipos posterolofos D ⁴							N	Rh. transiens	Rh. schlosseri	Rh. oscensis	R. molinae	R. manca
	LOCALIDADES											
ALCOCER 3B	-	-	1	-	-	3	4					+
CARRETIL	-	2	-	-	-	-	2					+
CETINA	7	8	-	1	-	-	16			+		
QUEL 1	-	-	-	-	-	10	10			+		
SANTA CILIA	31	14	3	-	3	1	52		+			
AUTOL 1	-	-	-	-	1	25	26		+			
MONCALVILLO	2	3	-	2	1	-	8		+			
BERGASA	37	8	-	-	-	-	45	+				

Fig. 16. Cuadro de distribución del desarrollo del posterolofos en los D⁴ de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

Morfotipos anterolofos P ⁴					N	Rh. transiens	Rh. schlosseri	Rh. oscensis	R. molinae	R. manca
	LOCALIDADES									
ALCOCER 3B	-	-	-	37	37					+
CARRETIL	-	-	-	1	1					+
CETINA	1	-	1	28	30			+		
QUEL 1	-	-	-	15	15			+		
SANTA CILIA	1	2	4	64	71			+		
AUTOL 1	-	-	-	7	7		+			
MONCALVILLO	-	1	-	12	13		+			
BERGASA	4	3	4	52	63		+			

Fig. 17. Cuadro de distribución del desarrollo del anterolofos en los P⁴ de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

Morfotipos mesolofos y cresta longitudinal P ⁴					N	Rh. transiens	Rh. schlosseri	Rh. oscensis	R. molinae	R. manca
	LOCALIDADES									
ALCOCER 3B	-	-	-	-	38	38				+
CARRETIL	-	-	-	-	1	1				+
CETINA	-	-	1	2	3	24		+		
QUEL 1	-	-	8	3	3	14		+		
SANTA CILIA	-	4	9	37	3	6	13	1	73	+
AUTOL 1	-	-	2	2	2	1	-	-	7	+
MONCALVILLO	-	-	2	9	1	2	1	-	15	+
BERGASA	5	3	20	27	4	7	-	-	66	+

Fig. 18. Cuadro de distribución del desarrollo del mesolofos y la cresta longitudinal en los P⁴ de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

LOCALIDADES	Morfotipos posterolofos P ⁴							N	Rh.transiens Rh.schlosseri Rh.oscensis R.molinae R.manca
ALCOCER 3B	1	2	5	1	2	4	20	35	+
CARRETIL	-	-	-	-	-	-	1	1	+
CETINA	1	7	1	-	1	5	15	30	+
QUEL 1	-	-	-	-	-	-	15	15	+
SANTA CILIA	16	30	-	2	2	-	13	63	+
AUTOL 1	-	-	-	-	-	-	7	7	+
MONCALVILLO	2	3	-	-	1	2	4	12	+
BERGASA	14	14	9	-	-	2	10	49	+

Fig. 19. Cuadro de distribución del desarrollo del posterolofos en los P⁴ de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

LOCALIDADES	Morfotipos anterolofos M ^{1,2}										N	N	Rh.transiens Rh.schlosseri Rh.oscensis R.cf.molinae R.manca		
	M ¹		M ²		M ¹		M ²		M ¹					M ²	
ALCOCER 3B	2	-	2	-	1	-	12	7	13	34	30	41	+		
CARRETIL	-	-	-	-	-	-	-	-	4	1	4	1	+		
MOHEDA	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	2	2	+		
CETINA	2	1	-	-	1	-	18	7	22	28	43	36	+		
QUEL 1	-	-	-	-	-	-	-	-	15	19	15	19	+		
SANTA CILIA	4	-	-	-	2	1	33	17	32	55	71	73	+		
AUTOL 1	1	-	-	-	-	-	1	-	27	34	29	34	+		
MONCALVILLO	3	-	-	-	1	-	5	7	29	44	38	51	+		
BERGASA	42	2	5	3	6	1	12	31	4	67	69	104	+		

Fig. 20. Cuadro de distribución del desarrollo del anterolofos en los M^{1,2} de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

LOCALIDADES	Morfotipos mesolofos M ¹					N	Rh.transiens Rh.schlosseri Rh.oscensis R.cf.molinae R.manca	
ALCOCER 3B	-	-	-	-	-	32	32	+
CARRETIL	-	-	-	-	-	5	5	+
MOHEDA	-	-	-	-	-	2	2	+
CETINA	2	-	-	-	8	34	44	+
QUEL 1	1	-	4	-	5	5	15	+
SANTA CILIA	43	4	21	-	10	39	117	+
AUTOL 1	32	-	-	-	-	-	32	+
MONCALVILLO	53	1	1	-	-	-	55	+
BERGASA	139	1	-	-	-	-	140	+

Fig. 21. Cuadro de distribución del desarrollo del mesolofos en los M¹ de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

Morfotipos mesolofos M ²					N	Rh. transiens	Rh. schlosseri	Rh. oscensis	R. molinae	R. cf. molinae	R. manca
	LOCALIDADES										
ALCOCER 3B	-	-	-	46	46						+
CARRETIL	-	-	-	3	3						+
MOHEDA	-	-	1	1	2					+	
CETINA	-	-	11	25	36			+			
QUEL 1	1	1	1	18	21			+			
SANTA CILIA	4	21	25	58	108			+			
AUTOL 1	37	-	-	-	37			+			
MONCALVILLO	37	10	2	5	54			+			
BERGASA	127	1	3	2	133			+			

Fig. 22. Cuadro de distribución del desarrollo del mesolofos en los M² de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

Morfotipos cresta longitudinal M ¹					N	Rh. transiens	Rh. schlosseri	Rh. oscensis	R. molinae	R. cf. molinae	R. manca
	LOCALIDADES										
ALCOCER 3B	-	-	-	-	32	32					+
CARRETIL	-	-	-	-	5	5					+
MOHEDA	-	1	-	1	-	2					+
CETINA	7	22	9	6	44			+			
QUEL 1	-	5	10	-	15			+			
SANTA CILIA	47	21	48	1	117			+			
AUTOL 1	13	3	16	-	32			+			
MONCALVILLO	7	6	42	-	55			+			
BERGASA	91	28	23	-	142			+			

Fig. 23. Cuadro de distribución del desarrollo de la cresta longitudinal en los M¹ de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

Morfotipos cresta longitudinal M ²						N	Rh. transiens	Rh. schlosseri	Rh. oscensis	R. molinae	R. cf. molinae	R. manca
	LOCALIDADES											
ALCOCER 3B	-	-	-	-	-	46	46					+
CARRETIL	-	-	-	-	-	3	3					+
MOHEDA	1	-	-	1	-	2					+	
CETINA	5	-	11	1	14	5	36		+			
QUEL 1	6	-	3	1	3	8	21		+			
SANTA CILIA	63	3	24	8	9	1	108		+			
AUTOL 1	10	4	23	-	-	-	37		+			
MONCALVILLO	8	3	39	-	4	-	54		+			
BERGASA	74	24	33	1	1	-	133		+			

Fig. 24. Cuadro de distribución del desarrollo de la cresta longitudinal en los M² de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

Morfotipos posterolofos								N	Rh. transiens Rh. schlosseri Rh. oscensis R. molinae R. cf. molinae R. manca
	M ¹								
LOCALIDADES									
ALCOCER 3B	6	14	1	-	-	5	1	27	
CARRETIL	-	-	-	-	-	1	3	4	
MOHEDA	-	-	-	-	-	-	2	2	
CETINA	14	13	3	2	1	5	-	38	
QUEL 1	-	-	-	-	-	-	15	15	
SANTA CILIA	10	25	6	1	7	3	8	60	
AUTOL 1	-	-	-	-	-	-	28	28	
MONCALVILLO	8	18	-	1	3	1	6	37	
BERGASA	40	39	-	1	2	2	-	84	

Fig. 25. Cuadro de distribución del desarrollo del posterolofos en los M¹ de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

Morfotipos posterolofos								N	Rh. transiens Rh. schlosseri Rh. oscensis R. molinae R. cf. molinae R. manca
	M ²								
LOCALIDADES									
ALCOCER 3B	2	6	-	-	1	11	18	38	
CARRETIL	-	-	-	-	-	-	2	2	
MOHEDA	-	-	-	-	-	-	1	1	
CETINA	-	9	-	1	3	6	16	35	
QUEL 1	-	-	-	-	-	-	21	21	
SANTA CILIA	7	33	2	-	7	4	13	66	
AUTOL 1	-	-	-	-	-	-	36	36	
MONCALVILLO	1	15	-	-	3	3	17	39	
BERGASA	15	52	1	-	1	1	8	78	

Fig. 26. Cuadro de distribución del desarrollo del posterolofos en los M² de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

superpuestos a otros, pero pueden representar niveles muy parecidos (en estos casos van unidos por medio de una llave); existen algunos yacimientos de correlación imprecisa como Saulcet y La Carrière Cluzel, cuyo nivel evolutivo no ha sido posible equiparar al de ninguna población española. La posición relativa de las localidades suizas ha sido

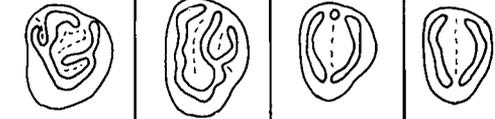
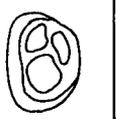
Morfotipos - morfología general											
	M ³				N		Rh. transiens	Rh. schlosseri	Rh. oscensis	R. molinae	R. cf. molinae
LOCALIDADES					N						
ALCOCER 3B	-	-	-	-	-	5	21	26			+
CARRETIL	-	-	-	-	-	1	-	1			+
MOHEDA	-	-	-	-	-	2	-	2			+
CETINA	-	-	-	-	-	24	6	30			+
QUEL 1	-	-	-	-	-	1	6	7			+
SANTA CILIA	-	-	1	3	8	6	15	48	+		
AUTOL 1	-	-	3	8	1	-	7	19	+		
MONCALVILLO	-	-	2	6	-	1	-	10	+		
BERGASA	8	4	12	58	4	4	10	-	100	+	

Fig. 27. Morfología general del M³ de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

Morfotipos anterolofido										
	P ₄			N		Rh. transiens	Rh. schlosseri	Rh. oscensis	R. molinae	R. manca
LOCALIDADES				N						
ALCOCER 3B	2	2	1	2	8	19	34			+
CETINA	2	6	2	4	5	4	23		+	
QUEL 1	-	-	-	-	-	4	4		+	
SANTA CILIA	6	8	1	3	10	4	32		+	
AUTOL 1	-	1	-	-	-	11	12		+	
MONCALVILLO	2	2	-	1	1	4	10		+	
BERGASA	4	14	3	6	10	17	54		+	

Fig. 28. Cuadro de distribución del desarrollo y tipos de contacto del anterolofido en los P₄ de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

determinada a partir de las correlaciones efectuadas, con el material francés, por los autores que las publicaron (Engesser & Huguenev, 1982; Engesser et al., 1984 y Mojon et al., 1985), ya que, dada la escasez de la mayor parte de estas poblaciones, no hemos podido comparar su variabilidad con la presentada por las poblaciones españolas.

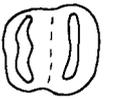
LOCALIDADES	Morfotipos cresta longitudinal P ₄						N	Rh. transiens Rh. schlosseri Rh. oscensis R. molinae R. manca
								
ALCOCER 3B	-	19	-	12	1	2	34	
CARRETIL	-	1	-	1	-	-	2	
CETINA	-	19	3	4	2	2	30	
QUEL 1	-	5	-	2	-	-	7	
SANTA CILIA	1	42	2	4	-	2	51	
AUTOL 1	1	15	-	-	-	-	16	
MONCALVILLO	2	12	-	1	1	-	16	
BERGASA	34	40	-	6	-	-	80	

Fig. 29. Cuadro de distribución de la cresta longitudinal en los P₄ de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

LOCALIDADES	Morfotipos posterolóbido P ₄				N	Rh. transiens Rh. schlosseri Rh. oscensis R. molinae R. manca
						
ALCOCER 3B	-	-	-	-	35	
CARRETIL	-	-	1	1	2	
CETINA	-	-	-	-	30	
QUEL 1	-	-	-	-	5	
SANTA CILIA	-	-	-	-	49	
AUTOL 1	-	-	-	-	13	
MONCALVILLO	1	-	1	1	13	
BERGASA	1	8	10	52	71	

Fig. 30. Cuadro de distribución del desarrollo del posterolóbido en los P₄ de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

LOCALIDADES	Morfotipos anterolofido					N	Rh. transiens	Rh. schlosseri	Rh. oscensis	R. molinae	R. cf. molinae	R. manca
	M _{1,2}											
ALCOCER 3B	10	1	30	10	4	8	19	13	95			+
CARRETIL	-	1	1	-	-	-	-	-	2			+
MOHEDA	-	-	-	1	-	-	-	-	1			+
CETINA	8	20	12	3	5	2	9	5	64		+	
QUEL 1	-	-	2	2	-	7	-	13	24		+	
SANTA CILIA	5	63	10	4	24	7	-	1	114		+	
AUTOL 1	-	8	8	2	2	5	-	11	36		+	
MONCALVILLO	6	30	6	6	4	2	-	3	57		+	
BERGASA	24	138	11	4	4	-	-	-	181		+	

Fig. 31. Cuadro de distribución del desarrollo y tipos de contacto del anterolofido en los M_{1,2} de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

LOCALIDADES	Morfotipos cresta longitudinal y mesolofido					N	Rh. transiens	Rh. schlosseri	Rh. oscensis	R. molinae	R. cf. molinae	R. manca
	M _{1,2}											
ALCOCER 3B	-	-	-	-	-	1	28	76	105			+
CARRETIL	-	-	-	-	1	-	2	2	5			+
MOHEDA	-	-	-	-	2	-	-	-	2			+
CETINA	-	-	-	30	18	12	7	2	69		+	
QUEL 1	-	-	-	6	32	-	-	-	38		+	
SANTA CILIA	-	6	18	90	93	5	-	-	212		+	
AUTOL 1	-	-	2	38	22	-	-	-	62		+	
MONCALVILLO	1	10	25	35	49	-	-	-	120		+	
BERGASA	5	116	127	21	37	1	-	-	307		+	

Fig. 32. Cuadro de distribución del desarrollo del mesolofido y la cresta longitudinal en los M_{1,2} de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

Morfotipos sénido M _{1,2}				N	Rh. transiens Rh. schlosseri Rh. oscensis R. molinae R. cf. molinae R. manca
	LOCALIDADES				
ALCOCER 3B	-	11	92	103	+
CARRETIL	-	2	3	5	+
MOHEDA	-	1	1	2	+
CETINA	-	61	8	69	+
QUEL 1	23	13	-	36	+
SANTA CILIA	11	144	57	212	+
AUTOL 1	22	33	-	55	+
MONCALVILLO	22	98	-	120	+
BERGASA	127	184	-	311	+

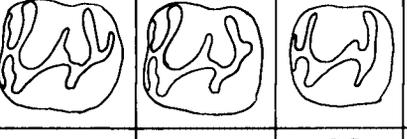
Morfotipos posteroléfido M _{1,2}				N	Rh. transiens Rh. schlosseri Rh. oscensis R. molinae R. cf. molinae R. manca
	LOCALIDADES				
ALCOCER 3B	-	4	95	99	+
CARRETIL	-	-	4	4	+
MOHEDA	-	-	2	2	+
CETINA	-	7	62	69	+
QUEL 1	-	-	37	37	+
SANTA CILIA	-	21	167	188	+
AUTOL 1	-	-	45	45	+
MONCALVILLO	1	6	78	85	+
BERGASA	9	35	180	224	+

Fig. 33. Cuadros de distribución de la orientación del sénido y del grado de desarrollo del posteroléfido en los M_{1,2} de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

Morfotipos anteroléfido M ₃					N	Rh. transiens Rh. schlosseri Rh. oscensis R. molinae R. manca				
	LOCALIDADES									
ALCOCER 3B	-	10	-	4	1	10	9	15	49	+
CETINA	1	-	5	5	1	8	-	10	30	+
QUEL 1	-	-	-	-	-	3	-	-	3	+
SANTA CILIA	-	2	2	8	8	14	-	8	42	+
AUTOL 1	-	1	3	1	-	1	-	6	12	+
MONCALVILLO	2	-	1	12	2	2	-	4	23	+
BERGASA	5	2	8	51	2	8	-	3	79	+

Fig. 34. Cuadro de distribución del desarrollo del anteroléfido en los M₃ de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

LOCALIDADES	Morfotipos cresta longitudinal				N	Rh. transiens Rh. schlosseri Rh. oscensis R. molinae R. manca
	M ₃					
ALCOCER 3B	-	-	-	2	53	+
CARRETIL	-	-	-	1	2	+
CETINA	-	6	1	13	20	+
QUEL 1	-	5	2	-	13	+
SANTA CILIA	-	53	16	1	74	+
AUTOL 1	-	10	2	1	18	+
MONCALVILLO	4	22	2	1	29	+
BERGASA	24	87	22	1	134	+

Fig. 35. Cuadro de distribución del desarrollo de la cresta longitudinal en los M₃ de *Rhodanomys* y *Ritteneria*.

Género *Pseudotheridomys* Schlosser, 1926

Diagnosis original (Schlosser, 1926, p. 379)

Pequeño Eomyidae. La superficie oclusal es plana en la mayor parte de los casos, la superficie de desgaste suele ser también plana. Las cúspides principales se encuentran poco marcadas y unidas entre sí a través de una fuerte y larga cresta. La cresta longitudinal está ocasionalmente interrumpida. P₄, generalmente, con un robusto anterolof(id)o. El mesolof, en la mayor parte de las ocasiones, es largo y fuerte.

Diagnosis rectificada

Género de Eomyidae lofodonto, si bien, en ocasiones, las cúspides dentarias principales aún se encuentran marcadas. Los dientes yugales poseen 5 crestas, el mesolof suele tener buen desarrollo aunque, especialmente en los D⁴ y P⁴, puede encontrarse ligeramente reducido. Las crestas y los valles suelen ser bastante estrechos. En los molares superiores el segundo y tercer seno labial son más cortos. En los molares inferiores el tercer sínido labial suele tener menos desarrollo que el resto.

Especie tipo — *P. parvulus* (Schlosser, 1884).

Otras especies atribuidas al género — *P. schaubi* Lavocat, 1951; *P. hesperus* Wilson, 1960; *P. pagei* Shotwell, 1967; *P. pusillus* Fahlbusch, 1969; *P. feifari* Alvarez Sierra & Daams, 1987; *P. lacombai* sp. nov.

Distribución estratigráfica — Oligoceno superior y Mioceno inferior.

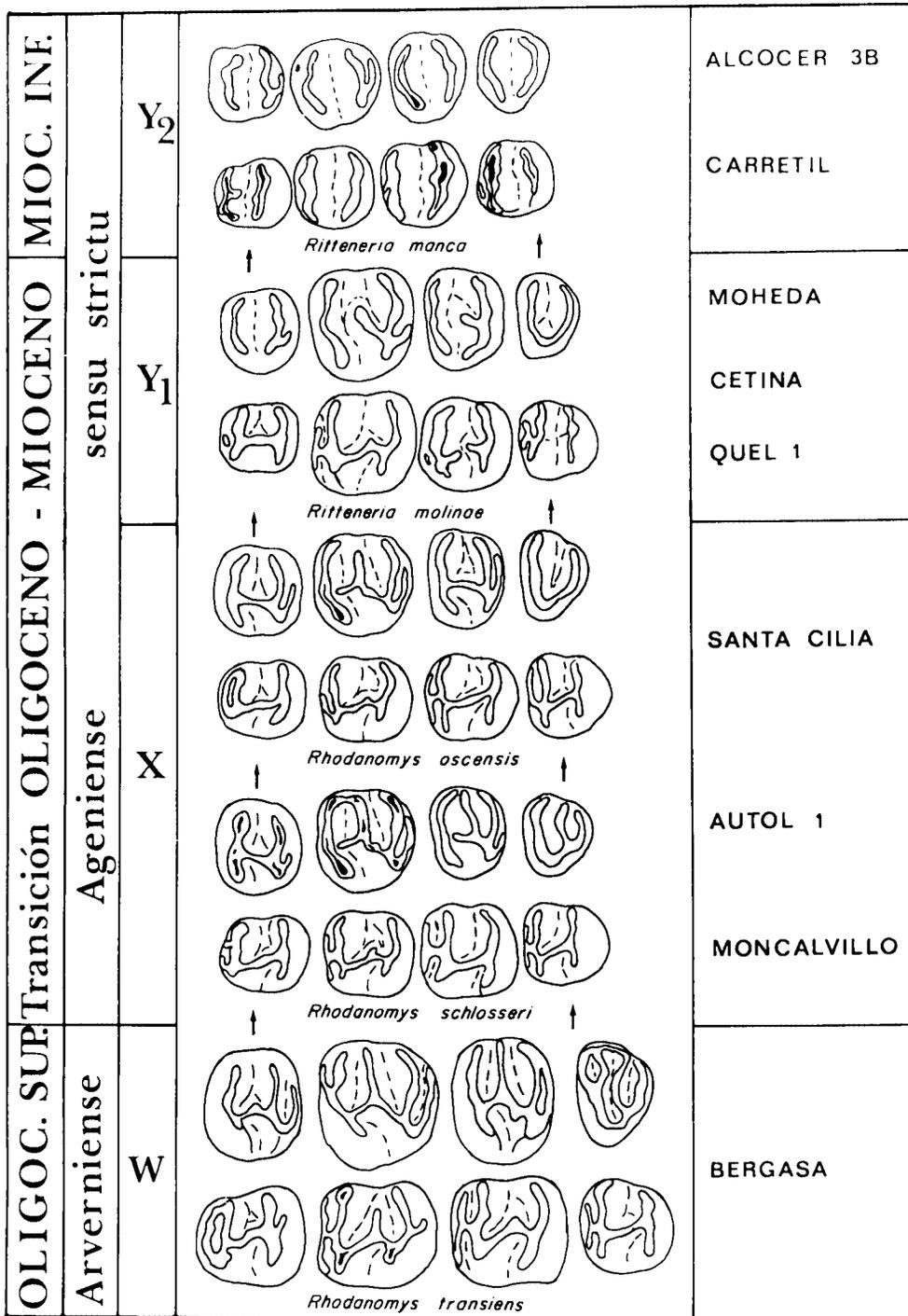


Fig. 36. Esquema filogenético representando la evolución morfológica de las series dentarias superior e inferior de la línea *Rhodanomys* - *Ritteneria*.

Tabla 2. Posición relativa de las distintas localidades del Oligoceno superior y Mioceno inferior de España, Francia y Suíza. Entre llaves se colocan los yacimientos que representan un nivel semejante.

		España	Francia	Suíza
MIOCENO inferior	<i>R. manca</i>	{ Alcocer 3B Carretil	Lespignan	La Chaux
Tránsito OLIGOCENO-MIOCENO	<i>R. molinae</i>	{ Fuenmayor Moheda Cetina de Aragón Quel 1	Caunelles	
	<i>Rh. oscensis</i>	Santa Cilia	Carrière Cluzel ?	
	<i>Rh. schlosseri</i>	Autol Moncalvillo	Saulcet { Nouv. Fac. Médecine Les Cevennes La Paillade	{ Boudry 1 Boudry 3 Fornant 11 Pyrimont- Challonges
	<i>Rh. transiens ?</i> <i>Rh. schlosseri ?</i>		{ Paulhiac Plaissan	Boudry-la- Tuilerie Boudry 2 Paudèze
OLIGOCENO superior	<i>Rh. transiens</i>	Bergasa	Dieupentale { La Colombière Coderet	Gèrignoz Findreuse 8 Findreuse 11

Pseudotheridomys schaubi Lavocat, 1951

Lám. 14: fig. 1-12.

- 1951 *Pseudotheridomys schaubi* sp. nov. – Lavocat, p. 42, lám. 5, fig. 8.
 pars 1969 *Pseudotheridomys* aff. *schaubi* Lavocat, 1951 o *Pseudotheridomys* aff. *parvulus* (Schlosser, 1884) – Hugueney, p. 98-102, lám. 3, fig. 7, 8 y 10.
 ? 1978 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – Baude lot & Olivier, p. 12, fig. 5a y b.
 pars 1981 *Pseudotheridomys schaubi* Lavocat, 1951 morfotipo *Pseudotheridomys* – Brunet et al., p. 344-348, fig. 49-53 y 59-60.
 ? 1982 *Pseudotheridomys* aff. *schaubi* Lavocat, 1951 – Engesser & Hugueney, p. 62, fig. 63e y f.
 1984 *Pseudotheridomys schaubi* Lavocat, 1951 – Engesser et al., p. 18, fig. 12.
 1985 *Pseudotheridomys schaubi* Lavocat, 1951 – Mojon et al., p. 640-644, fig. 5b y 6b, p. 646.

Holotipo — Hemimandíbula dcha. con $M_{1,2,3}$ in Lavocat, 1951, lám. 5, fig. 8.

Localidad tipo — Cournon (Puy-de-Dôme, Francia).

Edad — Zona de Cournon (Thaler, 1966).

Repartición — Cournon, Cournon-les-Souméroix, Coderet, Dieupentale, Findreuse 8, Rochette, Boudry-La Fabrique, Boudry-Glisement y Bergasa.

Distribución estratigráfica — Arverniense medio y superior (Oligoceno superior) de Francia, Suiza y España.

Diagnosis original traducida (Lavocat, 1951, p. 42)

M_1 caracterizado por una cresta transversal elevada que atraviesa la mitad del seno externo. La cresta anterior, en los M_2 , está representada sólo por un rodete. El extremo lingual del segundo anticlinal es complejo. Los sinclinales se encuentran más o menos tabicados.

Diagnosis rectificada

Pseudotheridomys con cierto grado de bunodncia, pero menor que en *Eomys*; especialmente, el paracono en los molares superiores y el metacónido en los $M_{1,2}$, tienen buen desarrollo. Valles muy estrechos. Premolares y molares superiores con frecuente comunicación entre el seno lingual y el segundo seno labial anterior (protoseno), debido a la falta de conexión entre el protolofo y el mesolofa en el extremo más lingual de este último. La misma desconexión se observa con relativa frecuencia en los $M_{1,2,3}$, especialmente en los M_3 , entre el meso- y el hipolófidio, dando lugar a la unión entre el sénido labial y el tercer sénido lingual (hiposénido). $M_{1,2}$ con cresta accesoria muy frecuente, situada internamente, entre el meta- y el mesolófidio. Anterolófidio en los molares inferiores bastante largo.

Yacimiento — Bergasa.

Material y medidas

Elemento	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max.	n	med.	med.	max.
P_4	6	0.84	0.93	1.00	6	0.92	1.01	1.11
M^1	2	0.91	0.93	0.96	3	1.15	1.19	1.22
M^2	3	0.80	0.84	0.88	3	1.15	1.18	1.24
M^3	1	—	0.75	—	1	—	0.94	—
P_4	3	0.99	1.01	1.06	3	0.78	0.85	0.90
$M_{1,2}$	6	1.00	1.03	1.07	8	0.95	1.01	1.10
M_3	7	0.95	0.97	0.99	7	0.85	0.91	0.97

Descripción de Pseudotheridomys schaubi de Bergasa

P⁴ — Los dientes suelen ser más anchos anterior que posteriormente, aunque también hay dientes que presentan una anchura similar en ambos extremos. En dientes frescos se observa que las cúspides tienen un buen desarrollo y destacan. El anterolofa no llega al borde labial, y está separado del protolofa en el paracono, aunque en 1 caso se une a la base de esta cúspide. El mesolofa es más bajo que las otras crestas y si el diente está fresco se ve que está aislado labialmente, situándose en el valle que existe entre el paracono y el metacono. En 3 ocasiones el mesolofa no se une al protolofa en su parte más lingual; sin embargo, siempre se une, por medio de una cresta de orientación posterolingual, al hipocono. El metalofa está siempre separado del posterolofa labialmente; lingualmente en 1 caso no llega al hipocono pero en los demás casos sí. El posterolofa es más bajo en su parte labial y en 1 caso está separado del hipocono por un surco. El seno se orienta hacia adelante y en 3 casos se une con el segundo seno labial anterior.

M^{1,2} — El paracono es la cúspide más elevada, las cúspides linguales también presentan un desarrollo notable y el metacono es la que menor desarrollo presenta. El anterolofa siempre está aislado del protolofa labialmente. El mesolofa se encuentra libre en el extremo externo y en 4 casos está separado del protolofa lingualmente, aunque siempre llega al hipocono al que está unido por medio de la cresta longitudinal de orientación posterolingual. Meta- y posterolofa están aislados labialmente y lingualmente se encuentran unidos. En general, las crestas en su mitad más labial son bastante transversales y paralelas entre sí. El seno se orienta hacia adelante.

M³ — El paracono está bien desarrollado. El antero- y el protolofa están separados labialmente por un surco; lingualmente están unidos y el anterolofa se dirige longitudinalmente hacia atrás. El mesolofa está aislado labialmente y lingualmente se une al metalofa por medio de una cresta longitudinal pequeña que es paralela a la longitud del diente. El posterolofa en su mitad externa es más bajo y se encuentra aislado; lingualmente se une al metalofa en el hipocono.

P₄ — La parte anterior se encuentra reducida con respecto a la posterior. El anterolofido, en los casos en los que se puede observar bien, es pequeño y se desarrolla en dos partes: una lingual y otra labial (de mejor desarrollo), separadas entre sí en la

Lámina 14

Pseudotheridomys schaubi Lavocat, 1951
Bergasa.

- Fig. 1. P⁴ izdo., BER-1.304.
- Fig. 2. M² izdo., BER-1.373.
- Fig. 3. M¹ dcho., BER-1.374.
- Fig. 4. M³ dcho., BER-1.370.
- Fig. 5. M_{1,2} izdo., BER-1.391.
- Fig. 6. M_{1,2} izdo., BER-1.397.
- Fig. 7. M_{1,2} izdo., BER-1.395.
- Fig. 8. M_{1,2} dcho., BER-1.396.
- Fig. 9. M₃ dcho., BER-1.403.
- Fig. 10. M₃ dcho., BER-1.404.
- Fig. 11. M₃ izdo., BER-1.401.
- Fig. 12. M₃ izdo., BER-1.402.

Pseudotheridomys lacombai sp. nov.

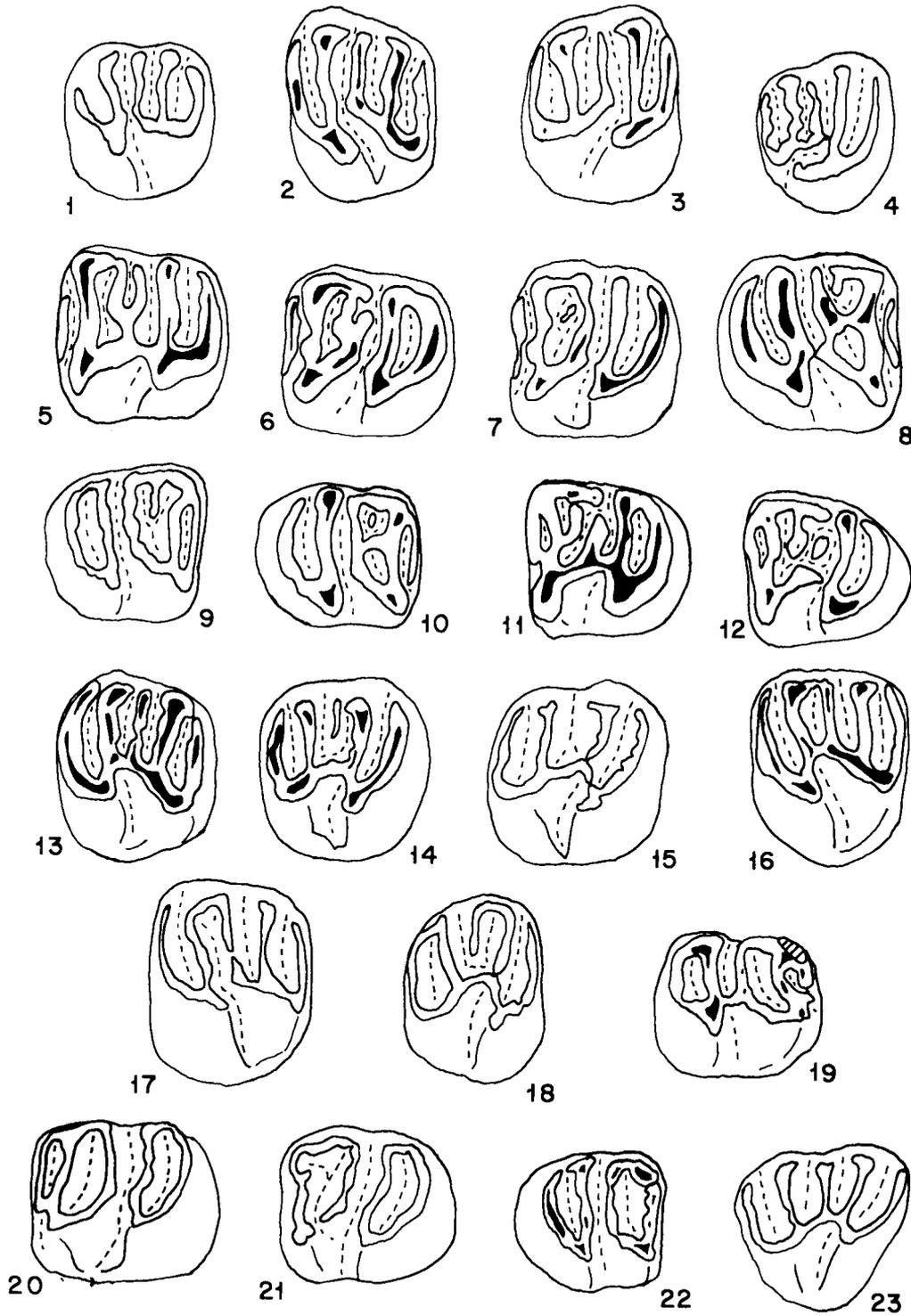
- Alcocer 3B.
- Fig. 13. P⁴ izdo., AC-18.
- Fig. 14. P⁴ dcho., AC-15.
- Fig. 15. P⁴ dcho., AC-12.
- Fig. 16. M¹ izdo., AC-26.
- Fig. 17. M¹ izdo., AC-24.
- Fig. 18. M² dcho., AC-46.
- Fig. 19. P₄ dcho., AC-51.
- Fig. 20. M_{1,2} izdo., AC-62.
- Fig. 21. M_{1,2} izdo., AC-66.
- Fig. 22. M₃ dcho., AC-101.

Pseudotheridomys sp.

- Cetina de Aragón
- Fig. 23. D⁴ dcho., CE-371.

Aprox. × 29.

Lám. 14



zona media del diente, pero unidas labial y lingualmente al metalófidio. Esta última cresta es cóncava, como también lo es el mesolófidio, el cual se une por sus dos extremos al metalófidio. En 1 caso existe una pequeña cresta accesoria situada entre el metalófidio y el mesolófidio. No existe unión (cresta longitudinal) entre el meso- y el hipolófidio en la mitad de la anchura del diente. El sérido se dirige levemente hacia atrás; en 1 caso es transversal.

$M_{1,2}$ — El metacónido se reconoce bien. El anterolófidio puede ser largo, mediano o pequeño, no llega nunca al borde lingual y en esta zona está siempre aislado (si el diente está fresco); labialmente también se encuentra aislado con frecuencia, pero en 3 ocasiones se une al metalófidio. Esta última cresta es transversal y lingualmente se prolonga un poco hacia atrás. El mesolófidio, que suele ser más bajo que las otras crestas, en 5 casos se encuentra aislado lingualmente (el resto de las piezas se trata de dientes que han sufrido un desgaste considerable); en 1 caso se encuentra labialmente aislado. La unión entre el meso- y el hipolófidio por medio de la cresta longitudinal no se efectúa en 2 casos, en el resto sí, pero la cresta es pequeña; esta unión se sitúa por debajo de la línea media de la anchura del diente. El hipolófidio es bastante transversal y siempre se une al posterolófidio labialmente. Lingualmente el posterolófidio es bastante bajo y/o bien está separado del hipolófidio por un surco, o bien se une en la base del entocónido. En 5 casos hay una cresta accesoria, bastante pequeña, entre el meta- y el mesolófidio, de posición lingual; esta cresta accesoria puede estar aislada o conectada bien con el meta-, bien con el mesolófidio, de forma variable. El sérido se orienta bastante hacia atrás.

M_3 — El anterolófidio puede ser pequeño, pero en la mayoría de las ocasiones es bastante largo; cuando es largo se encuentra aislado labialmente, si es pequeño se une al metalófidio tanto labial como lingualmente. En 3 casos el mesolófidio está aislado lingualmente, en los demás casos se une al metalófidio. En 4 ocasiones no existe cresta longitudinal que uniría al meso- y al hipolófidio en la parte media de la anchura del diente. El hipo- y el posterolófidio se unen por sus dos extremos. En todos los casos hay una cresta accesoria entre el meta- y el mesolófidio (en la parte más lingual) que se une al metalófidio en sus dos extremos o sólo en el lingual; esta conexión es variable. El sérido se dirige hacia atrás.

Discusión

Pseudotheridomys de Bergasa presenta una serie de rasgos muy característicos como son: la estrechez de los valles, la presencia de la cresta accesoria de posición lingual entre el meta- y el mesolófidio en los molares inferiores, la frecuencia de la conexión entre el sérido labial y el tercer sérido lingual, y del seno lingual y el segundo seno labial anterior; el anterolófidio, en los $M_{1,2,3}$, largo y frecuentemente aislado en la zona labial.

Nuestra población presenta gran similitud con *Pseudotheridomys schaubi* Lavocat, 1951 del Oligoceno superior de Cournon (Lavocat, 1951), con parte del material de *P. schaubi* de Cournon-les-Soumérois (Brunet et al., 1981) y también con parte del material descrito por Hugueney (1969) como *Pseudotheridomys* aff. *schaubi* y como *Pseudotheridomys* aff. *parvulus*. Hugueney (1969) y Brunet et al. (1981) señalan en sus poblaciones la existencia de dos morfotipos, uno con caracteres propios de *Pseudotheridomys* (más lofodonto) y otro de *Eomys* (más bunodonto), incluyendo ambos morfotipos en la misma especie: *P. schaubi*. En Coderet los $M_{1,2}$ con estructura de *Eomys* tienen menor longitud que los que tienen estructura de *Pseudotheridomys*; en Cournon-les-Soumérois ocurre al contrario. Hugueney (op. cit.) señala que el valor del test de homogeneidad (t de Student), calculado para las longitudes de los $M_{1,2}$ en la población de Coderet, comparando los dos morfotipos, es estadísticamente significativo. Por otro lado estos autores han separado y descrito, salvo en los $M_{1,2}$ de Coderet, los dos morfotipos en

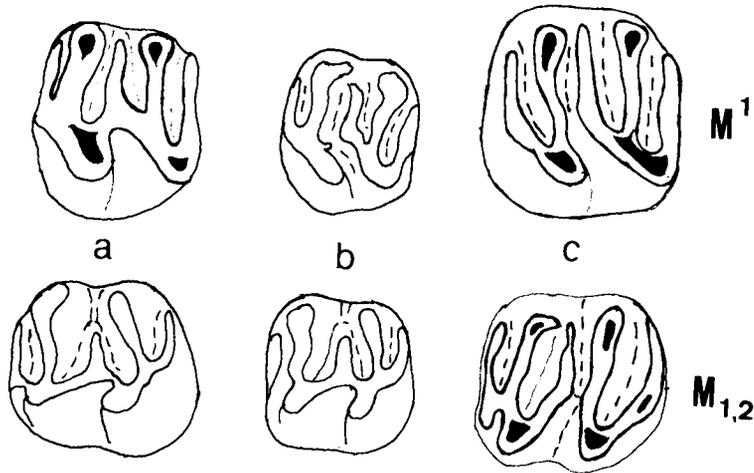


Fig. 37. Comparación de la morfología presentada por *Eomys* y *Pseudotheridomys*. a) *E. zitteli* de Gaimersheim. b) *E. pusillus* de Gaimersheim. c) *P. parvulus* de Jungingen. (Dibujos tomados de Fahlbusch, 1970, 1983).

todos los elementos de estas dos localidades francesas, no habiendo casi nunca morfotipos de morfología intermedia entre los dos citados en estas poblaciones.

Las características morfológicas que separan de forma drástica los dientes de *Eomys* de los de *Pseudotheridomys*, son, entre las más importantes: *Eomys* es bunodont, *Pseudotheridomys* es lofodonto, sus especies más primitivas (*P. schaubi* p. ej.) presentan cúspides aún bien desarrolladas pero la importancia de sus crestas es grande y hace que su morfología corresponda ya a una forma lofodonta. El posterolóbido en los molares inferiores de *Eomys* es mediano o pequeño y se desarrolla a partir de la mitad del hipolóbido; en *Pseudotheridomys* tiene mejor desarrollo y parte desde el hipocónido. El mismo tipo de contacto se observa en los anterolobos de los molares superiores. En *Eomys* es más corto y sale del protolofo, en *Pseudotheridomys* está mejor desarrollado y parte del protocono.

Nuestra idea, después de haber visto el material de Cournon-les-Soumérois que amablemente nos prestó M. Hugueney, es que en esta localidad existen dos especies de *Eomys*: *E. zitteli* descrito por Brunet et al. (1981) y otro *Eomys* de talla menor que fue incluido por estos autores en '*Pseudotheridomys schaubi*' morfotipo *Eomys*. Es posible que en Coderet se dé una situación similar y que lo que fue descrito por Hugueney (1969) como *Pseudotheridomys* aff. *schaubi* esté formado en realidad por dos especies pertenecientes a dos géneros diferentes: *Eomys* (más pequeño que el de Cournon-les-Soumérois) y *Pseudotheridomys schaubi*.

Las diferencias morfológicas entre nuestro material de Bergasa y el de *P. schaubi* de estas dos poblaciones francesas son inapreciables. En la talla sí hemos podido encontrarlas: en general los valores medios de las variables, especialmente de la anchura, de *P. schaubi* de Bergasa son un poco mayores que las de Cournon-les-Soumérois y Coderet, salvo para la longitud de los M^3 de Bergasa y Coderet con respecto a los de Cournon-les-Soumérois, siendo mayor en estos últimos. A pesar de la escasez del material de Bergasa hemos calculado la *t* de Student para la longitud de los $M_{1,2}$, con el fin de poder ponderar estas diferencias con respecto a *P. schaubi* de Coderet. En la Tabla 3 se dan los datos del valor del test *t*. Este valor es de 2,25, valor de significado

intermedio entre el 95 % y el 99 % y por tanto significativo. De todas formas, en general las medidas obtenidas en Bergasa se concentran alrededor de los valores máximos de Coderet y este solapamiento de medidas se produce en todos los elementos. Podemos suponer que la aparente mayor talla de nuestra población es poco importante quizá debido a la escasez de material o a diferencias geográficas.

Si comparamos nuestra población con la hemimandíbula de la localidad tipo, Cournon, descrita por Lavocat (1951) cabe destacar la ausencia de ectomesolófido en los $M_{1,2}$ de Bergasa (carácter que, por otra parte, tampoco presentan los $M_{1,2}$ de Coderet); este carácter fue considerado como diagnóstico de la especie, pero teniendo en cuenta que de la localidad tipo sólo se conoce esta hemimandíbula, pensamos que este rasgo es poco significativo; sería necesario disponer de más material de Cournon para poder considerar este carácter como diagnóstico, si se mostrase constante.

Tabla 3. Valor del test de homogeneidad t de Student para las longitudes medias de los $M_{1,2}$ de *P. schaubi* de Bergasa y Coderet (datos de Coderet tomados de Hugueney, 1969).

	Frecuencia		Media		Varianza		Valor test t
	Coderet	Bergasa	Coderet	Bergasa	Coderet	Bergasa	
$M_{1,2}$	26	6	0.94	1.03	0.0079	0.0089	2.25

En la molasa suiza se ha descrito *Pseudotheridomys* aff. *schaubi* en el Oligoceno superior de Findreuse 8 (Engesser & Hugueney, 1982), donde sólo se han encontrado 5 dientes. Según las figuras dadas por estos autores las características morfológicas de esta población y de la de Bergasa son similares. La talla es ligeramente mayor en la población de Bergasa. También se ha descrito *P. schaubi* en el Oligoceno superior de Rochette (Engesser et al., 1984), donde sólo se ha encontrado 1 $M_{1,2}$. La anchura mostrada por este elemento es un poco más pequeña que los $M_{1,2}$ de Bergasa. Por último, Mojon et al. (1985) citan *P. schaubi* en Boudry-La Fabrique, que morfológicamente es similar al material de Bergasa; la talla es también muy parecida salvo la anchura de los $M_{1,2}$, que es un poco mayor en Bergasa. Los mismos autores citan esta especie en Boudry-Glisement pero este material no está figurado ni descrito.

Baudelot & Olivier (1978) describen en el Oligoceno superior de Dieupentale una población de *Pseudotheridomys* determinada como *P. parvulus*; el único $M_{1,2}$ encontrado tiene una pequeña cresta accesoria entre el meta- y el mesolófido; la falta de conexión en los extremos más linguales del meso- y del protofo se da con relativa frecuencia entre los $M_{1,2}$. Estos caracteres nos indican que probablemente se trate de *P. schaubi*.

Fahlbusch (1968) sinonimiza *P. schaubi* con *P. parvulus* (Schlosser, 1884), criterio que fue seguido por algunos autores (Engesser, 1979) y no aceptado por otros (Hugueney, 1969; Brunet et al., 1981; Engesser & Hugueney, 1982; Engesser et al., 1984; Mojon et al., 1985); creemos que la presencia, casi constante, de la cresta accesoria entre meta- y mesolófido en los $M_{1,2,3}$, el mejor desarrollo de los anterolófidios y la relativa mayor bunodoncia de *P. schaubi* son rasgos suficientes para mantener la separación específica entre éste y *P. parvulus*.

Fahlbusch (1968) describe en el Oligoceno de Weissenburg 6 *Pseudotheridomys* aff. *parvulus*. Teniendo en cuenta la descripción dada por este autor parece que su material presenta cúspides poco desarrolladas y la presencia de la cresta accesoria (en los molares inferiores) entre el meta- y el mesolófido es mucho menos frecuente en la población de Weissenburg 6 que en otras poblaciones de *P. schaubi*, pero significativamente más que en *P. parvulus* que nunca presenta este rasgo. Como ya señaló Hugueney

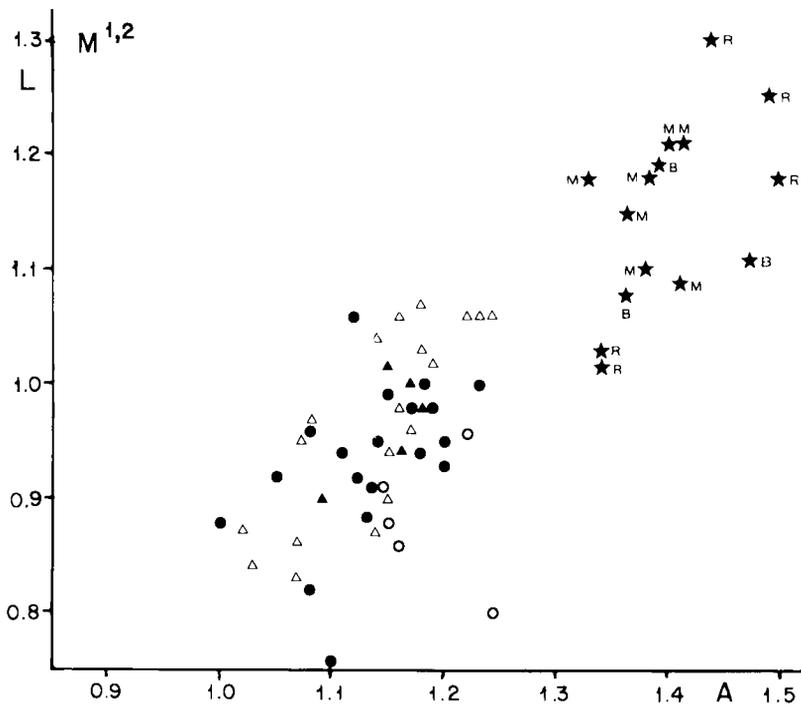
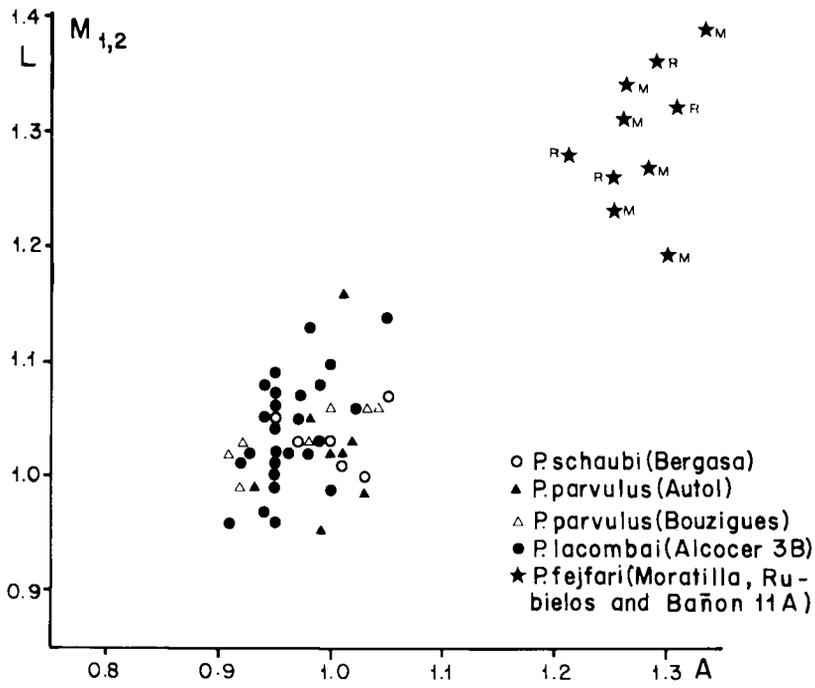


Fig. 38. Diagramas Longitud/Anchura de $M_{1,2}$ y $M^{1,2}$ de *P. schaubi* de Bergasa, *P. parvulus* de Autol 1 y Bouzigues, *P. lacombai* de Alcocer 3B y *P. fejfari* de Moratilla 1 (M), Rubielos de Mora (R) y Bañón 11A (B).

(1969, p. 102) es probable que el material de Weissenburg 6 sea una forma intermedia entre *P. schaubi* y *P. parvulus*, ya que presenta un grado de complicación intermedio entre ambos taxones, y el grado de desarrollo de sus cúspides también es intermedio.

En el origen del género *Pseudotheridomys* se sitúa a la especie *Pseudotheridomys pusillus* descrita por Fahlbusch (1969) para el Oligoceno superior de Gaimersheim (ver Fahlbusch, 1969, 1970, 1979, Brunet et al., 1981). Nos sumamos a la opinión de estos autores a la hora de considerar al pequeño Eomyido de Gaimersheim como el origen del género *Pseudotheridomys*, ya que su estructura y morfología (alargamiento de los mesolof(id)os) apuntan hacia los caracteres que posteriormente se desarrollarán en *Pseudotheridomys*. Pero la forma de Gaimersheim presenta características que son típicas del género *Eomys*: la marcada bunodoncia, el desarrollo y el tipo de conexión del posterolofido con el hipolofido y del anterolofa con el protolofa, (explicadas anteriormente) (ver Fig. 37). Fahlbusch (1969) no justifica la separación de este taxón del género *Eomys*, aunque sí señala que los M₃ de esta especie no se pueden separar de los M₃ de *E. zitteli* que se encuentran en Gaimersheim (Fahlbusch, op. cit.). Algunos autores no están de acuerdo con la determinación genérica efectuada por Fahlbusch (1969). Mojon et al. (1985) en la Molasa suiza reconocen en el Oligoceno superior de Boudry-La Fabrique la existencia de la misma forma presente en Gaimersheim denominándola '*Pseudotheridomys*' *pusillus*; las comillas señalarían duda acerca de la determinación genérica. Proponemos, consecuentemente, la inclusión de esta especie en el género *Eomys*, con el fin de no confundir innecesariamente las diagnósticos de ambos géneros.

Pseudotheridomys parvulus (Schlosser, 1884)

Lám. 15: fig. 1-9.

- 1884 *Theridomys parvulus* sp. nov. – Schlosser, p. 43-44, lám. 3, fig. 15, 17, 20, 22, 25, 26 y 37.
- 1926 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – Schlosser, p. 379.
- pars 1951 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – Stehlin & Schaub, p. 129, fig. 185, p. 293, fig. 502 y 503.
- 1964 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – Čtyroký et al., p. 145-147, fig. 11 (a-c).
- 1966 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – Thaler, p. 174, fig. 25 (A-D) y lám. 14, fig. D y E.
- 1968 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – Baudelot & de Bonis, p. 163.
- 1968 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – Fahlbusch, p. 222-224, lám. 14, fig. 1 y 2.
- 1969 *Pseudotheridomys* cf. *parvulus* (Schlosser, 1884) – Hugueney, p. 102-107.
- 1969 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – Meurisse et al., p. 167.
- 1970 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – Fahlbusch, lám. 1, fig. 6; lám. 11, fig. 11.
- pars 1970 *Ligerimys antiquus* sp. nov. – Fahlbusch, lám. 2, fig. 6; lám. 4, fig. 1-6, 13-14; lám. 5, fig. 21-24; lám. 6, fig. 36-43; lám. 7, fig. 6-9; lám. 9, fig. 1-3; lám. 10, fig. 17-23; lám. 11, fig. 12-13, 18-19.
- pars 1972 *Pseudotheridomys* Übergang zu *Ligerimys* – Cicha et al., p. 136.
- 1972 *Pseudotheridomys* aff. *parvulus* (Schlosser, 1884) – Cicha et al., p. 136.
- 1973 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – de Bonis, p. 66-68.
- 1974 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – Aguilar, p. 359-362, fig. 10 (a-g), fig. 11 (a-i), fig. 12 (a-j), fig. 13 (a-f), fig. 14 (a-h).
- 1974 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – Hugueney, p. 62.
- 1974 *Ligerimys antiquus* Fahlbusch, 1970 Morphotyp A – Fejfar, p. 113-123, p. 176, fig. 4 (6,9), fig. 5 (2-5, 7-10, 12-15), fig. 6 (1-22).
- 1977 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – Aguilar, p. 88-89, fig. 4 (a-j) y fig. 5 (a-i).

- 1983 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – Fahlbusch, fig. 1B y F; fig. 3, 21-24 y fig. 4, 19-22.
 1987 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – Alvarez Sierra, Daams & van der Meulen, lám. 1, fig. 1-10, lám. 2, fig. 1-11.

Lectotipo — Schlosser ni en 1884 ni en 1926 designó un holotipo para *P. parvulus*; Stehlin & Schaub (1951) señalan a la mandíbula con P₄-M₃ in Schlosser (1884, lám. 3, fig. 26 y 37) como el lectotipo. Fahlbusch (1968) advierte que el M₂ y el M₃ del lectotipo ya no existen (Fahlbusch, 1968, lám. 14, fig. 1).

Localidad tipo — Haslach (Ulm, W45rttemberg, Alemania).

Edad — MN2b (Mein, 1975).

Repartición — Haslach, Weisenau, Jungingen, Bissingen, Wintershof-West, Kralupy, Dolnice 1, 2 y 3, Tuchorice, Bouzigues, Nouvelle Faculté de Médecine, Saulcet, Laugnac, La Carrière Cluzel, Poncenat, Les Cévennes, La Paillade, Caunelles, Lespignan, Aliveri y Autol 1.

Distribución estratigráfica — Tránsito Oligoceno-Mioceno y Mioceno inferior de Alemania, Checoslovaquia, Grecia, Francia y España.

Diagnosis seleccionada (Stehlin & Schaub, 1951, p. 357)

Molares superiores con cinco anticlinales externos como en *Theridomys*, el cuarto es transversal y es el más pequeño. El cuarto sinclinal externo es más largo que el tercero. El mesolofio es algo inestable. Los dientes inferiores son como los de *Perrieromys*, pero el sénido está abierto.

Diagnosis rectificada

Pequeña especie de *Pseudotheridomys*, lofodonto pero en el que las cúspides todavía se encuentran marcadas. Las cinco crestas están siempre presentes, tanto en los molares superiores como en los inferiores, por tanto el mesolofio se encuentra en todos los casos presente y bien desarrollado.

El anterolofido puede ser variable, pero habitualmente suele ser largo. No se observan en ningún caso crestas accesorias en los molares inferiores, como en el caso de *P. schaubi*. El meso- y el hipolofido se unen frecuentemente en el centro del diente; en *P. schaubi* es frecuente la falta de conexión entre estas crestas.

Yacimiento — Autol 1.

Material y medidas

Elemento	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
D ⁴	8	0.84	0.88	0.95	7	0.76	0.95	1.05
P ⁴	1	—	0.92	—	1	—	1.14	—
M ^{1,2}	8	0.89	0.95	1.02	5	1.09	1.13	1.18
M ³	3	0.72	0.74	0.76	2	0.97	0.98	0.99
D ₄	1	—	1.02	—	2	0.75	0.76	0.77
P ₄	3	0.93	0.95	0.97	3	0.75	0.79	0.86
M _{1,2}	9	0.95	1.03	1.16	9	0.93	0.99	1.02
M ₃	5	0.82	0.88	0.93	5	0.94	1.01	1.05

Diagramas Longitud/Anchura ver Fig. 38.

Descripción de Pseudotheridomys parvulus de Autol 1

D⁴ — Las cúspides labiales, para- y metacono, están destacadas. El anterolofa se encuentra aislado labialmente no llegando hasta este borde. El protolofa sale de la parte posterior del protocono, se dirige posterolingualmente o es transversal. El mesolofa nace del punto más agudo de la cresta longitudinal, es una cresta fuerte y corta que nunca llega al borde labial. El metalofa es muy transversal y une el metacono con el brazo anterior del hipocono. El posterolofa, aunque tiene mejor desarrollo que el anterolofa, tampoco llega al borde labial. El seno lingual se dirige hacia adelante.

P⁴ — El anterolofa, de buen desarrollo, llega a la base del paracono, un surco le separa de esta cúspide. El metalofa se conecta con el protocono por medio de una fina cresta y con el hipocono por medio de la cresta longitudinal (de posición oblicua). El mesolofa es corto, aproximadamente 1/3 de la anchura del diente, llega al borde labial pero se encuentra separado de la cresta longitudinal por medio de un surco. El metalofa, junto con el anterolofa, es la cresta de mayor anchura; se conecta al brazo anterior del hipocono. El posterolofa se encuentra aislado labialmente y ocupa unos 2/3 de la anchura del diente; no llega, por tanto, al borde labial. Los senos son bastante profundos, especialmente el lingual, que se dirige hacia adelante.

M^{1,2} — El paracono es la cúspide más alta. En todos los casos se observan las cinco crestas. El anterolofa no llega al borde labial y se encuentra aislado en su extremo más externo. El protolofa sale de la parte posterior del protocono al cual se une por medio de una fina y corta cresta. El mesolofa, que ocupa 2/3 de la anchura del diente, llega a la base del paracono, si bien en este extremo el mesolofa pierde altura. En su extremo más interno se une a la cresta longitudinal, que llega hasta el hipocono. La cresta longitudinal se puede unir al protolofa por medio de un contacto puntual y en 3 casos está separada del protolofa por medio de un profundo surco. El metalofa está aislado externamente y es bastante transversal. El posterolofa puede llegar o no a la base del metacono. Los senos son bastante profundos y las crestas finas. El seno lingual se dirige fuertemente hacia adelante. Los senos labiales son bastante transversales.

M³ — Las crestas son muy transversales. El anterolofa es la cresta que mejor desarrollo presenta; ocupa el borde anterior del diente y se dirige lingualmente hacia atrás; en 1 ocasión llega a unirse al posterolofa y cerrar el seno lingual. El resto de las crestas pueden unirse o no entre sí labialmente y en sus extremos más linguales están desconectadas, salvo el meta- y el posterolofa que siempre se unen en el hipocono. En 1 de los ejemplares el posterolofa se encuentra muy reducido.

Lámina 15

Pseudotheridomys parvulus (Schlosser, 1884)
Autol 1.

- Fig. 1. D⁴ dcho., AU-934.
- Fig. 2. D⁴ dcho., AU-930.
- Fig. 3. M¹ izdo., AU-946.
- Fig. 4. M¹ izdo., AU-948.
- Fig. 5. M² dcho., AU-942.
- Fig. 6. M³ izdo., AU-950.
- Fig. 7. P₄ dcho., AU-957.
- Fig. 8. M_{1,2} izdo., AU-964.
- Fig. 9. M_{1,2} dcho., AU-958.

Pseudotheridomys fejfari Alvarez Sierra & Daams, 1987
Moratilla 1.

- Fig. 10. P⁴ izdo., RGM 333.651.
- Fig. 11. M¹ dcho., RGM 333.045.
- Fig. 12. M² izdo., RGM 304.880.
- Fig. 13. P₄ dcho., RGM 333.835.
- Fig. 14. M_{1,2} dcho., RGM 304.832.

Bañón 11.

- Fig. 15. M¹ dcho., RGM 304.275.
- Fig. 16. M² izdo., RGM 304.243.
- Fig. 17. M³ dcho., RGM 304.382.

Aprox. × 25.

Lám. 15



D₄ — El meta- y el entocónido son todavía dos cúspides reconocibles. Existe un corto anterolofido que se une labialmente al metalofido y se encuentra libre en su extremo más interno. El metalofido se dirige en la parte lingual hacia la zona posterior del diente. Del protocónido sale una cresta longitudinal de la cual, a mitad de la longitud del diente, sale el mesolofido que llega hasta el borde interno en donde permanece aislado. En la parte más posterior del diente y sin unirse a la cresta longitudinal están el hipo- y el posterolofido, unidos entre sí en el hipocónido y aislados lingualmente. El posterolofido se encuentra bastante reducido y no llega al borde interno del diente.

P₄ — Contorno rectangular. El anterolofido tiene un desarrollo exclusivamente labial, sale del protocónido y llega hasta la mitad de la anchura del diente; en esta zona se encuentra aislado. El metalofido es cóncavo. Del protocónido sale la cresta longitudinal, orientada anterolabialmente y de esta, en su extremo más interno, sale el mesolofido que tiene buen desarrollo, llegando al borde lingual; en esta zona el mesolofido se hace bastante estrecho. En la parte posterior del diente, separados de la cresta longitudinal por un surco, están el hipo- y el posterolofido. Este último, lingualmente se encuentra aislado y no llega al extremo más interno del diente.

M_{1,2} — Las cúspides linguales se reconocen como tales. El anterolofido tiene buen desarrollo, ocupando gran parte del borde anterior del diente; se une al metalofido en la zona lingual y en su extremo externo puede llegar o no al protocónido. Si no se une directamente a esta cúspide el surco que las separa es poco profundo, por tanto con un mínimo de desgaste se produce esta unión. En un par de ocasiones de la zona media sale una pequeña y fina cresta de posición longitudinal que une al anterolofido y al metalofido. Este último es bastante transversal y sale de la parte central del protocónido. De la parte más posterior de esta cúspide sale la cresta longitudinal que tiene una orientación anterolabial; de esta cresta sale en la mitad de la anchura del diente el mesolofido, que tiene buen desarrollo, pero su altura hacia el borde lingual disminuye. El hipolofido es transversal o se inclina levemente hacia la parte anterolabial; sale de la parte anterior del hipocónido y se suele unir al mesolofido, en la mitad de la anchura del diente o hacia la mitad más lingual, por medio de un contacto casi puntual. El posterolofido ocupa el borde posterior del diente y se encuentra libre en el borde interno. Los sénididos linguales son bastante transversales o en su mitad más labial se inclinan suavemente hacia la parte anterolabial. El sénidido labial se dirige hacia atrás.

M₃ — La parte posterior se encuentra reducida. Repite más o menos las mismas características de los M_{1,2}.

Discusión

La población de *Pseudotheridomys* de Autol 1 ha sido identificada como *P. parvulus* (Schlosser, 1884) por Cuenca Bescós (1983) y descrita por la misma autora en su estudio de los micromamíferos de esta localidad riojana del tránsito Oligoceno-Mioceno (Cuenca Bescós, 1985).

Características morfológicas tales como: cinco crestas en los molares superiores e inferiores; valles estrechos; cúspides aún marcadas; anterolofido en los M_{1,2} bastante largo, nos permiten confirmar que la población de *Pseudotheridomys* de Autol 1, tal y como lo había propuesto Cuenca Bescós (1983, 1985), pertenece a la especie *P. parvulus* (Schlosser, 1884).

En la discusión anterior ya habíamos señalado la existencia en el yacimiento alemán de Weissenburg 6 de un *Pseudotheridomys* con características intermedias entre *P. schaubi* y *P. parvulus*. Esta población alemana presenta en los M_{1,2,3} aún la cresta accesoria entre meta- y mesolofido, pero su frecuencia es mucho menor que en las

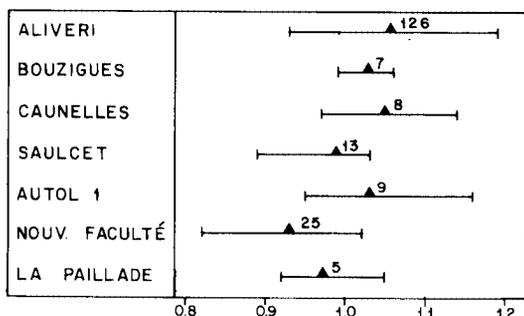


Fig. 39. Rango de variabilidad de las longitudes de los $M_{1,2}$ de *P. parvulus* de varias localidades españolas, francesas y griegas. (Datos tomados de Aguilar, 1974, 1977; Huguency, 1974 y Alvarez Sierra, Daams & van der Meulen, 1987).

poblaciones conocidas de *P. schaubi*; las cúspides se encuentran también menos marcadas que en *P. schaubi*. La existencia de una población con estas características intermedias apoya la propuesta de una relación filogenética entre ambas especies, produciéndose una ligera simplificación de la morfología en el paso de una a otra.

P. parvulus (Schlosser, 1884) ha tenido una distribución muy amplia, tanto geográfica como estratigráfica. Se ha encontrado en el tránsito Oligoceno-Mioceno de España y Francia y en el Mioceno inferior de Francia, Alemania, Checoslovaquia y Grecia.

Las distintas poblaciones de *P. parvulus* presentan pocas diferencias morfológicas entre sí; cabe destacar únicamente una pérdida de la ya ligera importancia de las cúspides en las poblaciones más recientes (p. ej.: en la localidad griega de Aliveri, Alvarez Sierra, Daams & van der Meulen (1987); en la localidad francesa de Bouzigues (observación personal); si bien ésta es una diferencia muy sutil).

En cuanto a la talla, en la Fig. 39 hemos representado el rango de variabilidad y la media de las longitudes de los $M_{1,2}$ de algunas poblaciones de *P. parvulus*; observamos que en algunos casos (La Paillade y Nouvelle Faculté de Médecine) los valores mínimos y las medias son un poco menores que las mostradas por Autol 1, Caunelles, Bouzigues y Aliveri. Pero en todos los casos existe un fuerte solapamiento de las medidas que limita la importancia de estas pequeñas variaciones.

Pseudotheridomys sp.

Lám. 14: fig. 23; 16: fig. 2.

1976 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – Daams, p. 157, lám. 1, fig. 7.

Yacimiento — Cetina de Aragón.

Material y medidas (tomadas de Daams, 1976, p. 157)

D⁺: 0.92 × 0.97.

Descripción y discusión

Las cinco crestas se encuentran presentes, el mesolofa tiene buen desarrollo y llega al borde labial.

Este D⁴ presenta la estructura típica de *Pseudotheridomys* (las cinco crestas), por su talla podría corresponder a cualquiera de las pequeñas especies de *Pseudotheridomys*. El hallazgo de un único diente y el hecho de que además es un D⁴, elemento muy poco característico, nos obliga a dejar indeterminada la atribución específica de la población de *Pseudotheridomys* de Cetina.

Yacimiento — Navarrete del Río.

Material y medidas

M²: — × 1.17.

Descripción y discusión

Se ha encontrado sólo 1 M² izquierdo que ha sufrido bastante desgaste; se observan las cinco crestas, estando las tres anteriores (antero-, proto- y mesolofos) unidas en el borde labial. El seno se dirige hacia adelante.

La talla de este M², corresponde a un *Pseudotheridomys* pequeño, pero sólo con un ejemplar no se puede aventurar una determinación a nivel específico. Este *Pseudotheridomys* se encuentra asociado a *Ligerimys antiquus*.

Pseudotheridomys lacombai sp. nov.

Lám. 14: fig. 13-22.

- pars 1951 *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884) – Stehlin & Schaub, p. 129, fig. 186.
 ? 1983 *Pseudotheridomys* aff. *parvulus* (Schlosser, 1884) – Fahlbusch, p. 218-224, fig. 2, 3 (1-20), 4 (1-18), 5 y 6.

Holotipo — M² dcho. AC-46. Lám. 14, fig. 18.

Localidad tipo — Alcocer 3B (provincia de Guadalajara); colección Mus. Nac. Cc. Nat., Madrid.

Derivatio nominis — Dedicado a D. J.I. Lacomba (Dpto. de Geología, Universidad de Valencia).

Edad — Zona Y de Daams & van der Meulen (1984).

Repartición — La Chaux, Schaffhausen?, Alcocer 3B.

Distribución estratigráfica — Mioceno inferior de Suiza, Alemania? y España.

Diagnosis

Pseudotheridomys pequeño, caracterizado por la reducción o ausencia, en algunos P⁴, del mesolofos. Esta cresta puede estar interrumpida en algún M^{1,2}. El anterolofido en los P₄ y M_{1,2,3} tiene un desarrollo variable aunque generalmente suele ser pequeño e incluso puede llegar a estar ausente (especialmente en los M_{1,2,3}).

En los molares inferiores, la cresta longitudinal se encuentra, frecuentemente, interrumpida en su zona central (entre el meso- y el hipolofido).

Diagnosis diferencial

P. lacombai sp. nov. se diferencia de *P. schaubi* Lavocat, 1951 por no presentar, en los molares inferiores, la cresta accesoria entre meta- y mesolofido característica de *P. schaubi*.

De *P. schaubi* y *P. parvulus* (Schlosser, 1884) se diferencia por el menor desarrollo de los anterolofidos en los M_{1,2,3} de *P. lacombai*, que incluso pueden llegar a estar ausentes.

De *P. schaubi*, *P. parvulus* y *P. fejfari* Alvarez Sierra & Daams, 1987 se distingue por la reducción o ausencia del mesolofos en algunos P⁴ de *P. lacombai*, rasgo no

observado en las otras tres especies. De *P. feffari* se distingue además por la diferencia de talla: *P. lacombai* tiene un tamaño mucho menor en todos los elementos que *P. feffari*.

Yacimiento — Alcocer 3B.

Material y medidas

Elemento	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
P ⁴	23	0.84	0.94	1.04	22	0.96	1.05	1.16
M ¹	17	0.88	0.95	1.06	13	1.11	1.15	1.23
M ²	12	0.75	0.86	0.96	6	1.00	1.08	1.20
M ³	6	0.69	0.76	0.82	6	0.88	0.95	0.99
D ₄	1	—	1.00	—	1	—	0.72	—
P ₄	8	0.95	1.01	1.06	10	0.82	0.88	0.96
M _{1,2}	32	0.95	1.03	1.14	31	0.88	0.95	1.05
M ₃	11	0.86	0.91	0.97	11	0.80	0.91	0.94

Diagramas Longitud/Anchura ver Fig. 38.

Descripción de Pseudotheridomys lacombai

D⁴ — Sólo existe un ejemplar que se encuentra en muy mal estado. Se observa que el mesolofio es una pequeña cresta de posición labial.

P⁴ — Contorno redondeado. La parte posterior se encuentra un poco reducida con respecto a la anterior. El anterolofio en el borde labial se encuentra aislado, en los dientes frescos se observa que la altura de la cresta decrece desde la zona lingual a la labial. El protofio es desde casi transversal a arqueado posterolingualmente; se une al protocono, salvo en 2 ejemplares, por medio de un fino brazo. La cresta longitudinal se inclina posterolingualmente y en 3 casos se encuentra interrumpida por un surco, en los demás casos está completa. El mesolofio presenta un desarrollo variable: en 6 ejemplares es muy largo, encontrándose aislado de la cresta longitudinal por un surco en 2 de estos 6 casos; en 2 ocasiones el mesolofio se encuentra interrumpido en su zona media. En 7 casos se presenta como una pequeña cresta de desarrollo labial, en 1 caso se encuentra reducido a un pequeñísimo tubérculo labial y en 5 casos está ausente. El mesolofio suele ser más bajo y estrecho que las otras crestas; puede unirse o no al protofio labialmente. El metalofio puede ser transversal o estar ligeramente inclinado anterolingualmente; suele estar aislado del posterolofio labialmente y lingualmente se une a la cresta longitudinal y nunca directamente al hipocono (es la cresta longitudinal la que llega al hipocono). El posterolofio es más bajo labial que lingualmente; en el extremo externo está aislado o en ocasiones llega a la base del metacono; internamente se une al hipocono. El seno se dirige bastante fuertemente hacia la parte anterior del diente.

M^{1,2} — En general, las crestas de los M² son más transversales y paralelas entre sí que en los M¹; el seno también es más transversal en los M²; en los M¹ se orienta desde ligera a fuertemente hacia adelante. Las cúspides principales pueden ser todavía reconocibles, pero son dientes fundamentalmente lofodontos. En los M¹ el anterolofio, en su parte más lingual, se dirige curvándose hacia atrás; sin embargo, en los M² es más transversal y rectilíneo. En ambos elementos el anterolofio se encuentra aislado en el borde labial. El protofio se suele inclinar posterolingualmente, siempre se une al protocono, labialmente suele estar aislado y en numerosas ocasiones se dirige hacia atrás

como un espolón. El mesolofa suele presentar un buen desarrollo, aunque suele ser más bajo que el resto de las crestas; sólo en 4 casos está separado de la cresta longitudinal por medio de un surco; labialmente suele estar aislado, aunque también puede llegar a la base del paracono. En 8 casos el proto- y el mesolofa no se unen por medio de la cresta longitudinal, pero el mesolofa siempre se une al metalofa por medio de esta cresta. La unión entre las dos crestas se realiza, prácticamente, a la misma altura. De esta unión sale la rama posterior de la cresta longitudinal de orientación posterolingual que llega al hipocono. El posterolofa llega a la base del metacono en 3 casos, en el resto de los ejemplares está separado de esta cúspide por medio de un surco.

M³ — En 1 ejemplar falta el mesolofa, en los demás casos están presentes las 5 crestas. La morfología de este elemento es muy variable. En general podemos observar que el anterolofa se dirige lingualmente hacia la parte posterior del diente donde casi siempre se une con el posterolofa, quedando el seno lingual cerrado. El protolofa se une lingualmente al anterolofa en 2 casos; en 4 casos se une al metalofa por medio de una cresta longitudinal, en 1 caso se une al mesolofa y en otro caso se encuentra totalmente aislado. El metalofa, sin embargo, suele unirse en su parte más lingual al posterolofa.

D₄ — Sólo hemos encontrado un ejemplar. Presenta las cinco crestas. El antero-, meta- y mesolofido se unen entre sí tanto labial como lingualmente. La cresta longitudinal está presente. Hipo- y posterolofido están aislados lingualmente, y labialmente unidos. Externamente, a la altura del metalofido, existe una protuberancia.

P₄ — El anterolofido tiene un tamaño desde mediano a muy pequeño y en 1 caso está ausente. Normalmente se une al metalofido tanto lingual como labialmente, suele tener un desarrollo completo aunque en 2 casos está interrumpido en su zona media y se desarrolla en dos trozos de pequeño tamaño: uno labial y otro lingual. El mesolofido tiene un buen desarrollo y puede estar aislado lingualmente o unirse a la base del metacónido (indistintamente). El contacto entre el meso- y el hipolofido suele ser puntual, esta unión se produce, aproximadamente, en la mitad de la anchura del diente. El hipo- y el posterolofido suelen unirse, menos en 1 caso, en el borde lingual, externamente siempre se unen. El sérido se orienta muy ligeramente hacia atrás.

M_{1,2} — En los dientes que han sufrido poco desgaste se observa que las crestas son finas. El anterolofido en 1 caso es largo, en los demás es mediano o corto y en 3 casos está ausente; cuando está presente se une al metalofido por sus dos extremos, menos en 1 caso en el que está aislado en su extremo labial. El metalofido suele ser bastante transversal. El mesolofido, de buen desarrollo, se une lingualmente al metalofido y llega siempre al protocónido. En 16 casos el mesolofido no se une al hipolofido, en el resto se unen puntualmente o por medio de una cresta de pequeño desarrollo; esta unión se realiza normalmente en una posición bastante labial (16 casos), aunque en 6 casos tiene una posición central. El hipo- y el posterolofido pueden estar separados o no, indistintamente, en el borde lingual. El sérido puede ser desde casi transversal (1 caso) a orientado hacia atrás.

M₃ — El anterolofido, cuando está presente, tiene un pequeño tamaño, se sitúa en la mitad lingual y se une por sus dos extremos al metalofido; en 3 casos está totalmente ausente. El mesolofido se une lingualmente al metalofido, labialmente puede llegar al protocónido por medio de la cresta longitudinal donde se une al metalofido, o puede unirse a esta cresta más o menos en la mitad de la anchura del diente. En 5 casos el meso- y el hipolofido no se unen en la mitad de la anchura del diente, en los otros 6 casos su unión se realiza puntualmente o por medio de una pequeña cresta longitudinal. El hipo- y el posterolofido se unen tanto labial como lingualmente. Las uniones labiales de las crestas (meta- y meso-, hipo- y posterolofido) suelen ser más agudas que las linguales. El sérido es desde casi transversal a ligerísimamente dirigido hacia atrás.

Discusión

En Alcocer 3B se ha encontrado una población de *Pseudotheridomys* con características especiales que la diferencian de las otras especies de este género anteriormente descritas. La existencia de algunos P⁴ con mesolofos reducidos o ausentes, y de M^{1,2} en los que esta cresta se encuentra interrumpida, y el desarrollo generalmente no muy bueno, del anterolofido en los M_{1,2,3}, son rasgos que hacen singular a esta población, y que han sido invocados para considerarla como representante de una nueva especie de *Pseudotheridomys*.

En la Fig. 38 se han representado los diagramas longitud/anchura de los M_{1,2} de las distintas especies de *Pseudotheridomys* descritas; observamos que, a excepción de *P. fejfari* Alvarez Sierra & Daams, 1987, las otras tres especies: *P. schaubi* de Bergasa, *P. parvulus* de Autol 1 y Bouzigues y *P. lacombai* sp. nov. de Alcocer 3B tienen tallas muy semejantes, distinguiéndose entre sí por caracteres morfológicos señalados en la diagnosis diferencial.

Ya en la discusión anterior habíamos propuesto una probable relación entre *P. schaubi* y *P. parvulus*, observando una tendencia hacia una ligera simplificación de las características morfológicas. El hallazgo en Alcocer 3B de *P. lacombai*, supone el siguiente paso dentro de esta tendencia a la simplificación morfológica; en esta última especie los anterolofidos tienen menor desarrollo que en *P. parvulus*; los mesolofos en los P⁴ pueden encontrarse reducidos o ausentes y en los M^{1,2} pueden estar interrumpidos. Estos últimos rasgos van asemejándose a las características de *Ligerimys*.

Stehlin & Schaub (1951) citan, en el yacimiento de La Chaux del Mioceno inferior de Suiza, *P. parvulus*; estos autores figuran un maxilar con P⁴, M¹ y M², que presenta características propias de *P. lacombai*; en el P⁴ y en el M² los mesolofos están reducidos, mientras que el M¹ muestra un mesolofos de desarrollo normal. La Chaux es la localidad tipo de *Ritteneria manca* Stehlin & Schaub, 1951, especie que también se ha encontrado en Alcocer 3B; la posibilidad de que en La Chaux se encuentre también la misma especie de *Pseudotheridomys* que en Alcocer 3B, sería un criterio más en apoyo de la correlación entre ambas localidades.

Fahlbusch (1983) describe en Schaffhausen, Mioceno inferior de Alemania, *Pseudotheridomys* aff. *parvulus* que presenta semejanzas morfológicas con *P. lacombai* de Alcocer 3B, si bien la interrupción de la parte central de la cresta longitudinal, en los M_{1,2}, es poco frecuente en la población alemana; por otro lado la talla del material de Schaffhausen es mayor que la de *P. lacombai* de Alcocer 3B, especialmente en los molares superiores. Estas diferencias entre *Pseudotheridomys* de Schaffhausen y de Alcocer 3B no son fáciles de interpretar, pudiendo considerarse resultado de diferencias geográficas. Ambos yacimientos representan, seguramente, dos niveles muy semejantes, ya que Fahlbusch (1983), aunque no lo describe ni lo figura, cita la presencia de *R. manca* en Schaffhausen, taxón común con Alcocer 3B.

Pseudotheridomys fejfari Alvarez Sierra & Daams, 1987

Lám. 15: fig. 10-17.

pars 1974 Association transitional *Pseudotheridomys-Ligerimys* – de Bruijn & Moltzer, p. 140-141, lám. 3, fig. 1, 2, 5, 6, 7, 9, 10.

Holotipo — Mandíbula izda. con P₄, M_{1,3}, RGM 304.736, lám. 1, fig. 1, in Alvarez Sierra & Daams, 1987.

Localidad tipo — Moratilla 1 (provincia de Teruel); colección RGM, Leiden.

Edad — Zona A de Daams & Freudenthal (1981).

Repartición — Bañón 11A, Moratilla 1 y Rubielos de Mora.

Distribución estratigráfica — Ramblense superior, Mioceno inferior de España.

Diagnosis original traducida (Alvarez Sierra & Daams, 1987)

Pseudotheridomys de gran talla, la especie más grande conocida por el momento. Dientes muy lofodontos y corona relativamente alta. Anterolóvido, en los $M_{1,2}$, de tamaño medio o corto. El grado de inclinación del sévido labial, en los dientes yugales inferiores, decrece hacia la parte posterior; en los P_4 el sévido se orienta hacia la parte posterior y en los M_3 es casi transversal.

Yacimientos — Moratilla 1 y Bañón 11A.

Material y medidas

Elemento	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
Moratilla 1								
P^4	2	1.23	1.25	1.28	2	1.32	1.34	1.36
M^1	6	1.10	1.17	1.21	6	1.33	1.37	1.41
M^2	1	—	1.09	—	1	—	1.41	—
M^3	1	—	0.99	—	1	—	1.21	—
P_4	4	1.22	1.29	1.35	4	1.15	1.23	1.29
$M_{1,2}$	6	1.19	1.28	1.39	6	1.25	1.28	1.33
M_3	2	1.09	1.11	1.14	2	1.09	1.14	1.19
Bañón 11A								
P^4	1	—	1.21	—	—	—	—	—
M^1	1	—	1.19	—	1	—	1.39	—
M^2	2	1.08	1.09	1.11	2	1.36	1.41	1.47
M^3	1	—	1.11	—	1	—	1.41	—
P_4	—	—	—	—	1	—	1.15	—

Diagramas Longitud/Anchura ver Fig. 38.

Descripción de Pseudotheridomys feffari de Moratilla 1

P^4 — El anterolofa en su zona más lingual se dirige hacia atrás; se encuentra separado del protolofa en el paracono por medio de un surco poco profundo. El mesolofa, siempre completo, se une al protolofa en el borde externo en 1 caso, encontrándose aislado en esta misma zona en el otro ejemplar. Esta cresta y el metalofa son paralelas entre sí. El meta- y el posterolofa se unen labialmente cerrando el posteroseno. La cresta longitudinal está presente y completa en los 2 ejemplares. El seno lingual se dirige hacia adelante.

$M^{1,2}$ — El anterolofa tiene un trazado rectilíneo y al llegar a la zona más lingual se dirige bruscamente (especialmente en los M^1) hacia atrás hasta llegar al protocono; de esta cúspide sale una cresta bastante transversal que se une al protolofa. El mesolofa suele ser una cresta levemente más baja y estrecha que las otras crestas; tiene buen desarrollo y siempre llega al borde labial; en 3 casos no llega a unirse a la cresta longitudinal quedando separado de esta por medio de un surco. El seno lingual se orienta hacia adelante.

M³ — El único diente encontrado ha sufrido gran desgaste, aún así observamos la presencia de las 5 crestas. Los senos son estrechos. El antero- y el posterolofos en la parte lingual se dirigen fuertemente hacia atrás y hacia adelante respectivamente, llegando a cerrar el seno.

P₄ — El anterolofido tiene un trazado curvo, se une por sus dos extremos al metalofido. El mesolofido, en 1 caso, se une al metalofido en el borde interno, y en otro caso están separados, en esta zona, por un surco poco profundo. Meso- e hipolofido se unen en la mitad labial del diente. Hipo- y posterolofido se unen tanto labial como lingualmente. El sérido labial se dirige hacia atrás.

M_{1,2} — La distinción entre estos dos elementos no siempre es fácil. La parte anterior en los M₁ está un poco reducida; en los M₂ es bastante rectilínea, la parte posterior es la que se encuentra reducida y tiene una forma curva. El anterolofido está siempre presente; tiene un tamaño mediano o corto, suele tener mejor desarrollo en los M₁ que en los M₂, y se une por sus dos extremos al metalofido. Esta última cresta tiene un trazado rectilíneo, suele orientarse anterolabialmente (M₁) o es casi transversal (M₂); lingualmente se une al mesolofido. El meso- y el hipolofido se unen en la mitad de la anchura del diente, pero en 2 ocasiones esta unión se efectúa en una posición un poco más labial. El sérido labial se dirige levemente hacia atrás. Menos el anterosénido, el resto de los séridos linguales son paralelos entre sí y se orientan ligeramente hacia la parte anterolabial.

M₃ — El anterolofido es pequeño y tiene una posición lingual, uniéndose al metalofido por sus dos extremos. Meta-, meso- e hipolofido, tienen trazado rectilíneo, son paralelos entre sí, y su posición es transversal. El meso- y el hipolofido se unen en la mitad de la anchura del diente. El sérido labial es prácticamente transversal.

Pseudotheridomys fejfari de Bañón 11A

El material de *P. fejfari* de Bañón 11A presenta las mismas características morfológicas que el de la localidad tipo.

Discusión

Pseudotheridomys fejfari Alvarez Sierra & Daams, 1987 es la especie más grande, por el momento, atribuida al género *Pseudotheridomys* (Fig. 38). Ha sido descrita en dos localidades del Mioceno inferior español: Moratilla 1 y Bañón 11A. En ambos yacimientos presenta características morfológicas y métricas muy semejantes. Cabe destacar la mayor talla del M³ de Bañón 11A, pero no podemos valorar adecuadamente este hecho, ya que sólo hemos encontrado 1 ejemplar de este elemento en cada una de estas localidades. En las especies más antiguas del género *Pseudotheridomys* (*P. schaubi* y en menor medida en *P. parvulus*) se observan aún marcadas las cúspides, especialmente las labiales en los molares superiores y las linguales en los inferiores; en *P. fejfari* las cúspides han perdido totalmente su importancia en favor de las crestas (ver. Lám. 15, fig. 10-17), dando como resultado un patrón dental muy lofodonto. Por otro lado, el anterolofido presenta mejor desarrollo, en general, en los M_{1,2} de *P. schaubi* y *P. parvulus* que en *P. fejfari*, donde no encontramos ningún ejemplar con anterolofido largo; a parte de este rasgo, el resto de las características morfológicas observadas en *P. parvulus* se pueden reconocer en *P. fejfari*. Este *Pseudotheridomys*, más reciente, parece probablemente relacionado con *P. parvulus* pudiendo ser su descendiente, modificándose en el paso de una a otra especie en el sentido de un aumento de talla, un aumento de la importancia de la lofodondia y una ligera disminución del tamaño del anterolofido.

Hasta el momento se consideraba la existencia de una única línea evolutiva que a partir de *Pseudotheridomys* daba lugar al género *Ligerimys* (Hartenberger, 1966; Hugue-

ney & Mein, 1968; Huguene, 1969; Fahlbusch, 1970, 1973, 1979, 1983; de Bonis, 1973; Aguilar, 1974; Agustí, 1982, 1983).

Con el hallazgo de *P. feffari*, coexistiendo en Bañón 11A con una especie de *Ligerimys* y en Moratilla 1 con dos especies de *Ligerimys* (que se describen más adelante), podemos constatar la existencia de una segunda línea que se desarrolla de forma independiente a la anterior.

En Alvarez Sierra & Daams (1987) ya señalamos la posibilidad de que parte del material, que de Bruijn & Moltzer (1974), denominan 'Asociación transicional entre *Pseudotheridomys* – *Ligerimys*' en Rubielos de Mora II corresponda a *P. feffari*, encontrándose también asociado a un *Ligerimys* de talla algo menor. *P. feffari* de Rubielos de Mora II comparte todas las características morfológicas con *P. feffari* de Moratilla 1 y de Bañón 11A; en cuanto a su talla, hemos de señalar valores más pequeños de los mínimos de longitud y anchura en los P⁴ de Rubielos, sin embargo los valores máximos de este elemento sí encajan dentro de los mostrados por los P⁴ de Moratilla 1 y de Bañón 11A. Rubielos de Mora II es una localidad de datación muy polémica (de Bruijn & Moltzer, 1974; López Martínez, 1977; Agustí, 1983); de este problema nos ocuparemos más adelante en el capítulo de biocronología.

Género *Ligerimys* Stehlin & Schaub, 1951

Diagnosis original traducida (Stehlin & Schaub, 1951, p. 357)

Los molares superiores no presentan mesolofo. El cuarto anticlinal exterior es como en *Pseudotheridomys*. Los molares inferiores tienen 4 anticlinales interiores. El valle externo y el tercer sinclinal interno son simétricos, y separan los lóbulos casi romboidales de la corona. Los premolares inferiores tienen un anticlinal en el paracónido.

Traducción de la diagnosis rectificada por Fahlbusch, 1970, p. 107

Eomyidos de talla mediana hasta grande con las siguientes características: las cúspides principales están fuertemente reducidas, se encuentran conectadas entre sí por medio de dos crestas transversales altas y largas; los sinclinales son anchos y profundos. La superficie oclusal es plana. Los dientes yugales superiores a menudo no tienen mesolofo, a veces existe un mesolofo rudimentario. El mesolófidio siempre es largo y robusto, generalmente está conectado con el metacónido. La cresta longitudinal de los dientes inferiores es un puente corto entre el lóbulo anterior y el posterior; éstos pueden ser desde ovales hasta romboidales. El anterolófidio de los P⁴ es robusto, y está reducido parcialmente en los molares. Los M³, a menudo, se encuentran reducidos fuertemente, especialmente el M³.

Diagnosis rectificada

Eomyidae de talla variable: pequeña, mediana o grande. Tienen dientes lofodontos y la superficie oclusal suele ser plana. En los dientes superiores el mesolofo ha desaparecido o se encuentra reducido a una cresta rudimentaria o a un tubérculo, existiendo cuatro crestas bien desarrolladas en los D⁴, P⁴ y M^{1,2}; en los M³ el número de crestas varía de 4 a 3. El mesolófidio en los P₄ y M_{1,2,3} tiene desarrollo variable, pudiendo estar completo, reducido o totalmente ausente. El anterolófidio, en los M_{1,2}, también tiene un desarrollo muy variable; puede ser: largo, mediano, pequeño o estar ausente; en los P₄ suele estar presente y en los M₃, habitualmente, se encuentra muy reducido o ausente.

Especie tipo — *Ligerimys florancei* Stehlin & Schaub, 1951.

Otras especies atribuidas al género — *L. lophidens* (Dehm, 1950); *L. antiquus* Fahlbusch, 1970; *L. ellipticus* Daams, 1976; *L. fahlbuschi* sp. nov.; *L. magnus* sp. nov.; *L. freudenthali* sp. nov.; *L. palomae* sp. nov.

Distribución estratigráfica — Ramblense y Aragoniense inferior (Mioceno inferior).

Ligerimys antiquus Fahlbusch, 1970

Lám. 16: fig. 1-22; 17: fig. 9-19; 18: fig. 1-15.

- pars 1939 *Rhodanomys* spec. — Dehm, p. 119.
 pars 1950 *Eomys lophidens* sp. nov. — Dehm, p. 407-413, fig. 130 y 132.
 pars 1970 *Ligerimys antiquus* sp. nov. — Fahlbusch, p. 107, lám. 1, fig. 7; lám. 2, fig. 7; lám. 4 fig. 8-12, 15-17, 18-26; lám. 5, fig. 25-34, 41-50; lám. 6, fig. 44-45; lám. 7, fig. 10-22; lám. 8 fig. 28-36; lám. 9, fig. 4-9, 11-17; lám. 10, fig. 24-39; lám. 11, fig. 14-15, 20-21, 24-25.
 1972 *Ligerimys antiquus* Fahlbusch, 1970 — Adrover, p. 177.
 non 1974 *L. antiquus* Fahlbusch, 1970 Morphotyp A — Fejfar, p. 113-123, p. 176, fig. 4 (6, 9); fig. 5 (2-5, 7-10, 12-15) y fig. 6 (9-22).
 1978 *L. antiquus* Fahlbusch, 1970 — Adrover, p. 27-28, lám. 2, fig. 15-23.
 pars 1981 *L. antiquus* Fahlbusch, 1970 — Aguilar, p. 93-97, lám. 5, fig. 1-4, 6-16, 18.
 pars 1983 *L. antiquus* Fahlbusch, 1970 — Fahlbusch, fig. 1D.

Holotipo — Mandíbula dcha. con incisivo y P₄-M₃, 1937 II 10199 in Dehm (1950, fig. 130) e in Fahlbusch (1970, lám. 1, fig. 7).

Localidad tipo — Wintershof-West (Baviera, Alemania).

Edad — MN3b (Mein, 1975).

Repartición — Bissingen, Wintershof-West, Schnatheim, Beaulieu, Serre de Vergès, Navarrete del Río, Ramblar 1, Valhondo 1, Bañón 11A y Moratilla 1.

Distribución estratigráfica — Ramblense, Mioceno inferior de Alemania, Francia y España.

Diagnosis original traducida (Fahlbusch, 1970, p. 107)

Especie de *Ligerimys* más pequeña que la especie tipo, con las siguientes características morfológicas: los molares superiores pueden tener un mesolofo largo o rudimentario, aunque generalmente no tienen mesolofo. El seno lingual se dirige hacia adelante desde ligera hasta fuertemente. Las crestas en los molares inferiores son más o menos paralelas entre sí. La cresta longitudinal es corta o estrecha. el tercer sénido lingual en los M_{1,2} es, a menudo, más largo que el sénido labial. El anterioíldo, en los M_{1,2}, casi siempre está presente.

Diagnosis rectificada

Ligerimys de talla pequeña. El mesolofo en los molares superiores está reducido a una pequeña cresta o tubérculo, o totalmente ausente. El seno labial, en los M^{1,2}, se dirige hacia adelante; proto- y metalofo son transversales o levemente inclinados hacia la parte posterolingual, pero siempre más o menos paralelos entre sí. El mesolófidio con frecuencia es transversal y el hipolófidio se orienta anterolabialmente. En los M_{1,2} el anterolófidio es variable; aunque habitualmente está presente, en algunos ejemplares puede faltar; el anterolófidio, a menudo, está ausente en los M₃.

Yacimientos — Navarrete del Río, Ramblar 1, Valhondo 1, Bañón 11A y Moratilla 1.

Material y medidas

Elemento	Longitud			Anchura				
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
<i>Moratilla 1</i>								
P ⁴	20	0.85	0.93	1.03	20	0.84	1.01	1.10
P ₄	25	0.92	1.01	1.13	26	0.75	0.83	0.93
M _{1,2}	67	0.86	1.04	1.21	76	0.84	0.95	1.07
M ₃	17	0.79	0.83	0.88	18	0.73	0.79	0.86
<i>Bañón 11A</i>								
D ⁴	—	—	—	—	1	—	1.05	—
P ⁴	23	0.86	0.97	1.08	20	0.88	1.02	1.14
M ¹	19	0.80	0.94	1.06	13	1.10	1.19	1.25
M ²	19	0.82	0.97	1.05	15	1.11	1.17	1.24
M ³	7	0.67	0.72	0.78	7	0.86	0.94	1.01
P ₁	15	0.94	1.02	1.11	22	0.78	0.85	0.96
M _{1,2}	51	0.92	1.07	1.20	60	0.87	0.96	1.10
M ₃	29	0.75	0.85	0.96	29	0.71	0.81	0.92
<i>Valhondo 1</i>								
M ^{1,2}	1	—	1.02	—	—	—	—	—
D ₄	3	1.19	1.27	1.33	3	0.85	0.88	0.92
M _{1,2}	1	—	1.15	—	1	—	1.08	—
M ₃	1	—	1.00	—	1	—	0.88	—
<i>Ramblar 1</i>								
D ⁴	13	0.95	1.04	1.12	10	0.92	1.13	1.10
P ⁴	7	1.00	1.03	1.10	6	1.07	1.12	1.18
M ¹	9	1.00	1.06	1.12	9	1.14	1.23	1.33
M ²	15	0.90	0.97	1.06	13	1.09	1.21	1.33
M ³	5	0.70	0.74	0.79	5	0.89	0.94	0.98
D ₄	4	1.13	1.15	1.18	5	0.82	0.84	0.88
P ₄	6	1.04	1.13	1.21	6	0.88	0.94	1.04
M _{1,2}	25	1.01	1.12	1.26	26	0.96	1.04	1.18
M ₃	12	0.85	0.92	1.04	13	0.77	0.85	0.95
<i>Navarrete del Río</i>								
D ⁴	1	—	0.95	—	1	—	1.03	—
P ⁴	2	0.93	0.96	1.00	1	—	1.10	—
M ^{1,2}	6	0.90	0.95	1.00	6	1.05	1.10	1.17
M ³	3	0.77	0.80	0.83	3	0.99	1.03	1.09
D ₄	1	—	1.22	—	1	—	0.78	—
M _{1,2}	5	1.02	1.05	1.12	4	0.95	1.02	1.10
M ₃	1	—	0.95	—	1	—	0.82	—

Descripción de Ligerimys antiquus de Ramblar 1

D⁴ — El antero- y el protolofos nunca se unen labialmente, ambos se inclinan hacia la zona posterolingual. En su borde externo el protolofos se extiende hacia atrás. El mesolofos en 2 casos se encuentra reducido a un tubérculo pequeño de posición labial y en el resto de los ejemplares está ausente. El metalofos es bastante transversal y se une siempre lingualmente al posterolofos; sus contactos labiales no son fáciles de ver, debido al desgaste de los dientes. Siempre existe la cresta longitudinal de posición más bien

lingual e inclinada levemente hacia la zona posterolingual. El seno se inclina desde ligera a fuertemente hacia adelante.

P⁴ — El contorno es bastante cuadrado. Las crestas son más o menos paralelas entre sí, salvo el protofofo que en ocasiones se inclina levemente hacia la parte posterolingual. El antero- y el protofofo labialmente nunca se unen y el meta- y el posterolofo, en dientes que no han sufrido mucho desgaste, tampoco. El mesolofo en 6 ejemplares se encuentra ausente, en 2 se encuentra reducido a un pequeño tubérculo de posición labial y en 1 ejemplar se desarrolla como una pequeña cresta labial. La cresta longitudinal está completa y se orienta posterolingualmente. El seno se inclina marcadamente hacia adelante. El seno labial anterior y el central se dirigen posterolingualmente, el posterior es más o menos transversal.

M^{1,2} — Las crestas son más o menos paralelas entre sí. El anterolofo, en su parte más lingual, se inclina hacia atrás. El protofofo se une al protocono por medio de una fina cresta. En 10 ejemplares el mesolofo se encuentra totalmente ausente, en 8 se encuentra reducido a un tubérculo labial y en 17 ejemplares se desarrolla como una cresta de pequeño tamaño en la zona labial. La cresta longitudinal, siempre presente y completa, se inclina posterolingualmente. El metalofo siempre se une a la zona anterior del hipocono, labialmente esta cresta está claramente separada del posterolofo en 6 ocasiones. El seno se orienta desde leve a fuertemente hacia adelante.

M³ — En ningún caso existe mesolofo. Las crestas son bastante paralelas entre sí. El anterolofo se une o no, indistintamente, en el borde labial al protofofo; lingualmente en 2 casos está aislado y en los otros 4 está unido al posterolofo, formando una cresta semicircular. Existe una cresta longitudinal, salvo en 1 caso, que une al proto- y al metalofo. Los valles labiales son bastante transversales y paralelos entre sí.

D₄ — Las tres crestas anteriores se unen entre sí por sus dos extremos. El mesolofido presenta buen desarrollo. En un solo caso no existe la cresta longitudinal. Hipo- y posterolofido no nunca se unen en el borde lingual. En el hipocónido se unen las dos crestas posteriores siempre. El sénido es transversal o levemente orientado hacia atrás.

P₄ — El anterolofido, siempre presente, en 1 caso tiene pequeño tamaño y se encuentra libre en su extremo más lingual; en el resto de los ejemplares tiene buen desarrollo y se une por sus dos extremos al metalofido. El metalofido es ligeramente cóncavo. El mesolofido presenta buen desarrollo. Las 3 crestas anteriores se unen entre sí tanto labial como lingualmente. El hipolofido es transversal o un poco inclinado anterolabialmente. La cresta longitudinal queda reducida a un punto de posición central o levemente situada en la zona labial. El sénido se dirige hacia atrás.

M_{1,2} — En general las crestas son bastante paralelas entre sí. El anterolofido siempre está presente; es desde pequeño (1 caso) hasta largo, se une por sus dos extremos al metalofido, si bien no suele llegar al protocónido. El mesolofido siempre se encuentra bien desarrollado, pero suele ser más bajo que el resto de las crestas; en su mitad lingual se puede inclinar levemente hacia la zona posterolabial y en su mitad más labial se orienta fuertemente hacia la parte anterolabial. En 3 ocasiones el meso- y el hipolofido no se unen en la mitad de la anchura del diente; en el resto el contacto puede ser puntual o por medio de una pequeña cresta longitudinal que puede tener una posición central o, más frecuente, ligeramente labial. El hipo- y el posterolofido se unen entre sí por sus dos extremos, aunque en la zona lingual pueden estar separados por un surco poco profundo. El sénido es desde transversal a ligeramente inclinado hacia atrás.

M₃ — El anterolofido en 1 caso está ausente y en los demás ejemplares se encuentra muy reducido; tiene una posición lingual; en 1 ocasión se encuentra aislado por su extremo más labial, en el resto se une por sus dos extremos al metalofido. El

mesolófidio, bien desarrollado, sólo en 1 ocasión no se une al hipolófidio en la zona media del diente; en los demás casos esta unión se suele realizar mediante un punto de contacto. El sérido se orienta ligeramente hacia atrás.

Descripción de Ligerimys antiquus de Navarrete del Río

D⁴ — El antero- y el protolofo se encuentran aislados labialmente. El protolofo llega al protocono por medio de un brazo, se une a esta cúspide por su parte posterior. La cresta longitudinal une al protolofo y al hipocono y tiene una orientación posterolingual. No existe mesolofio. El meta- y el posterolofio están separados en el borde labial. El seno es bastante transversal.

P⁴ — El anterolofio llega a la base del paracono. El protolofo se une al protocono posteriormente. La cresta longitudinal se orienta levemente hacia la zona posterolingual. No se observa mesolofio. El meta- y el posterolofio se encuentran unidos labial y lingualmente. El metalofio es bastante transversal y el protolofo se arquea un poco hacia atrás. El seno se dirige hacia adelante.

M^{1,2} — El anterolofio llega siempre al protocono y allí se extiende ligeramente hacia atrás. Cuando el diente está fresco se observa que el anterolofio no llega al paracono pero sí al borde labial. El protolofo se orienta desde ligera a fuertemente hacia la zona posterolingual y se une siempre al protocono por medio de un fino brazo posterior a esta cúspide. El mesolofio se encuentra reducido, teniendo un desarrollo exclusivamente labial, uniéndose o no, de forma indistinta, al protolofo; en estos casos el mesolofio puede ser desde un tubérculo hasta una pequeña cresta. Siempre existe la cresta longitudinal situada en la mitad más lingual del diente, se orienta desde ligera a fuertemente hacia la parte posterolingual. El metalofio es bastante transversal y se une al hipocono anteriormente. El seno se dirige hacia adelante.

M³ — El antero- y el posterolofio se unen en los bordes labial y lingual formando una cresta circular. Existen dos morfologías:

- 1) En Y: el meta- y el protolofo son oblicuos, sobre todo este último, y se unen puntualmente, más o menos, en la mitad de la anchura del diente, formando una Y.
- 2) En paralelo: el proto- y el metalofio son transversales y paralelos entre sí; cada uno se une de forma independiente labial y lingualmente a la cresta circular. Entre sí el proto- y

Lámina 16

Ligerimys antiquus Fahlbusch, 1970
Navarrete del Río.

- Fig. 1. D⁴ izdo., NAV-22.
Fig. 3. M² izdo., NAV-30.
Fig. 4. M_{1,2} dcho., NAV-20.
Fig. 5. M³ dcho., NAV-33.
Fig. 6. M_{1,2} izdo., NAV-16.
Fig. 7. M₃ dcho., NAV-21.

Valhondo 1.

- Fig. 8. M^{1,2} dcho., VH1-6.
Fig. 9. M_{1,2} dcho., VH1-10.
Fig. 10. M₃ dcho., VH1-12.

Ramblar 1.

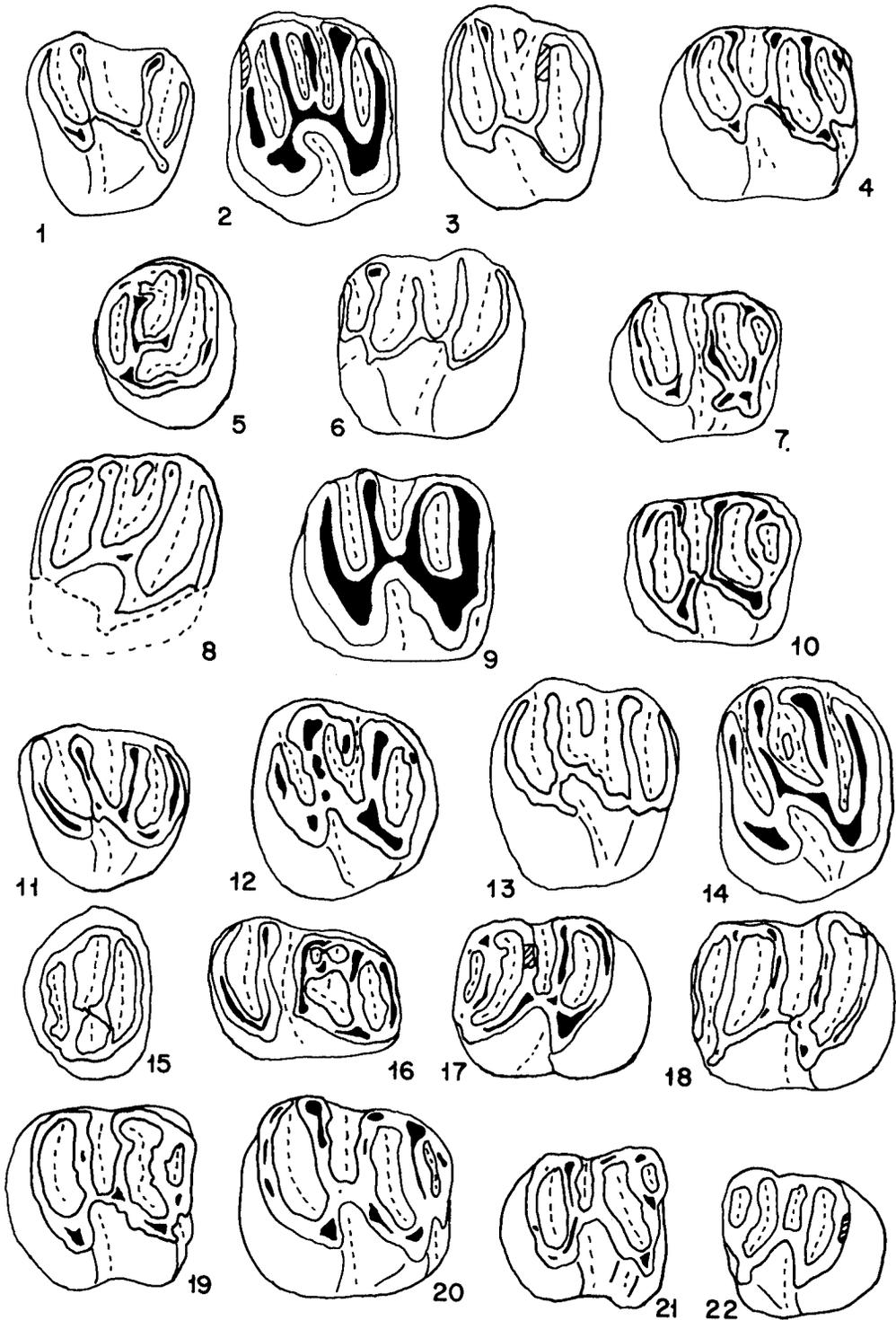
- Fig. 11. D⁴ izdo., RGM 333.310.
Fig. 12. P⁴ izdo., RGM 333.321.
Fig. 13. M¹ izdo., RGM 333.335.
Fig. 14. M² izdo., RGM 333.326.
Fig. 15. M³ dcho., RGM 333.349.
Fig. 16. D₄ dcho., RGM 333.255.
Fig. 17. P₄ izdo., RGM 333.257.
Fig. 18. M_{1,2} izdo., RGM 333.269.
Fig. 19. M_{1,2} dcho., RGM 333.290.
Fig. 20. M_{1,2} dcho., RGM 333.295.
Fig. 21. M₃ dcho., RGM 333.288.
Fig. 22. M₃ izdo., RGM 333.299.

Pseudotheridomys sp.

- Navarrete del Río.
Fig. 2. M² izdo., NAV-25.

Aprox. × 29.

Lám. 16



el metalofo están unidos por medio de una cresta longitudinal, situada en la mitad lingual del diente y que es más o menos paralela a la longitud.

D₄ — El anterolófidio tiene un buen desarrollo, lingualmente está unido al metalófidio y labialmente se encuentra libre. El metalófidio es bastante transversal, lingualmente se une al mesolófidio. El hipo- y el posterolófidio están aislados lingualmente. El hipolófidio llega al hipocónido en su parte más anterior. El sénidio se orienta hacia atrás. Los sénidios linguales, menos el anterior, se dirigen hacia la parte anterolabial, el sénidio lingual anterior es convexo.

M_{1,2} — El anterolófidio tiene bastante buen desarrollo; nunca llega al protocónido ya que se une antes al metalófidio por medio de una cresta pequeña y fina. Una vez que el anterolófidio se ha unido al metalófidio se suele extender un poco hacia el borde labial. El anterolófidio habitualmente es más bajo en el borde lingual, puede llegar a la base del metacónido o estar separado de esta cúspide por medio de un surco. El metalófidio es desde transversal a dirigido anterolabialmente. El mesolófidio es un poco más estrecho y bajo que el resto de las crestas. Es casi transversal; en 2 casos no llega al borde lingual, pero es bastante largo; en los otros 3 casos se une al metalófidio lingualmente. Cuando el diente no ha sufrido demasiado desgaste se observa que la cresta longitudinal se une al meso- y al hipolófidio. La cresta longitudinal es más baja que el resto de las crestas y en 1 caso no existe. El hipolófidio es desde transversal a inclinado anterolabialmente; éste y el posterolófidio siempre se unen en el hipocónido, pero lingualmente están separados; el posterolófidio en la zona interna es más bajo que en la externa. El sénidio se orienta hacia atrás.

M₃ — El anterolófidio, de pequeño tamaño, se desarrolla exclusivamente en la mitad lingual y se une al metalófidio por sus dos extremos. El meta- y el mesolófidio se unen tanto labial como lingualmente. No existe cresta longitudinal. El hipo- y el posterolófidio están separados por medio de un surco en el borde lingual, en el labial están unidos. El sénidio es casi transversal y se une al sénidio lingual central.

Descripción de Ligerimys antiquus de Valhondo 1

M^{1,2} — Hemos encontrado un solo ejemplar que se encuentra roto en su mitad más lingual. Antero- y protolofo están separados labialmente. El mesolofo es una pequeñísima cresta de desarrollo exclusivamente labial. El meta- y el posterolofo externamente están separados por un surco poco profundo. El metalofo tiene una anchura parecida a la del protolofo.

D₄ — Las tres crestas anteriores se encuentran unidas entre sí tanto lingual como labialmente. En 2 casos del mesolófidio sale una cresta longitudinal que se dirige hacia el metalófidio; esta cresta longitudinal tiene una posición bastante lingual. En los 3 casos existe la cresta longitudinal (que une al meso- con el hipolófidio en la mitad más labial del diente). Las dos crestas posteriores (hipo- y posterolófidio) están separadas en la zona interna. El sénidio se orienta levemente hacia atrás.

M_{1,2} — En ninguno de los 2 casos se puede observar el anterolófidio. El mesolófidio presenta un desarrollo normal. El meso- y el hipolófidio se unen por medio de una cresta longitudinal situada, más o menos, en la mitad de la anchura del diente. Hipo- y posterolófidio están lingualmente separados. El sénidio se orienta ligeramente hacia atrás.

M₃ — El anterolófidio tiene un desarrollo mediano, desde el borde lingual hasta la mitad, aproximadamente, de la anchura del diente. El metalófidio se arquea hacia la parte posterolabial. El mesolófidio se une al metalófidio lingualmente. La cresta longitudinal, de pequeño desarrollo, tiene una posición ligeramente labial. Hipo- y posterolófidio forman una elipse posterior.

Descripción de Ligerimys antiquus de Bañón 11A

D⁴ — Sólo existe 1 ejemplar que tiene rota la parte anterolabial. Observamos que las crestas son finas. No existe mesolofa. La cresta longitudinal se inclina levemente hacia la zona posterolingual. El seno se dirige hacia adelante.

P⁴ — El anterolofa en su parte más lingual se constriñe a la altura del protocono (carácter que se observa también en *Ligerimys palomae* de San Roque 1 y 2, pero en Bañón 11A este rasgo se encuentra de una forma menos marcada). Labialmente antero- y protolofa se pueden unir o no; si se unen la unión se efectúa por debajo de la superficie oclusal. El protolofa en 2 ocasiones se encuentra levemente reducido y no llega al protocono. En 18 casos el mesolofa se encuentra claramente ausente y en 4 ejemplares se presenta como un pequeño tubérculo labial que en 1 caso se encuentra unido al protolofa. La cresta longitudinal se presenta en todos los casos completa y es más o menos paralela a la longitud del diente o se dirige hacia la parte posterolingual. Los senos labiales son más o menos transversales y paralelos entre sí, el central es el más largo. El seno lingual es casi transversal o ligeramente dirigido hacia la parte anterior. El meta- y el posterolofa se unen lingualmente siempre, menos en 1 caso en el que el metalofa se encuentra un poco reducido y no llega al hipocono; labialmente también se unen en todos los casos menos 2, aunque con frecuencia la unión se produce un poco por debajo de la superficie oclusal.

M^{1,2} — En los M¹ el anterolofa se inflexiona en su parte más lingual y se dirige hacia la parte posterior del diente, pero esta inflexión está menos marcada que en el caso de *L. palomae*. En 7 casos el antero- y el protolofa se unen labialmente, en el resto se encuentran separados; el protolofa se une, menos en 1 caso, posteriormente al protocono por medio de un estrecho brazo. Las crestas son más o menos transversales y paralelas entre sí. En 24 ejemplares el mesolofa está ausente, en 15 es un diminuto tubérculo labial y en 1 caso se desarrolla como una pequeña cresta de posición labial. El meta- y el posterolofa se pueden unir labialmente aunque en 11 ocasiones se encuentran separados en este borde. El metalofa se une al hipocono por medio de un brazo anterior a dicha cúspide. La cresta longitudinal es desde paralela a la longitud hasta levemente inclinada hacia la zona posterolingual (este último rasgo está más marcado en los M¹). Los senos labiales son bastante transversales y paralelos entre sí, especialmente en los M²; en los M¹ el seno labial anterior y el central se orientan ligeramente hacia la zona posterolingual. El seno lingual se suele dirigir hacia adelante, aunque en 1 caso es casi transversal.

M³ — Morfotipo en Y: antero- y posterolofa forman una cresta circular. El protolofa es largo y oblicuo, se une labial y lingualmente a la cresta circular. El metalofa tiene menor desarrollo, se une labialmente a la cresta circular y en su extremo más lingual se une al protolofa, más o menos, en la mitad de la anchura del diente, dando lugar a la típica forma en Y.

Morfotipo paralelo: caracterizado por el paralelismo entre el proto- y el metalofa; en 1 caso estas dos crestas se unen por medio de una cresta longitudinal en la mitad de la anchura del diente y en el otro caso esta cresta longitudinal no existe.

P₄ — El anterolofido suele presentar un buen desarrollo uniéndose por sus dos extremos al metalofido. Este es bastante transversal. El mesolofido en 5 casos se encuentra reducido y sólo se desarrolla en el borde lingual como una pequeña cresta unida al metalofido; en 1 caso se encuentra partido, desarrollándose en dos trozos, y en 17 casos presenta un desarrollo normal; en estos casos es oblicuo y se dirige posterolabialmente, y se une al hipolofido más o menos en el centro de la mitad más lingual del hipolofido. Esta última cresta es oblicua y se dirige anterolabialmente. El hipo- y el posterolofido suelen estar aislados lingualmente, aunque en algunas ocasiones pueden unirse; ambos llegan al hipocónido. El sínido se dirige hacia atrás.

$M_{1,2}$ — El contorno es más o menos cuadrangular. El anterolóbido en 9 ejemplares está ausente; en 18 casos tiene un desarrollo pequeño y se une por sus dos extremos al metalóbido; en 14 ocasiones es mediano (uniéndose en 9 casos por sus dos extremos al metalóbido, y en 5 casos se encuentra aislado labialmente); en 6 ejemplares es largo pero no llega nunca al protocónido, se une antes al metalóbido. El mesolóbido suele ser más bajo que el resto de las crestas y se une al metalóbido lingualmente bastante por debajo de la superficie oclusal, es oblicuo y se dirige fuertemente hacia la parte posterolabial. El mesolóbido suele tener un buen desarrollo aunque en 4 ejemplares no llega al punto de unión con el hipolóbido en la mitad de la anchura, pero incluso en estos casos su desarrollo es muy bueno. La unión entre el hipolóbido y el mesolóbido se puede realizar por medio de una cresta longitudinal o por medio de un contacto puntual; la unión se sitúa en la mitad de la anchura del diente, aunque en 3 casos se realiza en la mitad labial. El hipo- y el posterolóbido suelen estar aislados lingualmente, aunque en 17 casos se unen en este borde. El sérido puede ser transversal o se dirige hacia atrás.

M_3 — El anterolóbido en 19 ejemplares se encuentra claramente ausente. En 4 casos es una pequeñísima cresta de posición lingual y unida por sus dos extremos al metalóbido. El metalóbido es transversal. El mesolóbido está ausente en 10 ejemplares, en 12 se encuentra bastante reducido, y en 2 casos tiene un desarrollo normal; se une al metalóbido lingualmente y al hipolóbido en la mitad más lingual de esta cresta, salvo en 2 casos en los que se une aproximadamente en la mitad de la anchura del diente. El hipolóbido no se suele unir al posterolóbido lingualmente; en algunos casos se unen pero esta unión se efectúa por debajo de la superficie oclusal. El sérido se dirige levemente hacia atrás.

Descripción de Ligerimys antiquus de Moratilla 1

P^4 — En los dientes frescos el área que ocupan las crestas es bastante menor que la base de la corona del diente. En 9 ejemplares (de 21 observados) el anterolobo, en su parte más lingual, se constriñe dejando marcado el protocono. El metalobo en 3 casos no llega al protocono estando ligeramente reducido. En 4 ejemplares observamos un mesolobo (mesostilo) de escaso desarrollo y posición labial, que en 1 ocasión se une al anterolobo. También en 4 casos observamos un pequeño muro labial que une al proto- y al metalobo entre sí. La cresta longitudinal se encuentra completa en todos los casos. El seno se dirige marcadamente hacia adelante.

Lámina 17

Ligerimys spp.

Moratilla 1.

- Fig. 1. M^1 izdo., RGM 304.904.
- Fig. 2. M^1 izdo., RGM 304.886.
- Fig. 3. M^2 izdo., RGM 304.948.
- Fig. 4. M^2 izdo., RGM 333.021.
- Fig. 5. M^3 izdo., RGM 333.710.
- Fig. 6. M^3 dcho., RGM 333.696.
- Fig. 7. M^3 dcho., RGM 333.688.
- Fig. 8. D_4 dcho., RGM 333.764.

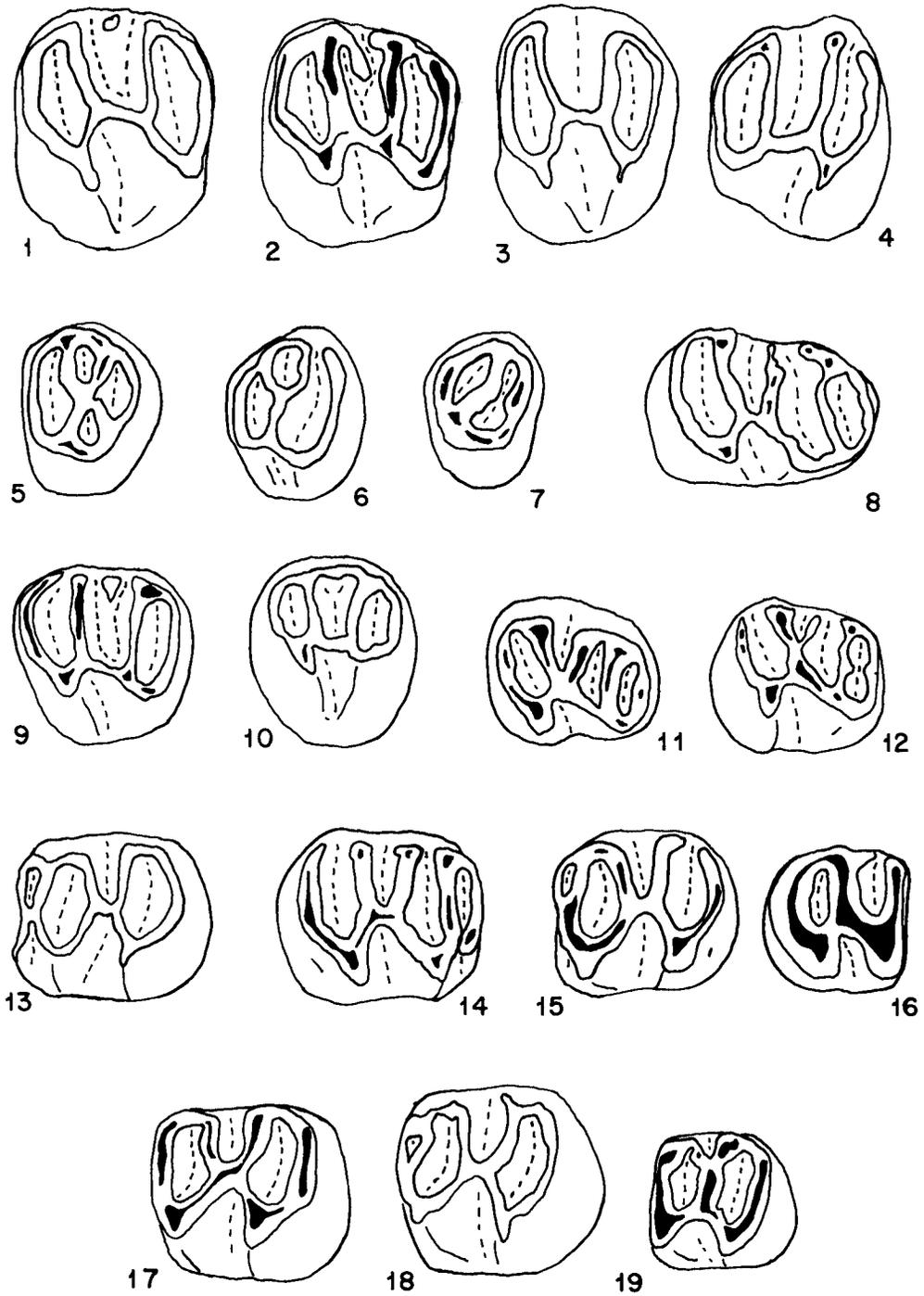
Ligerimys antiquus Fahlbusch, 1970

Moratilla 1.

- Fig. 9. D^4 izdo., RGM 333.587.
- Fig. 10. P^4 izdo., RGM 333.672.
- Fig. 11. P_4 dcho., RGM 333.834.
- Fig. 12. P_4 dcho., RGM 333.827.
- Fig. 13. $M_{1,2}$ izdo., RGM 304.667.
- Fig. 14. $M_{1,2}$ dcho., RGM 304.780.
- Fig. 15. $M_{1,2}$ izdo., RGM 304.774.
- Fig. 16. M_3 dcho., RGM 333.908.
- Fig. 17. $M_{1,2}$ izdo., RGM 304.622.
- Fig. 18. $M_{1,2}$ izdo., RGM 304.637.
- Fig. 19. M_3 izdo., RGM 333.844.

Aprox. $\times 29$.

Lám. 17



P_4 — La parte anterior del diente se encuentra reducida. El anterolófidio presenta buen desarrollo y se une por sus dos extremos al metalófidio. El mesolófidio es más bajo y estrecho que el resto de las crestas; siempre está presente, si bien en 7 ejemplares su desarrollo es un poco menor ya que se une al hipolófidio en la mitad más lingual del diente; en los otros ejemplares la unión entre estas crestas se produce aproximadamente en la mitad de la anchura. Hipo- y posterolófidio suelen encontrarse unidos en el borde interno, aunque esta unión suele producirse por debajo de la superficie oclusal. El sénidio labial es bastante transversal.

$M_{1,2}$ — Contorno más o menos rectangular. La parte posterior no se encuentra reducida. El anterolófidio puede ser largo o mediano pero generalmente es pequeño, sus contactos con el metalófidio son variables (Fig. 67). El mesolófidio siempre está presente, aunque en los dientes frescos se observa, en ocasiones, que es más bajo que la superficie oclusal. El hipo- y el posterolófidio se unen en el borde interno en la mayoría de los ejemplares (Fig. 70).

M_3 — Sólo en 1 caso se observa un diminuto anterolófidio, en el resto de los ejemplares esta cresta está ausente. El mesolófidio, siempre presente, suele encontrarse reducido (Fig. 73), se une al hipolófidio en la mitad más lingual del diente, sólo en 4 ejemplares se unen ambas crestas en la zona central del diente. Hipo- y posterolófidio lingualmente suelen estar unidos (menos en 2 casos).

Discusión

Ligerimys antiquus fue creado por Fahlbusch (1970) para una parte de los Eomyidae del yacimiento kárstico alemán de Wintershof-West. Este autor reconoció la misma especie en otra localidad del Mioceno inferior de Alemania: Schnaitheim. Esta especie fue caracterizada (Fahlbusch, op. cit.) por la existencia de dos morfotipos: el morfotipo A, morfotipo primitivo (típico del género *Pseudotheridomys*) que presenta cinco crestas bien desarrolladas en los molares superiores e inferiores, y el morfotipo B, morfotipo más evolucionado (típico del género *Ligerimys*) que contiene a molares superiores con 4 crestas y molares inferiores con el anterolófidio menos desarrollado. El porcentaje de presencia de estos dos morfotipos era variable, pero el morfotipo B era el que predominaba claramente (el 89 % en Wintershof-West y el 99.8 % en Schnaitheim). En el yacimiento del Mioceno inferior de Bissingen Fahlbusch (1970) reconoció la misma

Lámina 18

Ligerimys antiquus Fahlbusch, 1970
Bañón 11.

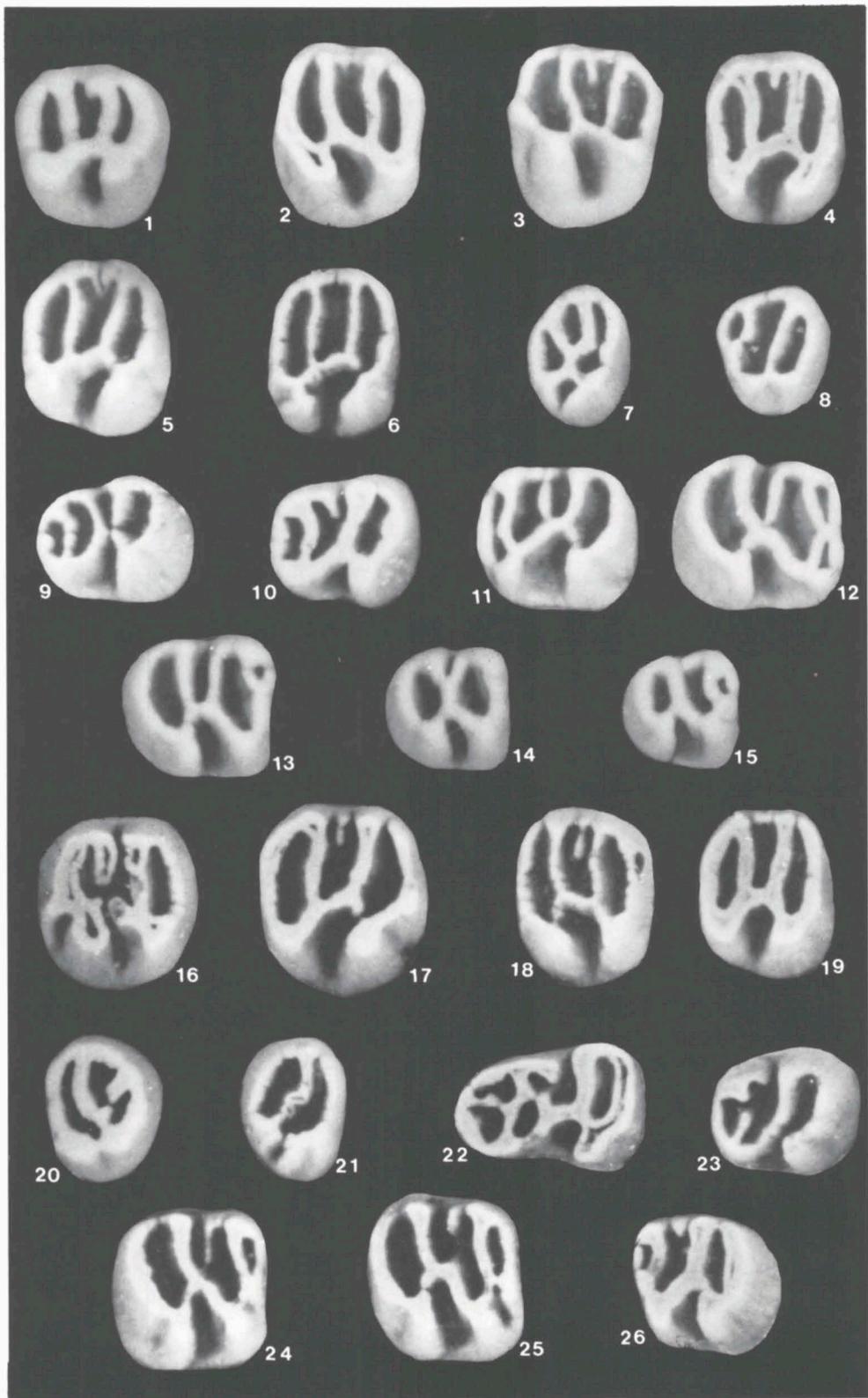
- Fig. 1. P^4 dcho., RGM 304.212.
- Fig. 2. M^1 izdo., RGM 304.223.
- Fig. 3. M^1 izdo., RGM 304.225.
- Fig. 4. M^2 dcho., RGM 304.256.
- Fig. 5. M^2 dcho., RGM 304.271.
- Fig. 6. M^2 dcho., RGM 304.250.
- Fig. 7. M^3 dcho., RGM 304.283.
- Fig. 8. M^3 dcho., RGM 304.285.
- Fig. 9. P_4 izdo., RGM 304.294.
- Fig. 10. P_4 izdo., RGM 304.290.
- Fig. 11. $M_{1,2}$ izdo., RGM 304.314.
- Fig. 12. $M_{1,2}$ dcho., RGM 304.364.
- Fig. 13. $M_{1,2}$ dcho., RGM 304.368.
- Fig. 14. M_3 dcho., RGM 304.396.
- Fig. 15. M_3 dcho., RGM 304.397.

Ligerimys palomae sp. nov.
Olmo Redondo 2.

- Fig. 16. P^4 izdo., RGM 304.165.
- Fig. 17. M^1 dcho., RGM 304.183.
- Fig. 18. M^2 izdo., RGM 304.174.
- Fig. 19. M^2 dcho., RGM 304.178.
- Fig. 20. M^3 izdo., RGM 304.189.
- Fig. 21. M^3 dcho., RGM 304.187.
- Fig. 22. D_4 izdo., RGM 304.119.
- Fig. 23. P_4 izdo., RGM 304.127.
- Fig. 24. $M_{1,2}$ dcho., RGM 304.138.
- Fig. 25. $M_{1,2}$ dcho., RGM 304.104.
- Fig. 26. M_3 izdo., RGM 304.147.

Aprox. $\times 25$.

Lám. 18



mezcla de morfotipos, aunque en proporciones diferentes (44 % de morfotipo A y 56 % de morfotipo B); a esta población la denominó 'Pseudotheridomys-Ligerimys Übergangspopulation' (población de transición *Pseudotheridomys-Ligerimys*) considerándola como la población descendiente de *P. parvulus* y ancestral de *L. antiquus*, tomando el porcentaje de presencia del morfotipo primitivo (A) como criterio para deducir la edad relativa entre estas localidades.

La presencia de dos morfotipos puros tan diferentes, especialmente en los molares superiores, sin existir apenas morfotipos intermedios nos llevó a proponer la posibilidad de que *L. antiquus* Fahlbusch, 1970 esté formado por dos especies distintas (Alvarez Sierra, Daams & van der Meulen, 1987). En nuestra opinión en Bissingen, Wintershof-West y Schnaitheim coexisten dos especies, una perteneciente al género *Pseudotheridomys* y otra a *Ligerimys*, que presentan tallas idénticas (ver diagramas de dispersión de las medidas en Fahlbusch, 1970, fig. 37-39) y cuyas diferencias morfológicas son tan claras, salvo para algunos $M_{1,2}$, que incluso son diagnósticas a nivel genérico. El propio Fahlbusch (1970, p. 111) señala que el morfotipo A de *L. antiquus* es idéntico a *Pseudotheridomys parvulus* (Schlosser, 1884). Proponemos la utilización de *L. antiquus* exclusivamente para designar al denominado morfotipo B de Fahlbusch (1970), ya que el holotipo elegido por este autor para la especie (Fahlbusch, op. cit., lám. 1, fig. 7) pertenece a este morfotipo B.

La interpretación extrema de la propuesta de Fahlbusch (1970), fue llevada a cabo por Fejfar (1974) en su estudio de los Eomyidae y Cricetidae del Mioceno de Checoslovaquia; la presencia de algunas piezas de *Pseudotheridomys parvulus* en localidades checas de edad próxima a los yacimientos alemanes de Wintershof-West (Tuchorice) y de Erkertshofen (Dolnice 1, 2 y 3), le llevaron a denominar a este *Pseudotheridomys* como *Ligerimys antiquus* morfotipo A.

L. antiquus ha sido citado también en algunas localidades del Mioceno inferior de Francia: Beaulieu, Serre de Vergès (Aguilar, 1981). En este último yacimiento también se encuentra asociado a *Pseudotheridomys*. Aguilar (1981) propone que la población de Eomyidae del yacimiento de Estrepouy, publicado por Hugueney & Mein (1968) como *Ligerimys* aff. *lophidens* (Dehm, 1950) se trata en realidad de *L. antiquus*; dada la sucinta descripción y figuración del material de Estrepouy sólo podemos afirmar que en esta localidad nos volvemos a encontrar material perteneciente a *Pseudotheridomys* junto a *Ligerimys* (Hugueney & Mein, 1968, fig. 7 y 8).

En cinco de las localidades españolas estudiadas hemos podido reconocer *L. antiquus*: Navarrete del Río, ya publicada por Adrover en 1972 y 1978, en donde encontramos también asociado un M^2 de *Pseudotheridomys*; Ramblar 1, Valhondo 1, Bañón 11A y Moratilla 1. En esta última localidad *L. antiquus* se encuentra asociado a otro *Ligerimys*: *L. freudenthali* Los D⁴ y M^{1,2,3} de estas dos especies no se han podido distinguir por rasgos morfológicos, por lo que se describen juntos más adelante.

Navarrete, Ramblar 1 y Valhondo 1 presentan una talla muy semejante a la de las poblaciones alemanas; sin embargo, Bañón 11A y Moratilla 1 tienen un tamaño un poco menor (Fig. 55 y 56). Desde el punto de vista morfológico cabe destacar la presencia, en todos los $M_{1,2}$, de anterolófido en Navarrete del Río y Ramblar 1, mientras que en Bañón 11A y en Moratilla 1 existe un porcentaje considerable (18 y 20 % respectivamente) de $M_{1,2}$ sin anterolófido. El mismo hecho, pero de forma más acusada, se observa en los M_3 ; mientras en Ramblar 1 casi todos los M_3 tienen anterolófido, en Bañón 11A y en Moratilla 1 en la mayor parte de los M_3 el anterolófido está ausente (Fig. 72). En la orientación del mesolófido e hipolófido también encontramos algunas diferencias: en Ramblar 1, Navarrete del Río y Valhondo 1 (Lám. 16) ambas crestas son paralelas entre sí y se orientan levemente hacia la parte anterolabial, en Bañón 11A y en Moratilla 1 el

mesolófido es transversal o se orienta hacia la parte posterolabial (Lám. 17, fig. 13-15, 17 y 18 y Lám. 18, fig. 11 y 12).

Hemos de destacar la presencia de 4 ejemplares (de un total de 53 $M_{1,2}$) en Bañón 11A, en los que el mesolófido no llega a unirse al hipolófido en la mitad del diente, y se encuentra separado de esta cresta por medio de un surco.

En los molares superiores existe también alguna diferencia: la presencia de mesolofa como una pequeña cresta es más frecuente en Navarrete del Río y Ramblar 1 que en Bañón 11A.

Estas diferencias morfológicas, normales al comparar varias localidades, también se observan entre el material de las poblaciones alemanas.

Hasta el momento no se había observado la presencia inequívoca del género *Pseudotheridomys* junto a *Ligerimys*, y la admitida relación filogenética entre ambos taxones prácticamente hacía imposible por definición que pudieran encontrarse juntos. El hallazgo en las localidades españolas de Bañón 11A y de Moratilla de *Pseudotheridomys fejfari* Alvarez Sierra & Daams, 1987, junto a *Ligerimys* de talla menor prueba la existencia de una línea de *Pseudotheridomys* que se desarrolla de manera independiente. Por otro lado, en material recientemente extraído de otra localidad del Mioceno español, Agreda (perteneciente a la zona B de Daams & Freudenthal, 1981) se ha encontrado un *Pseudotheridomys* (observación personal) de talla similar a *P. parvulus* junto a una especie de *Ligerimys* de gran talla (similar a *L. magnus* de Bañón 2 y 5); este material no se incluye en el presente trabajo ya que el muestreo de esta localidad se encuentra aún en fase preliminar.

En base a los datos de las poblaciones de *Pseudotheridomys* y de *Ligerimys* en los yacimientos españoles, creemos conveniente modificar y ampliar la propuesta de modalidad evolutiva de estos géneros. Esta nueva propuesta se explica y detalla en el apartado correspondiente a las conclusiones generales sobre *Pseudotheridomys* y *Ligerimys*.

Ligerimys freudenthali sp. nov.

Lám. 19: fig. 1-14.

Holotipo — $M_{1,2}$ dcho., RGM 304.754, Lám. 19, fig. 10.

Localidad tipo — Moratilla 1 (provincia de Teruel); colección RGM Leiden, Holanda.

Derivatio nominis — Dedicado al Dr. M. Freudenthal (Leiden).

Edad — Zona A de Daams & Freudenthal (1981).

Repartición — Moratilla 1.

Distribución estratigráfica — Ramblense superior, Mioceno inferior de España.

Diagnosis

Ligerimys de talla media, caracterizado por:

- a) la escasa reducción de la parte anterior de los P_4 ;
- b) la existencia de una constricción del posterolófido a la altura del hipocónido en los P_4 y $M_{1,2}$, rasgo especialmente frecuente en los P_4 ;
- c) la ausencia generalizada del mesolófido en los P_4 y M_3 , y la ausencia o elevado grado de reducción de esta cresta en los $M_{1,2}$;
- d) la falta de conexión lingual entre hipo- y posterolófido en los P_4 y $M_{1,2,3}$.

Diagnosis diferencial

Ligerimys freudenthali sp. nov. se distingue de todas las especies atribuidas a *Ligerimys*, salvo de *L. palomae* sp. nov. y *L. magnus* sp. nov., por la reducción o completa ausencia

de mesolófido en los P_4 y $M_{1,2,3}$, y por la existencia de la constricción del posterolófido a la altura del hipocónido en los P_4 y $M_{1,2}$.

L. freudenthali comparte con *L. magnus* de Bañón 5 y 2 y *L. palomae* de Olmo Redondo 2, San Roque 1 y 2 la ausencia o reducción del mesolófido en los P_4 y $M_{1,2,3}$; si bien este rasgo es mucho menos frecuente en *L. palomae* que en las otras dos especies. De ambos taxones se distingue por los siguientes caracteres:

- los P_4 de *L. freudenthali* suelen estar poco reducidos en la parte anterior y tienen un contorno cuadrangular; en los P_4 de *L. magnus* y *L. palomae* la parte anterior suele estar reducida con respecto a la posterior, y su contorno es rectangular.
- la constricción del posterolófido a la altura del hipocónido en P_4 y $M_{1,2}$, propia de *L. freudenthali* que en ocasiones separa el posterolófido del hipocónido en los P_4 , rasgo no observado en las otras dos especies;
- la amplia separación existente en el borde lingual entre el hipo- y el posterolófido en los dientes inferiores de *L. freudenthali*;
- en *L. freudenthali* el hipolófido, en los $M_{1,2}$, se une a la cresta longitudinal en una posición más labial que en *L. palomae* y *L. magnus*;
- las conexiones longitudinales entre el antero- y el metalófido en los P_4 , o entre el hipo- y el posterolófido en los M_3 , observadas en ocasiones en *L. freudenthali*, no se han observado en las otras dos especies.

De *L. magnus* de Bañón 5 y Bañón 2 se distingue, además, por presentar una talla mucho menor (Fig. 55 y 56). Todas las diferencias reseñadas entre *L. freudenthali* y *L. magnus*, son aplicables con respecto a *L. aff. magnus* de Ramblar 3B y Ramblar 4A. Además señalamos la menor proporción de mesolófidios ausentes o reducidos de *L. aff. magnus* de Ramblar 3B y Ramblar 4A frente al gran porcentaje de presencia de este carácter en *L. freudenthali* de Moratilla 1.

Material y medidas

Elemento	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
P^4	40	1.05	1.11	1.21	41	1.07	1.14	1.25
P_4	43	1.04	1.13	1.25	45	0.89	0.99	1.08
$M_{1,2}$	93	1.00	1.15	1.33	119	0.96	1.11	1.23
M_3	46	0.77	0.93	1.04	49	0.85	0.94	1.02

Diagramas Longitud/Anchura ver Fig. 40-43.

Lámina 19

Ligerimys freudenthali sp. nov.

Moratilla 1.

Fig. 1. D^4 dcho., RGM 333.610.

Fig. 2. P^4 dcho., RGM 333.618.

Fig. 3. P_4 izdo., RGM 333.786.

Fig. 4. P_4 dcho., RGM 333.814.

Fig. 5. P_4 izdo., RGM 333.770.

Fig. 6. P_4 izdo., RGM 333.795.

Fig. 7. $M_{1,2}$ dcho., RGM 304.817.

Fig. 8. $M_{1,2}$ dcho., RGM 304.812.

Fig. 9. $M_{1,2}$ izdo., RGM 304.636.

Fig. 10. $M_{1,2}$ dcho., RGM 304.754.

Fig. 11. M_3 izdo., RGM 333.860.

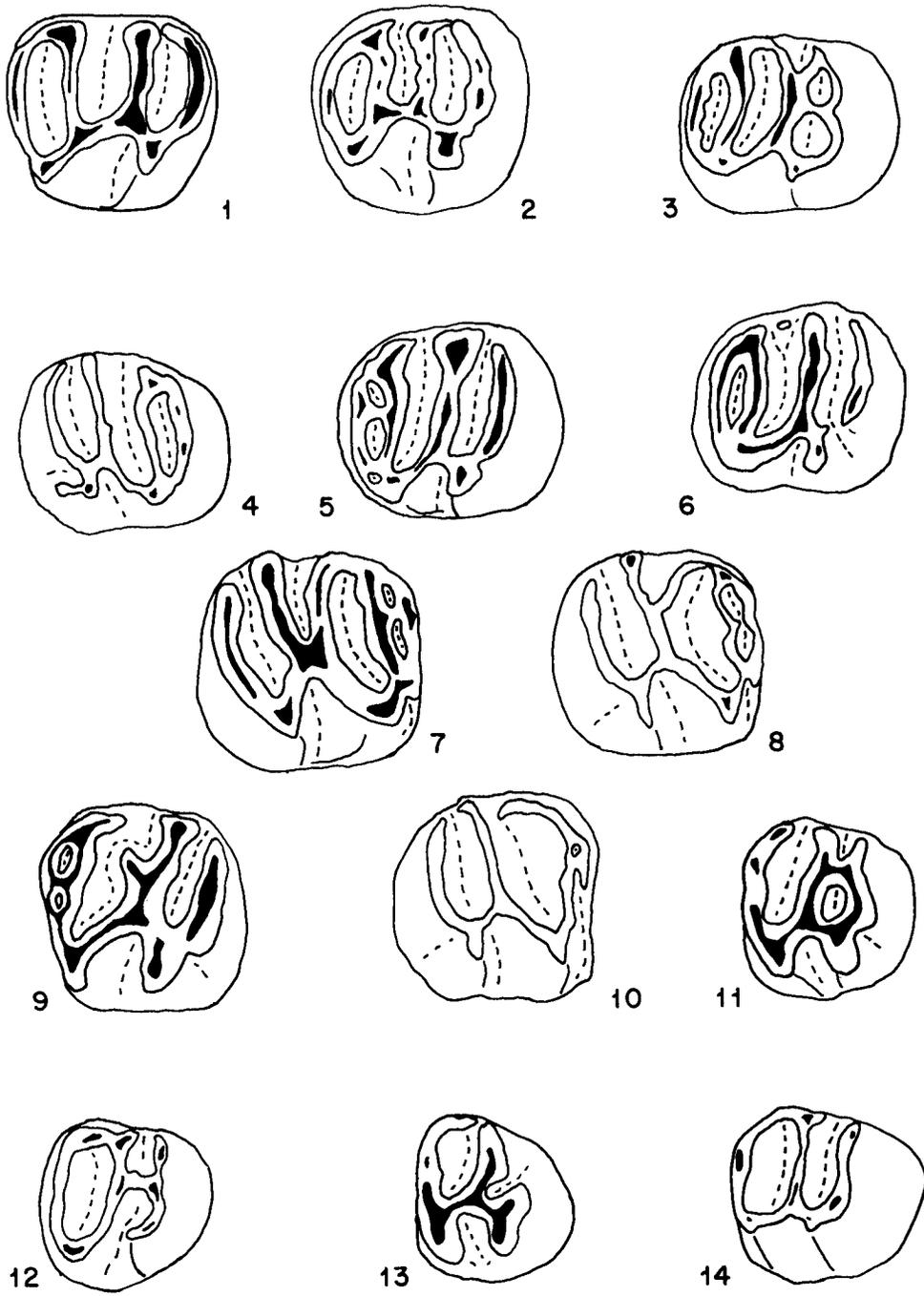
Fig. 12. M_3 izdo., RGM 333.857.

Fig. 13. M_3 izdo., RGM 333.876.

Fig. 14. M_3 izdo., RGM 333.847.

Aprox. $\times 29$.

Lám. 19



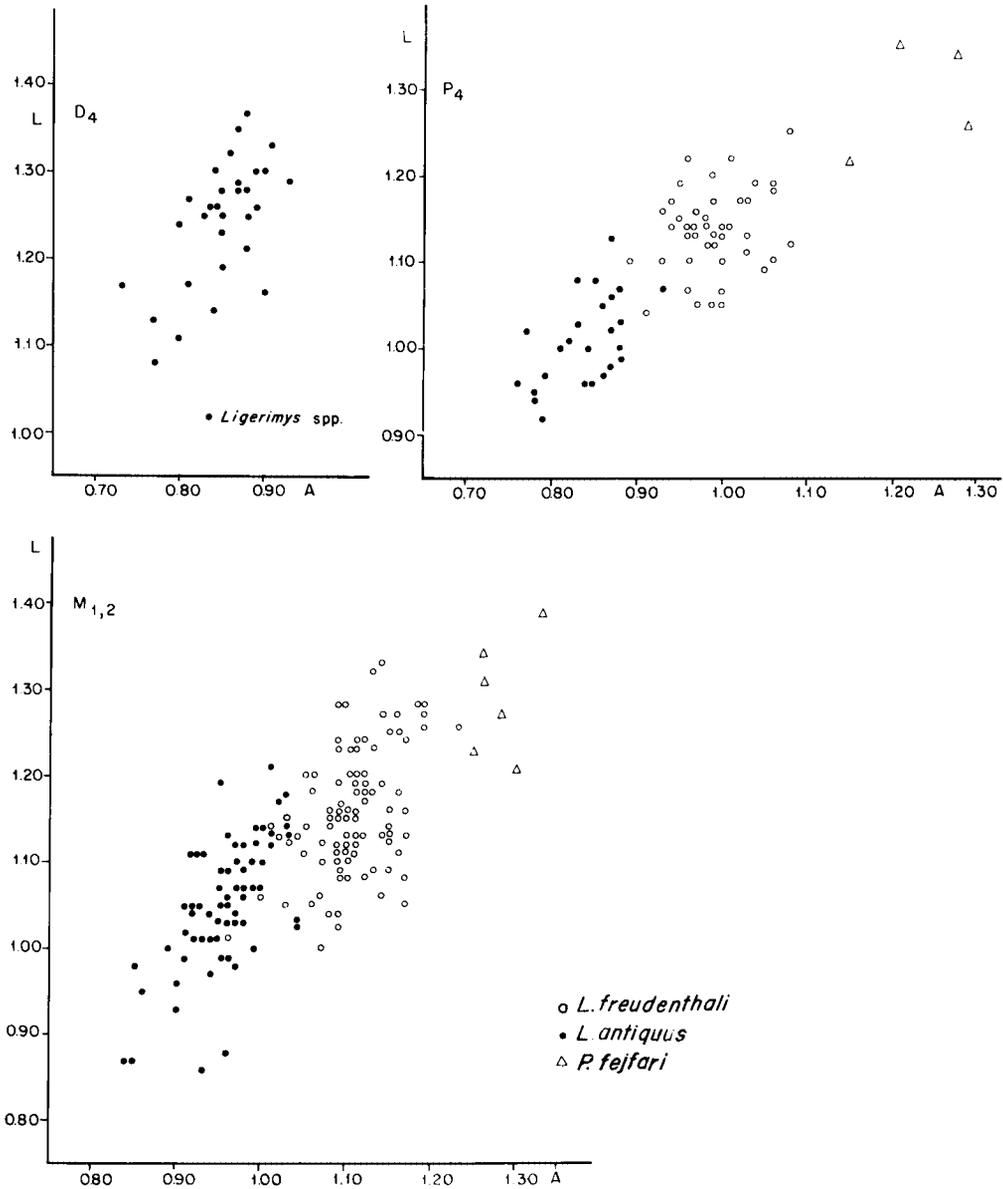


Fig. 40. Diagramas Longitud/Anchura para D₄, P₄ y M_{1,2} de *Ligerimys freudenthali* sp. nov., *L. antiquus*, y *Pseudotheridomys fejfari* de Moratilla 1.

Descripción de *Ligerimys freudenthali*

P⁴ — Contorno redondeado. Las cuatro crestas forman dos elipses, casi perfectas. El antero- y el protolofos se unen en el borde externo en 10 casos, en 20 están separados. El proto- y el metalofos son transversales. El mesolofos está presente como una pequeña y fina cresta labial en un sólo ejemplar. La cresta longitudinal se encuentra interrumpida en su zona central en 8 casos; su posición es variable, pero habitualmente se sitúa en la

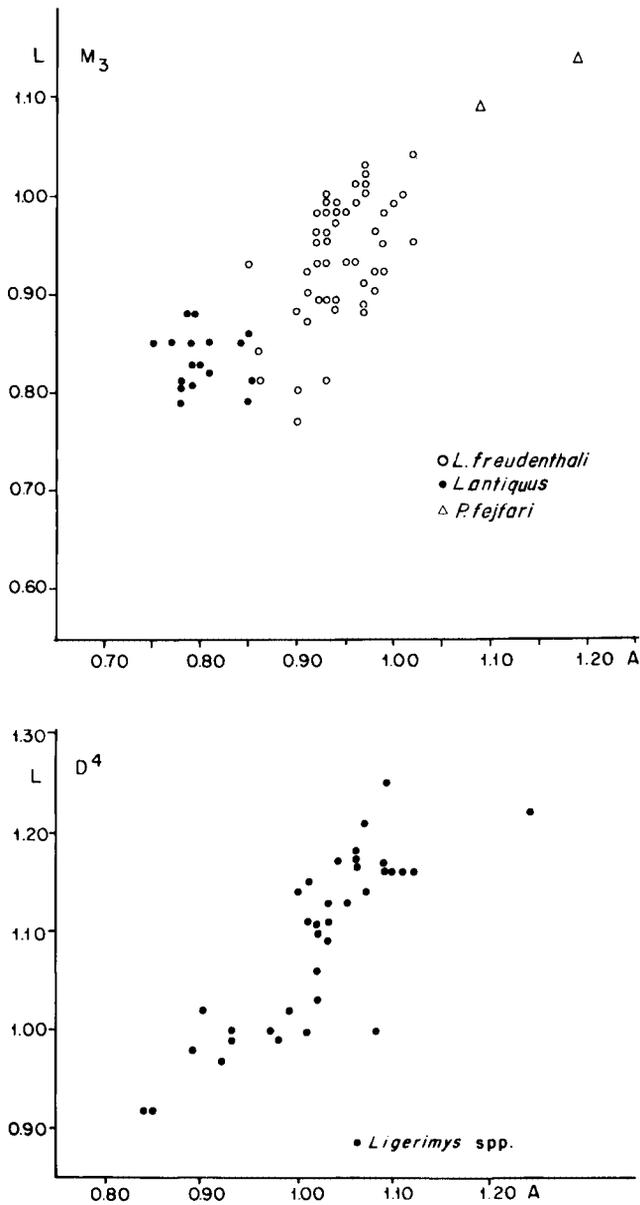


Fig. 41. Diagramas Longitud/Anchura para M₃ y D⁴ de *Ligerimys freudenthali* sp. nov., *L. antiquus* y *Pseudotheridomys fejfari* de Moratilla 1.

mitad de la anchura del diente, y en ocasiones su posición se desplaza hacia la mitad labial. El seno lingual es transversal o se inclina ligeramente hacia adelante.

P₄ — Contorno rectangular. La parte anterior del diente puede estar un poco reducida con respecto a la posterior, en algunos casos, incluso no se observa este hecho, teniendo una anchura similar la parte anterior y la posterior. El anterolóbulo en todos los casos es largo, ocupando la parte anterior del diente, suele estar unido por sus dos

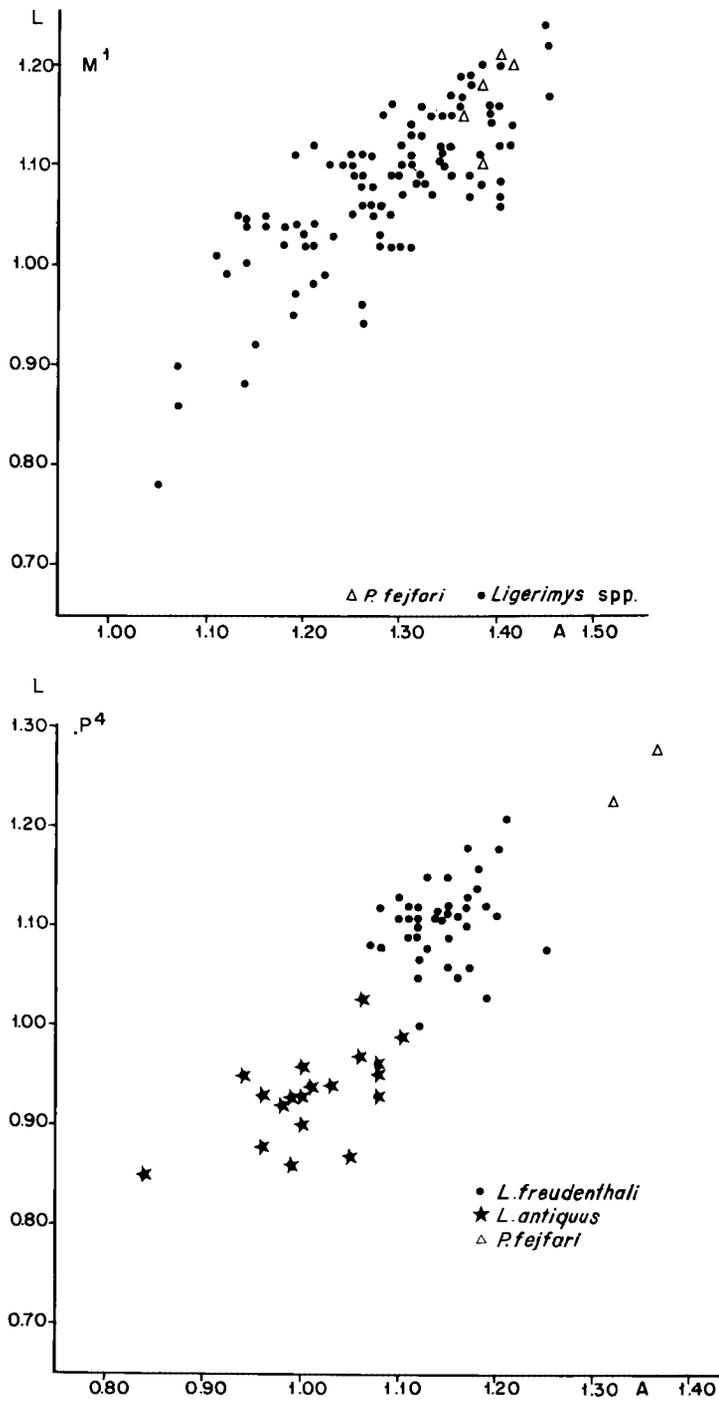


Fig. 42. Diagramas Longitud/Anchura para P⁴ y M¹ de *Ligerimys freudenthali* sp. nov., *L. antiquus*, y *Pseudotheridomys fejfari* de Moratilla 1.

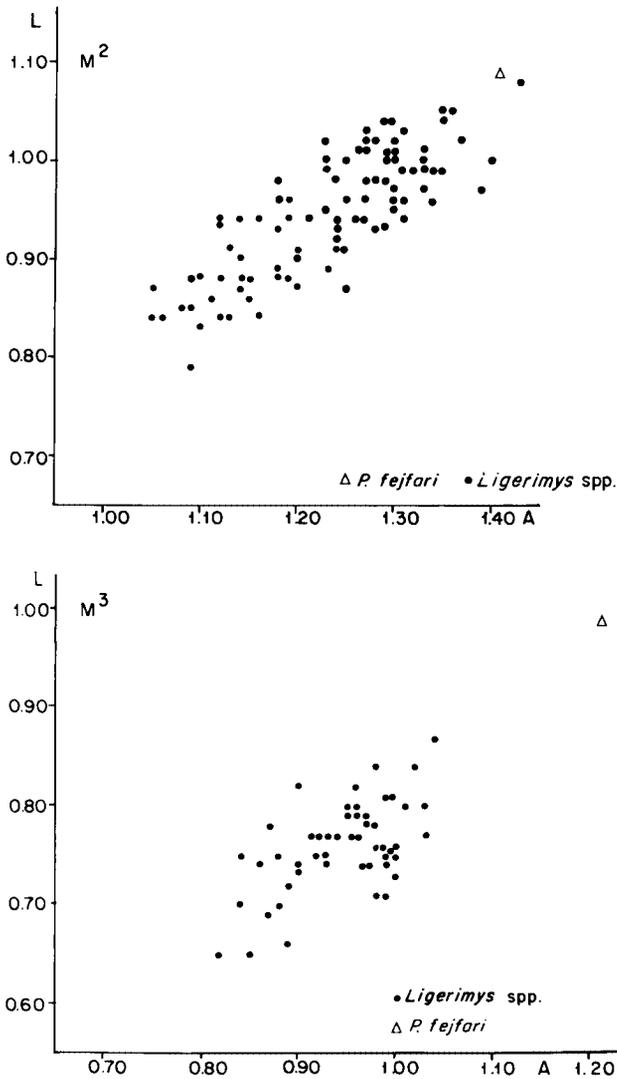


Fig. 43. Diagramas Longitud/Anchura para M² y M³ de *Pseudotheridomys fejfari* y *Ligerimys* spp. de Moratilla 1.

extremos al metalófidio. En 2 ocasiones existe una pequeña cresta longitudinal que conecta a las dos crestas anteriores. El mesolófidio está normalmente ausente; en 5 casos (Fig. 65) existe un pequeño mesolófidio unido por su extremo interno al metalófidio y por su otro extremo al hipolófidio; esta última unión siempre se realiza en la mitad lingual del diente. El hipolófidio tiene un trazado rectilíneo. El posterolófidio se construye a la altura del hipocónido, incluso puede llegar a separarse de esta cúspide por medio de un profundo surco. El sénido labial se dirige hacia atrás.

M_{1,2} — Contorno cuadrangular; en ocasiones la parte posterior del diente se encuentra redondeada y levemente reducida con respecto a la anterior. El anterolófidio puede tener un desarrollo y tipo de contactos muy variables (Fig. 67); si bien, en gran parte de las ocasiones suele tener un tamaño largo o mediano, pudiendo ser también

corto e incluso estar ausente (10 ejemplares). El metalófidio es transversal. El mesolófidio suele (90 % de los casos) estar ausente o se encuentra muy reducido (Fig. 68); sólo en 12 ejemplares observamos un mesolófidio con desarrollo completo. En general, el hipolófidio y el posterolófidio están separados lingualmente por un amplio surco. En algunos ejemplares observamos la existencia de una constricción del posterolófidio a la altura del hipocónido, como la mostrada en algunos P_4 ; pero en los $M_{1,2}$ este rasgo es menos pronunciado y en ningún caso se produce el aislamiento del posterolófidio del hipocónido, como ocurre en algunos de los P_4 . El sérido se dirige hacia atrás.

M_3 — El anterolófidio está generalmente ausente, sólo 2 ejemplares presentan un pequeño anterolófidio. El mesolófidio en todos los casos está también ausente. El meta- y el hipolófidio pueden estar unidos en el borde interno. El hipo- y el posterolófidio suelen estar aislados lingualmente, existiendo entre ambas crestas un surco bastante marcado. En 12 ejemplares existe una cresta longitudinal, de posición central o en la mitad lingual (Lám. 19, fig. 12), que une al hipo- y al posterolófidio. Los séridos linguales son transversales.

Discusión

Ligerimys freudenthali sp. nov. ha sido encontrado, sólo, en una de las localidades estudiadas: Moratilla 1. Las características morfológicas que presentan los elementos de la dentición inferior, señaladas en la diagnosis y descripción previas, la hacen inconfundible.

L. freudenthali se encuentra, en Moratilla 1, asociado a otras dos especies de Eomyidae; una, más grande, pertenece al género *Pseudotheridomys*: *P. feffari* Alvarez Sierra & Daams, 1987, y otra más pequeña que *Ligerimys freudenthali*, perteneciente al género *Ligerimys*: *L. antiquus* Fahlbusch, 1970. Los molares superiores y los D_4 de esta última especie y *L. freudenthali* no se han podido distinguir basándonos en criterios morfológicos. Si observamos los diagramas de Longitud/Anchura (Fig. 40-43) podemos ver que, en la mayor parte de los elementos, los puntos representados se distribuyen formando dos nubes que tienen un área de solapamiento; en el caso de los P_4 , $M_{1,2,3}$ no existe problema para distinguir entre los elementos de una y otra especie que caen dentro de la zona de solapamiento, ya que tenemos criterios morfológicos para separar ambas especies. Citaremos los más importantes: mesolófidio ausente o reducido en *L. freudenthali* frente al mesolófidio de buen desarrollo de *L. antiquus*; la típica constricción del posterolófidio en *L. freudenthali*; la forma cuadrangular de los P_4 de *L. freudenthali* frente a la rectangular de los P_4 de *L. antiquus*; la conexión en los $M_{1,2}$ del hipolófidio con la cresta longitudinal se produce en una posición más labial en *L. freudenthali* que en *L. antiquus*. Después de separar, en base a los caracteres morfológicos, ambas especies, hemos aplicado el test de homogeneidad conocido como t de Student para valorar las diferencias de tallas observadas. En la Tabla 4 se dan los valores obtenidos en este comparación de las longitudes de los $M_{1,2}$; el valor de la t de Student es de 8.72, que nos indica una diferencia de tallas altamente significativa (por encima del 99 %) y que podemos interpretar como una fuerte heterogeneidad en la muestra.

Tabla 4. Datos utilizados para el cálculo del test de la t de Student en el material de *Ligerimys* de Moratilla 1.

<i>L. freudenthali</i>			<i>L. antiquus</i>			Valor t
Media	Frecuencia	Varianza	Media	Frecuencia	Varianza	
1.15	93	0.0054	1.04	67	0.0060	8.72

En el caso de los molares superiores y D_4 el problema se agudiza, ya que no hemos podido encontrar ningún rasgo morfológico que separe a estos dos taxones, los ejemplares que muestran medidas extremas no ofrecen dificultad, pero las piezas cuyas medidas caen en la zona de solapamiento son imposibles de incluir en una u otra especie. Por eso hemos optado por describir conjuntamente, más adelante, los elementos de la dentición superior, salvo los P^4 , y los D_4 de *L. freudenthali* y de *L. antiquus* de Moratilla 1.

La característica más llamativa de *L. freudenthali* es la ausencia generalizada, salvo en algún $M_{1,2}$, de mesolófido, rasgo presente también en la población de *L. magnus* sp. nov. de Bañón 5. La encontramos también en el género *Estramomys* Janossy, 1969 del Plioceno y Pleistoceno de Polonia (Fahlbusch, 1978) y del Pleistoceno de Osztramos, Hungría (Janossy, 1969, 1970). Ambos taxones presentan convergencia en dicho carácter, ya que el resto de los rasgos morfológicos y, especialmente, los molares superiores son muy diferentes.

Ligerimys spp.

Lám. 17: fig. 1-8.

Yacimiento — Moratilla 1.

Material y medidas

Elemento	Longitud			Anchura				
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
D^4	36	0.92	1.09	1.25	41	0.84	1.02	1.24
M^1	105	0.86	1.08	1.24	106	1.07	1.28	1.45
M^2	100	0.78	0.92	1.08	103	1.05	1.21	1.43
M^3	52	0.65	0.76	0.87	53	0.82	0.94	1.14
D_4	30	1.08	1.24	1.37	31	0.73	0.85	0.93

Descripción de Ligerimys spp.

D^4 — El proto- y el metalofo son paralelos entre sí. En 3 ejemplares existe un pequeño tubérculo labial (mesostilo) situado entre estas dos crestas. La cresta longitudinal en 1 caso se encuentra interrumpida, en el resto de las piezas está completa y se inclina hacia la parte posterolingual. El seno lingual se orienta hacia adelante.

$M^{1,2}$ — En 16 ejemplares el mesolofo se conserva como una cresta de escaso desarrollo y de posición labial, en 22 ocasiones se ve reducido a un diminuto tubérculo labial y en el resto de los ejemplares (173) se encuentra ausente. La cresta longitudinal siempre se encuentra completa, en algunos casos la parte central de esta cresta se sitúa en la mitad de la anchura del diente y tiene una orientación muy longitudinal. El seno lingual es desde casi transversal hasta fuertemente dirigido hacia adelante.

M^3 — Distinguimos, fundamentalmente, dos morfotipos:

1) en Y; 2) en paralelo. Ver la tabla de distribución de morfotipos Fig. 63.

D_4 — El anterolófido se une lingual y labialmente al metalófido. De este último, en 4 ejemplares, sale una pequeña cresta que se dirige hacia el mesolófido. Este suele unirse con el hipolófido en la mitad labial del diente y se orienta posterolabialmente. La cresta longitudinal siempre está presente y completa.

Discusión

En Moratilla 1 hemos encontrado coexistiendo dos especies de *Ligerimys* que han podido ser distinguidas, fácilmente, en los elementos de la dentición inferior: P₄, M_{1,2,3} y en los P⁴, basándonos en características morfológicas y métricas ya explicadas en la discusión anterior. En los D⁴, M^{1,2,3} y D₄ de *Ligerimys* de Moratilla 1 no hemos podido distinguir rasgos morfológicos que nos discriminen dos especies. En cuanto a la talla, si observamos los diagramas longitud/anchura (Fig. 40-43) vemos que en algunos elementos (D⁴ y M¹) sí podemos distinguir dos nubes de puntos que se solapan, pero en los otros elementos (M² y D₄) sólo observamos una nube de puntos cuya área es muy amplia. Podemos suponer que en estos elementos existen también representantes de las dos especies distinguidas en los elementos de la dentición inferior; pero al no existir criterios morfológicos de discriminación y al existir un solapamiento de tallas, sólo podemos deducir que los ejemplares de tallas extremas pueden pertenecer bien a *L. freudenthali* (talla mayor) o a *L. antiquus* (talla menor); pero los ejemplares cuyas medidas caigan en la zona intermedia no se pueden asimilar a una u otra especie. Por este motivo nos hemos visto obligados a realizar la descripción de estos elementos conjuntamente y bajo la denominación de *Ligerimys* spp.

Ligerimys fahlbuschi sp. nov.

Lám. 20: fig. 1-11; 21: fig. 1-17; 22: fig. 1-18.

Holotipo — Mandíbula izda. con M_{1,2,3}, RA7-449, Lám. 21, fig. 13.

Localidad tipo — Ramblar 7 (provincia de Teruel); colección Mus. Nac. C. Nat. de Madrid.

Derivatio nominis — Dedicado al Prof. Dr. V. Fahlbusch (Munich).

Edad — Zona Z de Daams & van der Meulen (1984).

Repartición — Ramblar 7, Ramblar 5, La Dehesa, Valhondo 3A y Bañón 5.

Distribución estratigráfica — Ramblense, Mioceno inferior de España.

Diagnosis

Ligerimys de talla mediana. Caracterizado por la presencia de un mesolofido estable en los M_{1,2}. En los P₄ y M_{1,2} el anterolofido suele estar presente, en los M_{1,2} se desarrolla en la mitad lingual.

En general, en los molares superiores el protocono se encuentra un poco retrasado con respecto a la posición del paracono, especialmente en los M¹.

Diagnosis diferencial

Las especies de *Ligerimys* más parecidas por su talla o por sus características morfológicas, son: *L. florancei* Stehlin & Schaub, 1951; *L. antiquus* Fahlbusch, 1970; *L. magnus* sp. nov. de Bañón 5 y 2 y *L. aff. magnus* de Ramblar 3B y Ramblar 4.

De todas ellas se diferencia por el mejor desarrollo, en general, del mesolofido en los M₃.

En los M^{1,2} de *L. fahlbuschi* hay mayor frecuencia de mesolofos reducidos a crestas pequeñas o tubérculos; en *L. florancei*, *L. magnus* y *L. aff. magnus* el número de ejemplares que no presentan mesolofos está en mayor proporción.

De *L. florancei* y *L. antiquus* se diferencia por: el mejor desarrollo y una frecuencia mayor de la presencia del anterolofido en los M₃.

De *L. florancei* se diferencia, además, por: la típica forma romboidal de las crestas de los M_{1,2} en *L. florancei*, y por el mejor desarrollo del anterolofido en los M_{1,2} de *L. fahlbuschi* sp. nov.

De *L. antiquus* se separa también por: la mayor talla de *L. fahlbuschi*, por la posición generalmente más retrasada del protocono con respecto al paracono y por la orientación de los sépidos en los P₄; en *L. fahlbuschi* el mesosénido y el sépido labial forman entre sí un ángulo, en *L. antiquus* se encuentran enfrentados, pudiendo trazar una línea recta transversal con ambos.

De *L. magnus* y *L. aff. magnus* se separa por: su menor talla y su menor hipsodoncia; por la mayor estabilidad del mesolófidio en P₄ y M_{1,2,3}; y por la frecuencia de unión del protocono al protocono, por medio de una pequeña cresta, frecuencia mucho mayor en *L. fahlbuschi* que en *L. magnus* y en *L. aff. magnus* (Fig. 61).

Yacimientos — Ramblar 7 y 5, La Dehesa, Valhondo 3A y Bañón 5.

Material y medidas

Elemento	Longitud				Anchura				
	n	min.	med.	max.		n	min.	med.	max.
Bañón 5									
D ⁴	1	—	1.11	—	1	—	1.22	—	
P ⁴	12	1.21	1.28	1.38	7	1.29	1.34	1.50	
M ¹	11	1.05	1.18	1.35	9	1.30	1.39	1.44	
M ²	11	0.96	1.04	1.13	10	1.18	1.31	1.41	
M ³	10	0.79	0.86	0.90	7	0.98	1.09	1.17	
P ₄	6	1.24	1.29	1.36	12	1.05	1.12	1.17	
M _{1,2}	29	1.12	1.25	1.36	42	1.06	1.16	1.27	
M ₃	20	0.94	1.04	1.20	22	0.87	1.00	1.13	
Valhondo 3A									
D ⁴	1	—	1.21	—	2	1.17	1.18	1.20	
P ⁴	3	1.21	1.25	1.28	2	1.30	1.38	1.47	
M ¹	4	1.18	1.26	1.34	4	1.38	1.52	1.64	
M ²	2	1.02	1.02	1.02	1	—	1.31	—	
M ³	7	0.87	0.88	0.93	5	0.99	1.10	1.20	
D ₄	0	—	—	—	1	—	0.91	—	
P ₄	2	1.30	1.30	1.30	2	1.07	1.12	1.15	
M _{1,2}	4	1.13	1.21	1.35	6	1.15	1.19	1.27	
M ₃	1	—	1.06	—	1	—	1.07	—	
La Dehesa									
D ⁴	3	1.24	1.28	1.33	2	1.17	1.19	1.21	
P ⁴	2	1.25	1.30	1.35	2	1.28	1.35	1.43	
M ¹	8	1.13	1.25	1.35	8	1.30	1.42	1.54	
M ²	12	0.94	1.04	1.14	11	1.16	1.31	1.50	
M ³	11	0.84	0.89	0.96	7	1.01	1.11	1.24	
D ₄	1	—	1.21	—	3	0.86	0.87	0.90	
P ₄	1	—	1.29	—	4	0.99	1.10	1.19	
M _{1,2}	7	1.16	1.26	1.34	8	1.10	1.15	1.22	
M ₃	7	0.99	1.04	1.15	8	0.93	1.03	1.10	
Ramblar 5									
D ⁴	1	—	1.24	—	1	—	1.23	—	
P ⁴	1	—	1.22	—	1	—	1.39	—	
M ^{1,2}	1	—	1.06	—	1	—	1.37	—	
M _{1,2}	0	—	—	—	1	—	1.15	—	

Elemento	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
Ramblar 7								
D ⁴	13	1.12	1.25	1.38	15	1.11	1.18	1.26
P ⁴	13	1.12	1.21	1.36	12	1.22	1.33	1.45
M ¹	31	1.05	1.19	1.32	23	1.27	1.40	1.56
M ²	12	0.95	1.03	1.10	17	1.24	1.35	1.48
M ³	39	0.75	0.83	0.94	34	0.90	1.07	1.20
D ₄	23	1.28	1.38	1.48	35	0.81	0.92	1.13
P ₄	9	1.09	1.22	1.37	15	0.93	1.07	1.29
M _{1,2}	53	1.03	1.24	1.41	71	0.95	1.14	1.34
M ₃	26	0.90	1.03	1.19	30	0.92	0.99	1.11

Descripción de Ligerimys fahlbuschi de Ramblar 7

D⁴ — El antero- y el protolofo no se unen labialmente, y lingualmente esta unión se produce en 17 casos, estando aislados en el otro. El proto- y el metalofo suelen ser paralelos entre sí y transversales, aunque el protofofo puede inclinarse levemente hacia la parte posterolingual. En 16 ejemplares el mesofofo está totalmente ausente, en 1 caso existe un tubérculo labial entre el proto- y el metalofo y en otra ocasión existe una cresta de escaso desarrollo situada en esta misma zona. El seno se dirige hacia adelante.

P⁴ — El contorno es más o menos cuadrado y los bordes están redondeados. El anterolofo, suele tener menor desarrollo que el resto de las crestas principales y en concreto en 3 ejemplares se encuentra bastante reducido. Antero- y protofofo están siempre aislados labialmente; lingualmente siempre se unen en el protocono. En un solo caso se observa un pequeño tubérculo labial unido al protofofo, en el resto de los ejemplares (18) el mesofofo se encuentra completamente ausente. Siempre existe la cresta longitudinal que se orienta posterolingualmente. El meta- y el posterolofo se unen labialmente en 9 casos, en el resto se encuentran aislados en el metacono, en todos los casos se unen lingualmente. El seno se orienta hacia adelante. Los senos labiales son prácticamente transversales o se orientan levemente hacia la parte posterolingual.

M^{1,2} — El antero- y el protofofo se unen en el borde externo en 4 casos, en el resto se encuentran separados. El protofofo tiene una posición levemente inclinada posterolingualmente, esta orientación es más marcada en los M¹. El mesofofo está ausente en 53 ejemplares, en 11 se encuentra reducido a un tubérculo de posición labial y en otros 11 ejemplares se desarrolla como una pequeña cresta, también de posición labial. En 14 casos observamos que el protofofo no llega al protocono. En algunas ocasiones se

Lámina 20

Ligerimys fahlbuschi sp. nov.

Valhondo 3A.

Fig. 1. P⁴ izdo., VH3A-11.

Fig. 2. M¹ izdo., VH3A-16.

Fig. 3. M² izdo., VH3A-14.

Fig. 4. M³ izdo., VH3A-23.

Fig. 5. P₄ izdo., VH3A-31.

Fig. 6. M_{1,2} izdo., VH3A-41.

Fig. 7. M_{1,2} dcho., VH3A-45.

Fig. 8. M₃ izdo., VH3A-40.

Ramblar 5A.

Fig. 9. D⁴ izdo., RA5A-31.

Fig. 10. M² dcho., RA5A-34.

Fig. 11. M₃ izdo., RA5A-36.

Ligerimys sp.

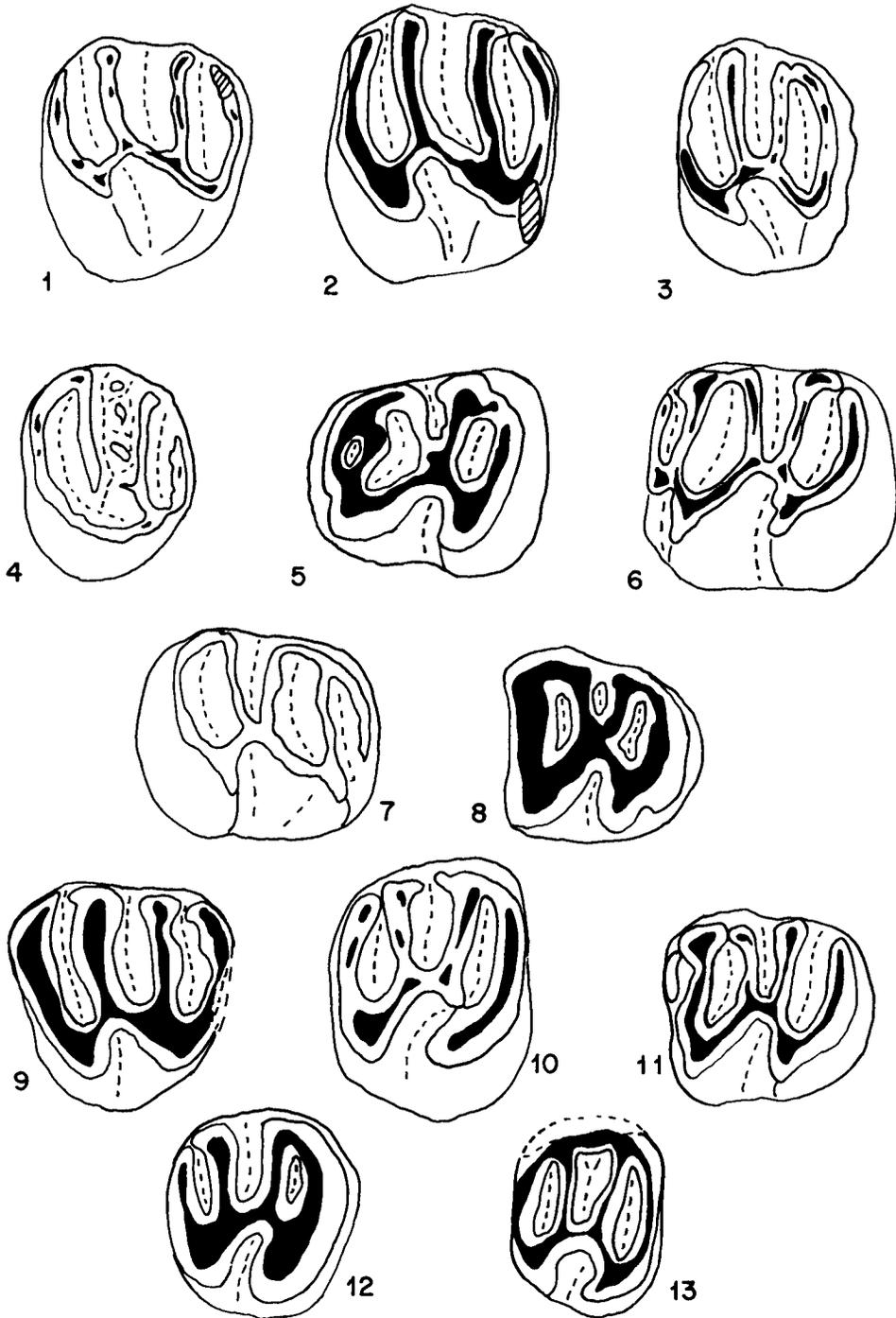
Olmo Redondo 1.

Fig. 12. P⁴ dcho., RGM 304.193.

Fig. 13. M² dcho., RGM 304.192.

Aprox. × 29.

Lám. 20



observa una cresta labial longitudinal que une al proto- y al metalofo en el borde externo; esta cresta está presente en 5 ejemplares solamente. La cresta longitudinal central existe en todos los casos, salvo en 1; esta se inclina desde ligera hasta fuertemente hacia el borde posterolingual. El meta- y el posterolofo suelen unirse labialmente aunque en 11 ocasiones se encuentran aislados en esta zona, lingualmente se unen siempre. El seno es desde casi transversal a fuertemente inclinado hacia adelante.

M³ — Existen, fundamentalmente, dos morfologías:

- 1) en Y, caracterizada por la presencia de un protofofo oblicuo que se inclina posterolingualmente; el metalofo es más transversal y tiene menor desarrollo. Estas dos crestas se suelen unir en la zona media del diente, dando lugar a la forma en Y;
- 2) en paralelo, caracterizada por el paralelismo de las crestas, especialmente del proto- y del metalofo; estos dos se unen por medio de una cresta longitudinal en la mitad de la anchura del diente, aunque en 3 casos esta cresta longitudinal se encuentra ausente y el proto- y metalofo no se unen en la zona media.

D₄ — El anterolofido se une lingualmente (menos en 3 casos) y labialmente (menos en 6 casos) al metalofido. El mesolofido suele presentar un buen desarrollo, pero en 4 ejemplares se encuentra reducido a un tubérculo más o menos grande de situación lingual; en esta zona está separado del metalofido en 8 ocasiones y en el resto (31 ejemplares) se encuentra unido. El hipo- y el posterolofido están siempre aislados lingualmente y labialmente están siempre unidos. La cresta longitudinal falta en 3 ejemplares.

P₄ — El anterolofido se encuentra ausente en 1 caso, en otro dividido y desarrollándose en dos mitades: una labial y otra lingual, y por último en 6 ejemplares se encuentra completo; mostrando un buen desarrollo, uniéndose labial y lingualmente al metalofido. El metalofido es transversal o incluso ligeramente cóncavo. El mesolofido en 2 casos está ausente, en otros 2 se encuentra reducido a un tubérculo lingual unido al metalofido, en 2 más se encuentra interrumpido en su mitad y en 12 ejemplares presenta un desarrollo completo; en este último caso es oblicuo y se dirige hacia la parte posterolabial. La cresta

Lámina 21

Ligerimys fahlbuschi sp. nov.

Ramblar 7.

Fig. 1. D⁴ izdo., RA7-549.

Fig. 2. P⁴ izdo., RA7-567.

Fig. 3. M¹ dcho., RA7-618.

Fig. 4. M¹ dcho., RA7-624.

Fig. 5. M¹ izdo., RA7-592.

Fig. 6. M² dcho., RA7-653.

Fig. 7. M² izdo., RA7-587.

Fig. 8. M³ dcho., RA7-689.

Fig. 9. M³ dcho., RA7-691.

Fig. 10. M³ izdo., RA7-678.

Fig. 11. D₄ izdo., RA7-387.

Fig. 12. P₄ izdo., RA7-407.

Fig. 13. Hemimandíbula izda., con M₁, M₂ y M₃, RA7-449.

Fig. 14. M_{1,2} izdo., RA7-485.

Fig. 15. M₃ izdo., RA7-519.

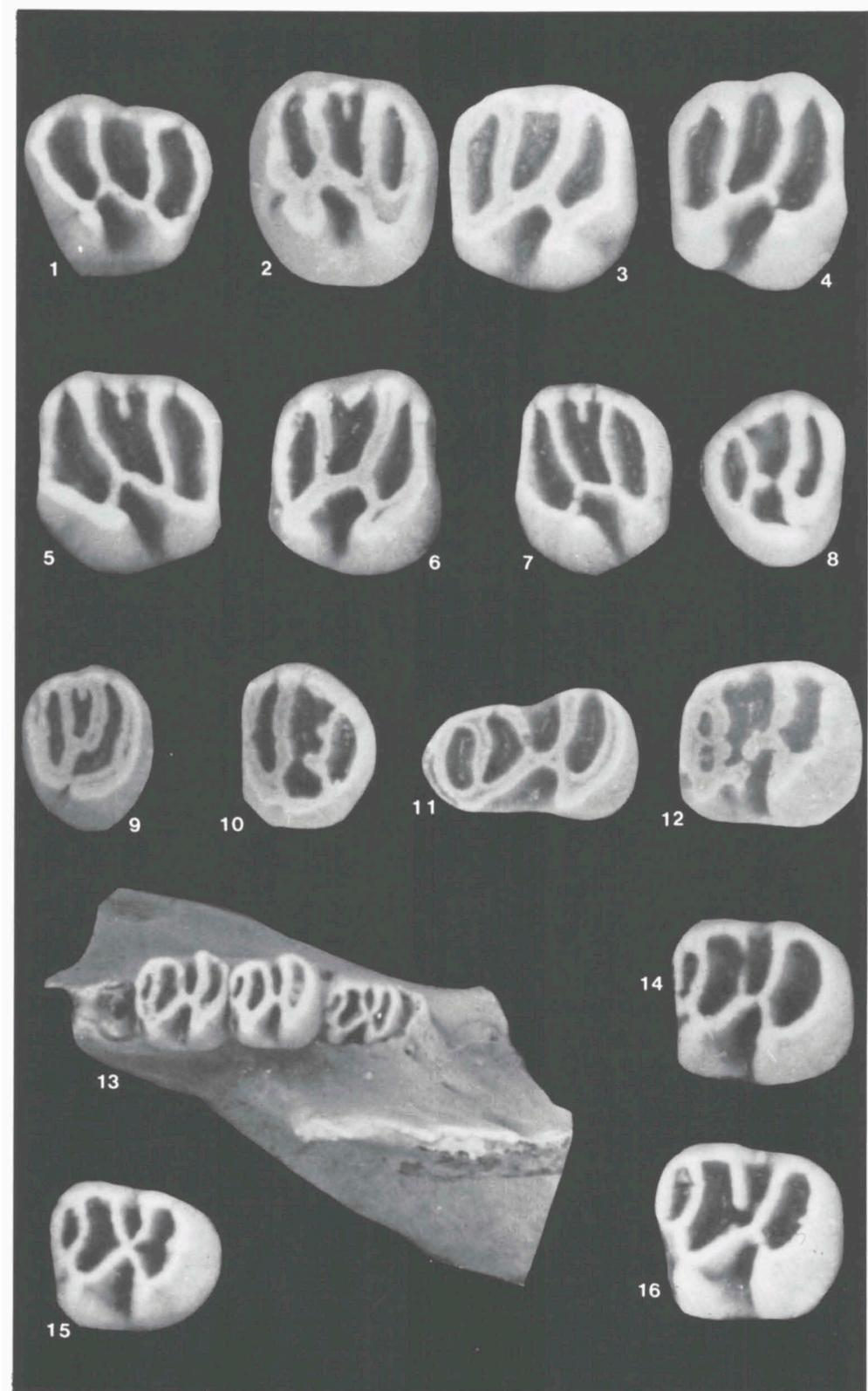
Fig. 16. M_{1,2} izdo., RA7-472.

Fig. 1-12 aprox. × 25.

Fig. 13 aprox. × 12.

Fig. 14-16 aprox. × 25.

Lám. 21



longitudinal se encuentra interrumpida en un solo caso. El hipolófidio es oblicuo y se dirige hacia la parte anterolabial. El posterolófidio se une siempre labialmente al hipolófidio y en 2 casos se encuentran unidos lingualmente, en el resto están separados. El sénidio se dirige hacia atrás. Cuando no existe mesolófidio o éste está reducido el sénidio lingual más largo es el central (situado entre el meta- y el hipolófidio).

$M_{1,2}$ — El anterolófidio se encuentra ausente en 2 ejemplares, en las demás ocasiones puede tener un desarrollo escaso, mediano o largo. En 44 casos se une por sus dos extremos al metalófidio, en 3 está aislado lingualmente y en 1 lo está labialmente. El mesolófidio se desarrolla de forma completa en 83 casos, si bien suele ser más estrecho y bajo que el resto de las crestas; en 5 ocasiones se encuentra un poco reducido, no llegando a la cresta longitudinal, pero todavía continúa teniendo un buen desarrollo y en 3 se encuentra reducido y se desarrolla como una pequeña cresta lingual unida al metalófidio. La cresta longitudinal está ausente en la parte central en 5 ocasiones, en las demás es una pequeña cresta de posición mediana en la anchura del diente o ligeramente labial. El hipo- y el posterolófidio suelen estar aislados lingualmente aunque en 9 ocasiones se encuentran unidos en esta zona; labialmente siempre se unen en el hipocónido. El sénidio es desde casi transversal a marcadamente dirigido hacia atrás.

M_3 — El anterolófidio se encuentra ausente en 11 ejemplares, en el resto de las ocasiones es una pequeña cresta de posición lingual; en 19 ejemplares se une por sus dos extremos al metalófidio, y en 1 caso se encuentra aislado labialmente. El metalófidio tiene una posición transversal. El mesolófidio falta en 6 ejemplares, en el resto se desarrolla como una pequeña cresta que se une, bastante cerca del borde lingual, al hipolófidio; en algunos casos puede presentar un desarrollo mediano. El sénidio se orienta desde ligera a fuertemente hacia atrás.

Descripción de Ligerimys fahlbuschi de Ramblar 5

D^4 — La cresta longitudinal se inclina posterolingualmente y su posición es bastante lingual. Meta- y posterolofos se unen por sus dos extremos.

P^4 — La parte posterior se encuentra reducida con respecto a la anterior. El anterolofos es más bajo labial que lingualmente y se encuentra aislado en el borde labial. El protolofos se encuentra interrumpido por la mitad; desde éste sale labialmente una cresta longitudinal que le une al metalofos, éste último y el posterolofos forman una elipse posterior. La cresta longitudinal se inclina levemente hacia la zona posterolingual. El seno se orienta débilmente hacia adelante.

$M^{1,2}$ — El anterolofos se arquea en su parte más lingual, dirigiéndose hacia la zona posterior del diente, labialmente se une al protolofos. El protolofos se orienta posterolin-

Lámina 22

Ligerimys fahlbuschi sp. nov.

La Dehesa.

Fig. 1. D^4 izdo., RGM 337.565.

Fig. 2. P^4 izdo., RGM 333.232.

Fig. 3. M^2 izdo., RGM 333.237.

Fig. 4. M^2 izdo., RGM 333.235.

Fig. 5. M^3 dcho., RGM 337.573.

Fig. 6. M^3 izdo., RGM 337.572.

Fig. 7. $M_{1,2}$ dcho., RGM 337.576.

Fig. 8. $M_{1,2}$ izdo., RGM 337.478.

Fig. 9. M_3 dcho., RGM 337.481.

Bañón 5.

Fig. 10. M^1 izdo., RGM 253.588.

Fig. 11. M^2 dcho., RGM 268.567.

Fig. 12. M^3 izdo., RGM 253.618.

Fig. 13. M^3 dcho., RGM 253.613.

Fig. 14. P_4 izdo., RGM 253.622.

Fig. 15. $M_{1,2}$ dcho., RGM 268.646.

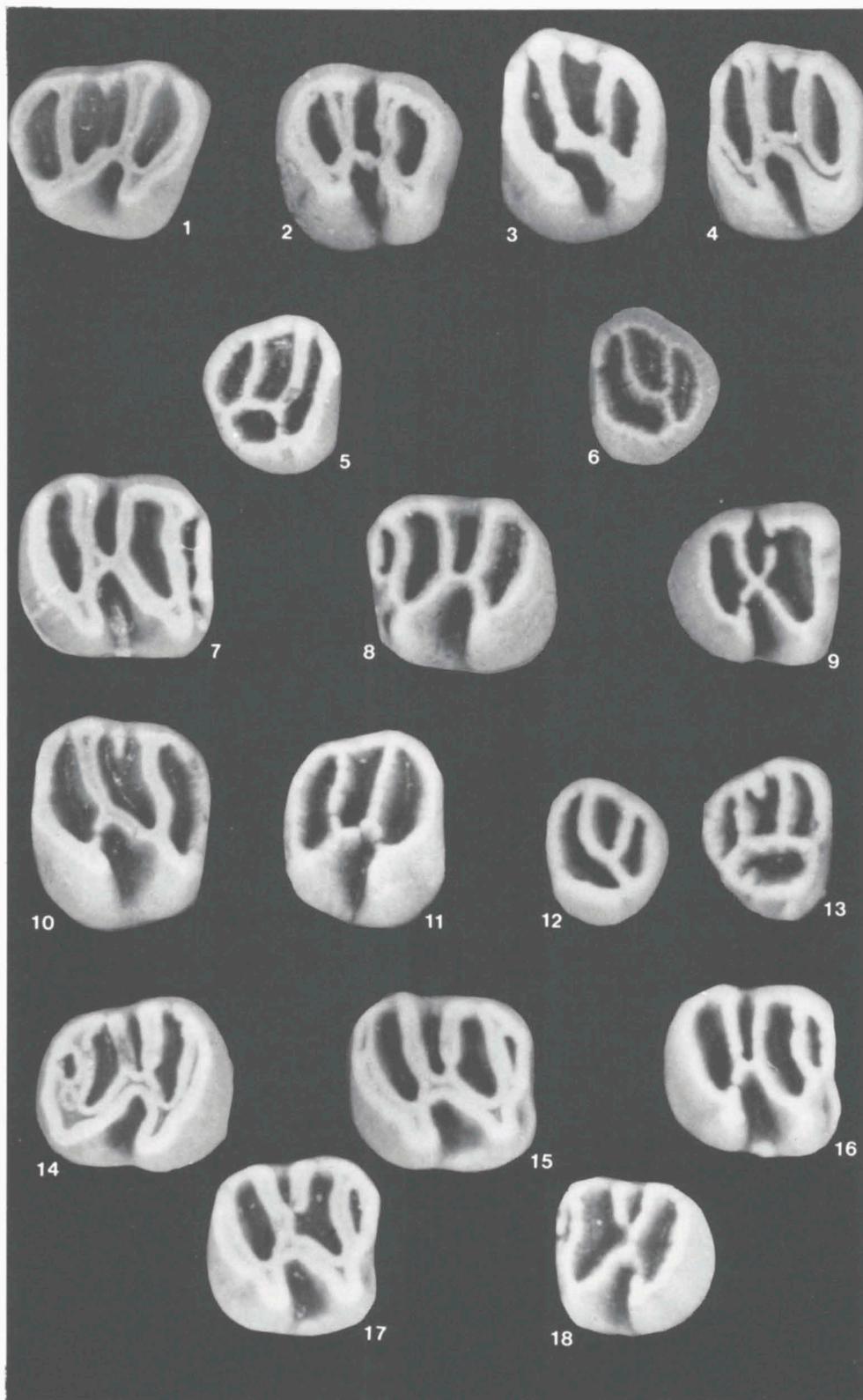
Fig. 16. $M_{1,2}$ dcho., RGM 268.622.

Fig. 17. $M_{1,2}$ dcho., RGM 268.618.

Fig. 18. M_3 izdo., RGM 268.627.

Aprox. $\times 25$.

Lám. 22



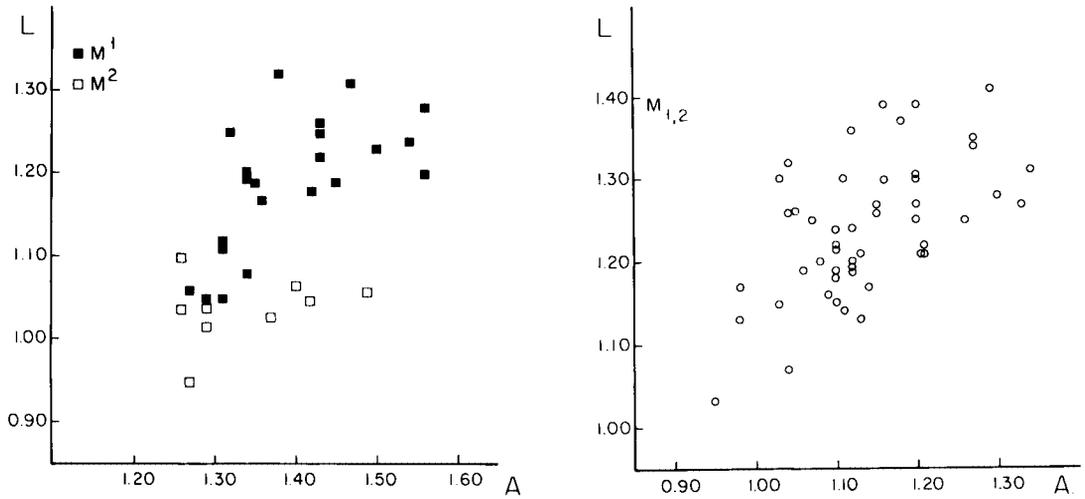


Fig. 44. Diagramas Longitud/Anchura para M¹, M² y M_{1,2} de *Ligerimys fahlbuschi* sp. nov. de Ramblar 7.

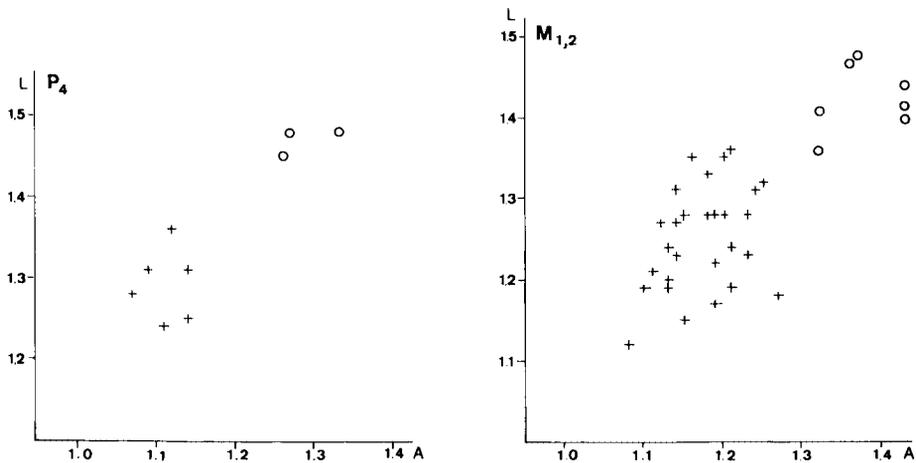


Fig. 45. Diagramas Longitud/Anchura para P₄ y M_{1,2} de *Ligerimys fahlbuschi* sp. nov. (+) y *Ligerimys magnus* sp. nov. (o) de Bañón 5.

gualmente. El metalofo presenta una anchura similar a la del protofofo, y se une a éste en su borde labial por medio de una cresta longitudinal. El meta- y el posterolofo forman una elipse posterior; el metalofo llega al hipocono por medio de una cresta de orientación posterolingual. El seno se orienta fuertemente hacia adelante.

M_{1,2} — En 1 de los ejemplares se puede observar el anterolófido; es una pequeña cresta de desarrollo lingual que se encuentra unida al metalófido por sus dos extremos. El metalófido, transversal, se une al mesolófido lingual y labialmente; el mesolófido, en los 2 casos, se encuentra bien desarrollado y se une al hipolófido por medio de la cresta longitudinal; ésta en esta zona tiene un escaso desarrollo, teniendo en 1 caso una posición central y en el otro situándose en la mitad más lingual. El hipo- y el posterolófido están separados lingualmente y labialmente se unen al hipocónido.

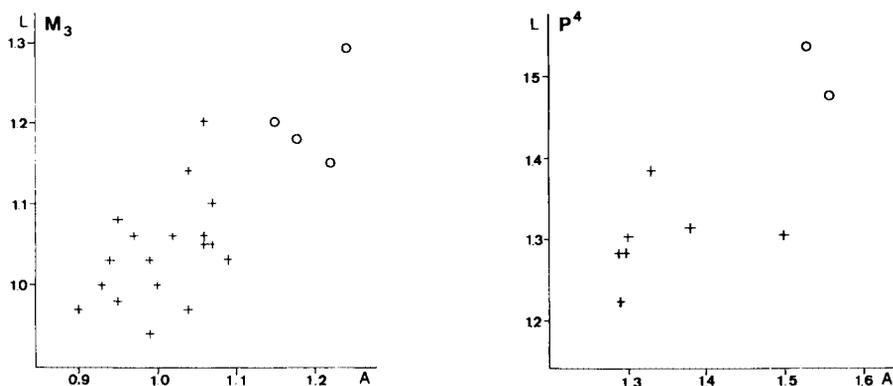


Fig. 46. Diagramas Longitud/Anchura para M_3 y P^4 de *Ligerimys fahlbuschi* sp. nov. (+) y *Ligerimys magnus* sp. nov. (o) de Bañón 5.

Descripción de *Ligerimys fahlbuschi* de La Dehesa

D^4 — El antero- y el protolofo están separados externamente y unidos lingualmente en el protocono. En 1 caso no existe mesolofo, en los otros 2 existe un pequeñísimo y bajo tubérculo de posición labial situado entre el proto- y el metalofo. La cresta longitudinal se desarrolla en la mitad lingual del diente y se inclina levemente hacia la parte posterolingual. El meta- y el posterolofo forman una elipse posterior. El seno se orienta hacia adelante.

P^4 — La parte posterior está ligeramente reducida con respecto a la anterior. El antero- y el protolofo se unen tanto labial como lingualmente. En ningún caso existe mesolofo. La cresta longitudinal se orienta posterolingualmente. El posterolofo y el metalofo se unen labialmente en 2 ocasiones y en otra están separados, ambos se unen lingualmente en el hipocono. El seno se orienta, desde moderada hasta fuertemente, hacia adelante.

$M^{1,2}$ — En general los M^1 son más grandes que los M^2 . El anterolofo se arquea bruscamente en su parte lingual hacia atrás, un hecho más pronunciado en los M^1 que en los M^2 . En algunos M^1 el metalofo es más ancho que el protolofo; en los M^2 las dos crestas presentan una anchura similar. La cresta longitudinal en general, se orienta posterolingualmente de forma más pronunciada en los M^1 que en los M^2 . Estas son las diferencias más destacables entre los M^1 y los M^2 ; el resto de las características son similares en los dos elementos y por eso se describen juntos.

El anterolofo suele estar aislado labialmente. En 4 casos el protolofo está separado del protocono por medio de un estrecho surco. El meta- y el posterolofo en 1 ocasión están separados labialmente, en el resto forman una elipse. En 12 casos no existe mesolofo, en 10 existe como un pequeño tubérculo de posición labial y en 2 casos es una cresta pequeña o de mediano desarrollo entre el proto- y el metalofo. El seno se orienta desde ligeramente (en general en los M^2) a fuertemente (en general en los M^1) hacia adelante.

M^3 — El antero- y el posterolofo forman una cresta circular, si bien pueden estar separados lingualmente por un pequeño surco; el anterolofo en un par de ocasiones está aislado labialmente. Existen dos morfologías (como en la localidad tipo) representadas en una proporción parecida (Fig. 63):

- 1) morfología en Y;
- 2) morfología en paralelo.

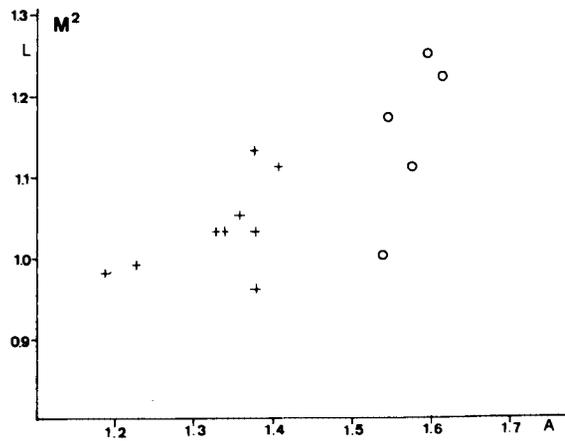
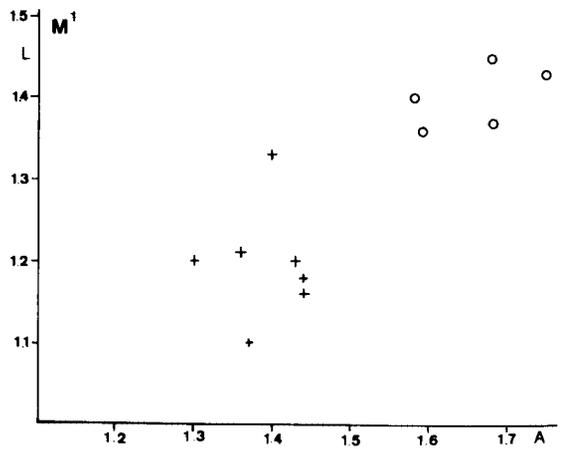


Fig. 47. Diagramas Longitud/Anchura para M¹ y M² de *Ligerimys fahlbuschi* sp. nov. (+) y *Ligerimys magnus* sp. nov. (o) de Bañón 5.

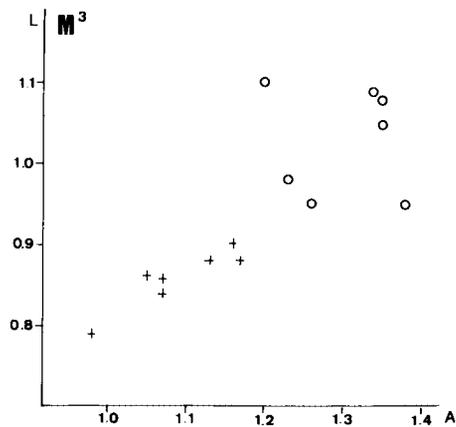


Fig. 48. Diagrama Longitud/Anchura para M³ de *Ligerimys fahlbuschi* sp. nov. (+) y *Ligerimys magnus* sp. nov. (o) de Bañón 5.

D₄ — Las tres crestas anteriores: antero-, meta- y mesolofido, se unen entre sí tanto lingual como labialmente. En 1 ejemplar observamos dos conexiones longitudinales entre las crestas anteriores: una entre antero- y metalofido y otra entre el meta- y el mesolofido. La cresta longitudinal existe en los 3 ejemplares. El hipo- y el posterolofido se unen siempre labialmente, lingualmente están unidos en 1 caso y en el otro no (el otro diente no presenta visible este carácter).

P₄ — El anterolofido sólo se observa en 2 ejemplares, en 1 tiene un desarrollo mediano estando sus extremos unidos al metalofido; en el otro caso el anterolofido está dividido en dos pequeños trozos: uno lingual y otro labial. El metalofido es bastante transversal. El mesolofido está bien desarrollado, si bien es un poco más estrecho que las otras crestas, se une al hipolofido en la mitad de la anchura del diente, esta unión también se puede efectuar hacia la parte lingual. El hipo- y el posterolofido pueden estar indistintamente unidos o no, internamente.

M_{1,2} — El anterolofido suele ser de tamaño mediano o pequeño, aunque en 2 casos es un poco más grande, se une al metalofido labial y lingualmente, pero en un par de ocasiones se encuentra aislado labialmente. El metalofido es bastante transversal. El mesolofido presenta un desarrollo normal salvo en 1 caso en el que no llega a la cresta longitudinal. La parte central de la cresta longitudinal es pequeña y suele estar aislada en la mitad de la anchura del diente, aunque en algunas ocasiones puede estar situada lingual o labialmente (Fig. 71). El hipo- y el posterolofido pueden estar lingualmente unidos o separados, de forma indistinta. El sérido se dirige desde ligera a fuertemente hacia la parte posterior.

M₃ — El anterolofido puede estar ausente (en 3 casos) o tener un escaso desarrollo lingual (4 ejemplares). El metalofido es transversal. El mesolofido se encuentra en 3 ocasiones reducido, en los demás casos se presenta completo y se une al hipolofido en la mitad de la anchura del diente. El hipo- y el posterolofido forman una elipse posterior. El sérido se orienta hacia atrás.

Descripción de Ligerimys fahlbuschi de Valhondo 3A

D⁴ — Se encuentran muy gastados, pero aún así observamos que en ningún caso existe mesolofio (ni siquiera un tubérculo) y que el seno se orienta hacia adelante.

P⁴ — El anterolofio está aislado y es más bajo labial que lingualmente. El protolofio es más o menos transversal o se encuentra ligeramente arqueado, siempre llega al protocono, y a éste se une por medio de un brazo posterior (con respecto a la cúspide). No existe mesolofio. La cresta longitudinal se orienta posterolingualmente y se sitúa en la mitad más lingual del diente. El metalofio es un poco más ancho que el protolofio, en 1 caso se une labialmente al posterolofio por debajo de la superficie oclusal, en otro caso se encuentran separados. El seno se orienta fuertemente hacia adelante.

M¹ — El anterolofio está aislado externamente; en su parte más lingual se arquea dirigiéndose hacia la parte posterior. El protolofio se orienta posterolingualmente, se une al protocono por medio de un brazo posterior que sale de esta cúspide. En ningún caso existe mesolofio. La cresta longitudinal, siempre presente, se orienta posterolingualmente. El metalofio, que suele ser más ancho que el protolofio, se une al hipocono por medio de un brazo anterior que sale de esta cúspide, y se puede unir o no al posterolofio labialmente. El seno se orienta fuertemente hacia adelante.

M² — Presentan un tamaño bastante menor que los M¹. El anterolofio se orienta en su zona más lingual hacia atrás, pero se arquea menos fuertemente que en el caso de los M¹. En 1 caso existe un mesolofio de posición labial y escaso desarrollo. La cresta longitudinal se orienta posterolingualmente pero lo hace de manera menos pronunciada que en los M¹. El metalofio presenta una anchura parecida al protolofio. Esta cresta y el

posterolofos se unen tanto labial como lingualmente. El seno se orienta hacia adelante, pero lo hace de forma menos intensa que en los M^1 .

M^3 — Existen dos morfologías típicas (Fig. 63):

1) Morfología en Y: el antero- y el posterolofos forman prácticamente una cresta circular en la parte labial. El proto- y el metalofos se unen a la cresta circular. Estas dos crestas se unen entre sí, más o menos en la mitad de la anchura del diente, formando la morfología en Y.

2) Morfología en paralelo: caracterizada por el paralelismo entre el proto- y el metalofos, siendo ambos muy transversales. En 3 casos de 5 el antero- y el posterolofos forman una cresta circular continua, estando separados lingualmente en los otros 2. Menos en 1 caso, el protofoso y el metalofos se unen labial y lingualmente a la cresta circular o al antero- y al posterolofos (según exista o no la cresta circular continua). En 3 casos existe una cresta longitudinal de posición central que une al proto- y al metalofos entre sí. En los otros 2 casos estas dos crestas están aisladas entre sí; entre éstos, en 1 ocasión, existen un par de tubérculos repartidos en la superficie oclusal entre el proto- y el metalofos.

D_4 — Sólo existe un ejemplar y éste solamente conserva la parte posterior.

P_4 — No se puede observar bien el desarrollo del anterolofido debido al alto grado de desgaste que han sufrido los dientes. El metalofido se une al mesolofido en sus dos extremos. El mesolofido se une al hipolofido en la mitad más lingual. El hipo- y el posterolofidos están aislados lingualmente en 1 de los casos, en el otro están unidos; ambos se unen en el hipocónido. El sénido se dirige levemente hacia atrás.

$M_{1,2}$ — El anterolofido, en los casos en los que es observable, presenta un desarrollo medio (desde el borde lingual hasta un poco por debajo de la mitad de la anchura del diente, pero nunca llega al borde labial); puede estar unido labial y lingualmente al metalofido (2 casos), aislado labialmente (1 caso) o aislado lingualmente (1 caso). El metalofido es transversal. El mesolofido tiene siempre buen desarrollo, aunque en un par de ocasiones observamos que es más bajo y estrecho que el resto de las crestas. El meso- y el hipolofidos se unen siempre más o menos en la mitad de la anchura del diente, la unión puede ser puntual o por medio de una pequeña cresta longitudinal. El hipo- y el posterolofidos se unen en el hipocónido; lingualmente también se unen entre sí aunque en algunas ocasiones esta unión se efectúa por debajo de la superficie oclusal. El sénido se orienta hacia atrás.

M_3 — Es un diente bastante gastado, sólo podemos observar que el mesolofido tiene un buen desarrollo y que el sénido se orienta hacia atrás.

Descripción de Ligerimys fahlbuschi de Bañón 5

D^4 — Tienen las 4 crestas principales y un resto de mesolofos (tubérculo). Antero- y posterolofos son paralelos a los bordes anterior y posterior respectivamente. Proto- y metalofos son paralelos entre sí y se inclinan ligeramente hacia la parte posterolingual.

Los contactos labiales entre las crestas no están claros debido al grado de desgaste de los dientes. La cresta longitudinal, en 1 caso tiene una orientación longitudinal, y en el otro caso se inclina hacia la parte posterolingual. El mesolofos, reducido a un tubérculo, se une en 1 ejemplar al protofoso labialmente. El seno se dirige hacia adelante. Los senos labiales anterior y posterior tienen forma de media luna. El seno labial central se orienta levemente hacia la zona posterolingual.

P^4 — El anterofoso se inflexiona ligeramente en su parte más lingual. El protofoso se dirige hacia la zona posterolingual y el metalofos es más transversal. En 4 casos el meta- y el posterolofos están unidos labialmente. El mesolofos está presente en 5 casos, tiene un desarrollo escaso y se encuentra unido al protofoso labialmente. El seno se dirige hacia

adelante. Los senos labiales anterior y central se dirigen posterolingualmente. El seno labial posterior es o transversal o tiene forma de media luna.

M¹ — El anterolofio tiene un trazado rectilíneo hasta llegar a su zona más lingual donde se dirige hacia atrás. Labialmente antero- y protolofio siempre se encuentran aislados. La cresta longitudinal está siempre completa y se orienta posterolingualmente. El mesolofio en 9 casos es un pequeño tubérculo labial y en 4 casos es una cresta de pequeño desarrollo. En 5 casos existe una cresta longitudinal labial que une al proto- y al metalofio, esta cresta es más baja que el resto de las crestas. Cuando existe mesolofio puede estar aislado o unido al protolofio en el borde labial o a la cresta longitudinal labial, indistintamente. El metalofio puede ser transversal o se puede orientar hacia la zona posterolingual, se une al posterolofio tanto labial como lingualmente. El seno se dirige fuertemente hacia adelante. Los senos labiales anterior y central se dirigen posterolingualmente, el seno labial posterior es bastante transversal.

M² — El anterolofio, en el borde labial, está próximo al protolofio, pero se encuentran separados por un surco. El protolofio se une al protocono por medio de un brazo que sale de la parte posterior de esta cúspide; suele ser más baja que el resto de las crestas, hecho que sólo se observa en los dientes frescos; en 2 ocasiones esta unión del protolofio con el protocono se encuentra interrumpida (Fig. 61). El mesolofio, cuando existe, tiene una posición labial y presenta un escaso desarrollo. En 9 ejemplares se observa la presencia de una cresta longitudinal de posición labial que une al protolofio y al metalofio; esta cresta suele ser más baja que las demás. De esta cresta suele salir un pequeño mesolofio, en los casos en los que este está presente. La cresta longitudinal, que une al proto- y al metalofio en la mitad de la anchura del diente siempre se presenta completa, se orienta desde ligera a fuertemente hacia la parte posterolingual. El seno labial central se orienta hacia la zona posterolingual, los senos labiales anterior y posterior son más o menos transversales. El seno se orienta hacia adelante, aunque en algunas ocasiones es transversal (Fig. 62). En 1 caso el antero- y el protolofio se prolongan lingualmente hacia atrás, llegando casi a cerrar el seno.

M³ — Se pueden distinguir dos morfologías:

1) Morfología en Y: el antero- y el posterolofio se llegan a unir lingualmente. Labialmente el proto- y el metalofio se unen al antero- y posterolofio respectivamente. El proto- y el metalofio se unen en la mitad de la anchura del diente dando lugar a una morfología típica en Y; a veces esta unión se realiza casi en la zona posterolingual. El seno labial anterior es el seno labial que mejor desarrollo presenta, es transversal y al llegar a la zona lingual se dirige longitudinalmente hacia atrás.

2) Morfología en paralelo: en general los contactos labiales y linguales entre las crestas son muy variables. Pero lo que caracteriza a este grupo de M³ es el paralelismo de las crestas, especialmente del proto- y el metalofio. En 2 ejemplares el proto- y el metalofio se encuentran unidos por medio de una cresta longitudinal en la mitad, aproximadamente, del diente. En 2 casos el protolofio se encuentra aislado lingualmente. Los senos labiales son muy transversales y el que mejor desarrollo presenta es el anterior.

P₄ — En los casos en los que se puede observar el anterolofido presenta un relativo buen desarrollo, uniéndose labial y lingualmente al metalofido. El metalofido es bastante transversal o ligeramente cóncavo. El mesolofido se une en 8 casos en el borde interno al metalofido. En 2 casos el mesolofido se encuentra ligeramente reducido, no llegando a la cresta longitudinal o al punto de unión habitual con el hipolofido; en el resto de los casos se une al hipolofido en la mitad de la anchura del diente, aunque en 6 ejemplares esta unión se realiza en la mitad lingual. Hipo- y posterolofido se unen formando una elipse posterior.

$M_{1,2}$ — Presentan un contorno más o menos cuadrangular. El desarrollo del anterolóbido es variable, desde ausente a largo; en 5 casos está ausente; se une al metalóbido por sus dos extremos en 13 ocasiones (de las cuales en 4 es pequeño y en 9 es mediano); en 1 caso el anterolóbido está aislado en el borde lingual (teniendo un desarrollo mediano), y en 2 casos (en 1 es corto y en otro es largo) está aislado labialmente. El metalóbido suele ser transversal o ligeramente cóncavo. El mesolóbido se encuentra un poco reducido en 2 casos, en 1 de éstos se une al hipolóbido en la mitad lingual. Observamos que en numerosas ocasiones el mesolóbido suele ser más estrecho que el resto de las crestas; suele unirse al metalóbido en el borde lingual; suele ser bastante transversal o se inclina posterolabialmente. En 1 ocasión el meso- y el hipolóbido no se unen en la mitad de la anchura del diente, en el resto de las ocasiones la unión se realiza mediante un contacto puntual, aunque en ocasiones se puede observar la pequeña cresta longitudinal; la unión se suele realizar en la mitad labial (Fig. 71). El hipolóbido se inclina levemente hacia la zona anterolabial. El hipo- y el posterolóbido siempre se unen labial y lingualmente, aunque esta última unión se realiza por debajo de la superficie oclusal. El sérido es desde transversal a dirigido hacia atrás.

M_3 — El anterolóbido puede estar ausente (5 ejemplares), puede ser pequeño (4 casos) y en 1 caso presenta un desarrollo mediano. El metalóbido es transversal. El mesolóbido en 11 casos tiene un desarrollo normal, uniéndose al metalóbido lingualmente y al hipolóbido aproximadamente en la mitad de la anchura del diente; en 6 ocasiones se encuentra reducido y se une al hipolóbido en la mitad lingual del diente. En los ejemplares que han sufrido poco desgaste el hipo- y el posterolóbido están aislados lingualmente. El sérido se orienta levemente hacia atrás. Los séridos linguales son bastante transversales.

Discusión

L. fahlbuschi sp. nov. ha sido reconocido en 5 localidades del Mioceno español. Entre el material de éstas se pueden observar algunas pequeñas diferencias (ver Fig. 57 y siguientes) que suponemos normales, y consideramos dentro de la variabilidad intraespecífica. La población de Ramblar 7 es la que mayor variabilidad muestra, hecho lógico ya que es la población más numerosa y mejor representada. Dentro de estas diferencias hemos de señalar la existencia, aunque en un porcentaje muy pequeño, de algún P_4 y $M_{1,2}$ en Ramblar 7 que presentan el mesolóbido reducido (Fig. 65 y 66), cresta que en las demás poblaciones (Valhondo 3A, Ramblar 5, La Dehesa y Bañón 5) siempre se encuentra completa.

L. fahlbuschi en el yacimiento de Bañón 5 se encuentra asociado a otra especie de *Ligerimys*: *L. magnus* sp. nov. Rasgos como la estabilidad del mesolóbido en los P_4 y $M_{1,2,3}$ y la diferencia de talla permiten separar fácilmente ambos taxones. En la Fig. 45 y siguientes se representan los diagramas de dispersión de la longitud y anchura de las dos especies de *Ligerimys* encontradas en Bañón 5; observamos que, prácticamente, no se produce solapamiento entre las dos áreas de dispersión de las medidas de ambos taxones. Aún así hemos calculado el valor del test de la *t* de Student (Tabla 5), tomando para este análisis las longitudes de los $M_{1,2}$; la cantidad de datos, en este caso no es grande, por lo que hemos utilizado la fórmula modificada para muestras con menos de 30 datos. La fiabilidad es mucho menor, pero al menos podemos cuantificar la diferencia de talla que hemos observado en los diagramas de longitud/anchura. El valor de *t* es de 6.79, que nos indica una importante heterogeneidad de la talla.

Este hecho unido a las diferencias morfológicas observadas entre *L. fahlbuschi* y *L. magnus* (la ausencia de mesolóbido en P_4 y $M_{1,2,3}$ de *L. magnus*; típica forma en Y del

Tabla 5. Datos utilizados para el cálculo del test de la t de Student en el material de *Ligerimys* de Bañón 5.

Media <i>L. fahlbuschi</i>	<i>L. magnus</i>	Frecuencia <i>L. fahlbuschi</i>	<i>L. magnus</i>	Valor t
1.25	1.42	29	7	6.79

proto- y metalofo en los M² de *L. magnus*) son los rasgos que nos permiten separar, fácilmente, ambas especies que en Bañón 5 coexisten.

Ligerimys magnus sp. nov.

Lám. 23: fig. 1-13; 24: fig. 1-16.

Holotipo — M¹ izdo., RGM 268.451, Lám. 23, fig. 6.

Localidad tipo — Bañón 2 (provincia de Teruel); colección RGM, Leiden (Holanda).

Derivatio nominis — magnus, del latín grande.

Edad — Zona A de Daams & Freudenthal (1981).

Repartición — Bañón 2 y Bañón 5.

Distribución estratigráfica — Ramblense superior, Mioceno inferior de España.

Diagnosis

Especie de *Ligerimys* de gran talla. Dentición relativamente hipsodonta, con superficie oclusal plana. Frecuentemente en los M^{1,2} existe una muralla labial que une al proto- y al metalofo. En los P⁴ y M¹ la cresta longitudinal se dirige, suavemente, desde el protofofo al hipocono sin inflexionarse a la altura de su unión con el metalofo. El anterolofo, en los M², se dirige en el borde lingual hacia atrás, llegando casi a cerrar el seno lingual. En la mayor parte de los M² el protofofo no se une al protocono, y la unión de esta cresta con el metalofo, en la mitad de la anchura da lugar a una típica forma en Y. El anterolófidio en los molares inferiores habitualmente es mediano o corto. En los P₄ y M_{1,2,3} el porcentaje de piezas con mesolófidio ausente o reducido es grande (en más del 80 % de los P₄, más del 50 % de los M_{1,2} y más del 75 % de los M₃). En los casos que poseen mesolófidio completo éste es más bajo que el resto de las crestas.

Diagnosis diferencial

Se diferencia de todas las demás especies atribuidas al género por su mayor talla.

Yacimientos — Bañón 2 y Bañón 5.

Material y medidas

Elemento	Longitud			Anchura				
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
Bañón 2								
D ⁴	7	1.42	1.45	1.51	8	1.26	1.37	1.43
P ⁴	20	1.34	1.47	1.72	20	1.35	1.49	1.59
M ¹	30	1.21	1.40	1.58	25	1.39	1.62	1.77
M ²	29	1.07	1.17	1.28	20	1.46	1.54	1.64
M ³	40	0.84	0.96	1.08	33	1.00	1.24	1.39

Elemento	Longitud			Anchura				
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
D ₄	4	1.52	1.57	1.62	8	0.92	0.98	1.08
P ₄	20	1.23	1.40	1.52	22	1.05	1.19	1.30
M _{1,2}	51	1.21	1.43	1.63	64	1.12	1.30	1.45
M ₃	28	1.04	1.16	1.34	27	1.00	1.11	1.23
Bañón 5								
P ⁴	2	1.47	1.50	1.53	2	1.53	1.54	1.56
M ¹	7	1.36	1.39	1.45	5	1.58	1.65	1.75
M ²	6	1.00	1.16	1.25	5	1.54	1.57	1.62
M ³	8	0.95	1.03	1.10	7	1.20	1.30	1.38
P ₄	3	1.45	1.46	1.48	4	1.26	1.29	1.34
M _{1,2}	7	1.36	1.42	1.48	9	1.32	1.37	1.43
M ₃	4	1.15	1.20	1.29	5	1.15	1.20	1.24

Diagramas Longitud/Anchura ver Fig. 45-48.

Descripción de Ligerimys magnus de Bañón 2

D⁴ — En ningún caso se observa mesolofa. Antero- y protofona nunca se unen labialmente. El protofona se une al brazo posterior del protocono en 7 de 9 casos, la unión de esta cresta con el protocono suele ser por medio de una cresta baja y fina. El meta- y el posterolofa, siempre se unen lingualmente, menos en 1 caso en el que el metalofa está ligeramente reducido; labialmente en 2 ocasiones están separados y en el resto no se puede observar bien. En 2 ejemplares existe un pequeño tubérculo unido al metalofa labialmente. El seno se dirige bastante oblicuamente hacia la parte anterior del diente.

P⁴ — Forma redondeada y aspecto globoso. El anterolofa tiene un trazado redondeado y es paralelo al borde anterior; en la zona más lingual se dirige hacia la parte posterior hasta llegar al protocono. El antero- y el protofona nunca se unen labialmente en dientes frescos. El protofona no llega al protocono en 6 ocasiones, en 5 de las cuales el protofona se encuentra ligeramente reducido. La cresta longitudinal se orienta hacia la

Lámina 23

Ligerimys magnus sp. nov.

Bañón 2.

Fig. 1. D⁴ dcho., RGM 268.432.

Fig. 2. P⁴ dcho., RGM 268.434.

Fig. 3. P⁴ izdo., RGM 268.437.

Fig. 4. M¹ dcho., RGM 304.432.

Fig. 5. M¹ dcho., RGM 304.442.

Fig. 6. M¹ izdo., RGM 268.451.

Fig. 7. M² dcho., RGM 304.445.

Fig. 8. M² dcho., RGM 304.452.

Fig. 9. M² izdo., RGM 304.415.

Fig. 10. M³ izdo., RGM 268.465.

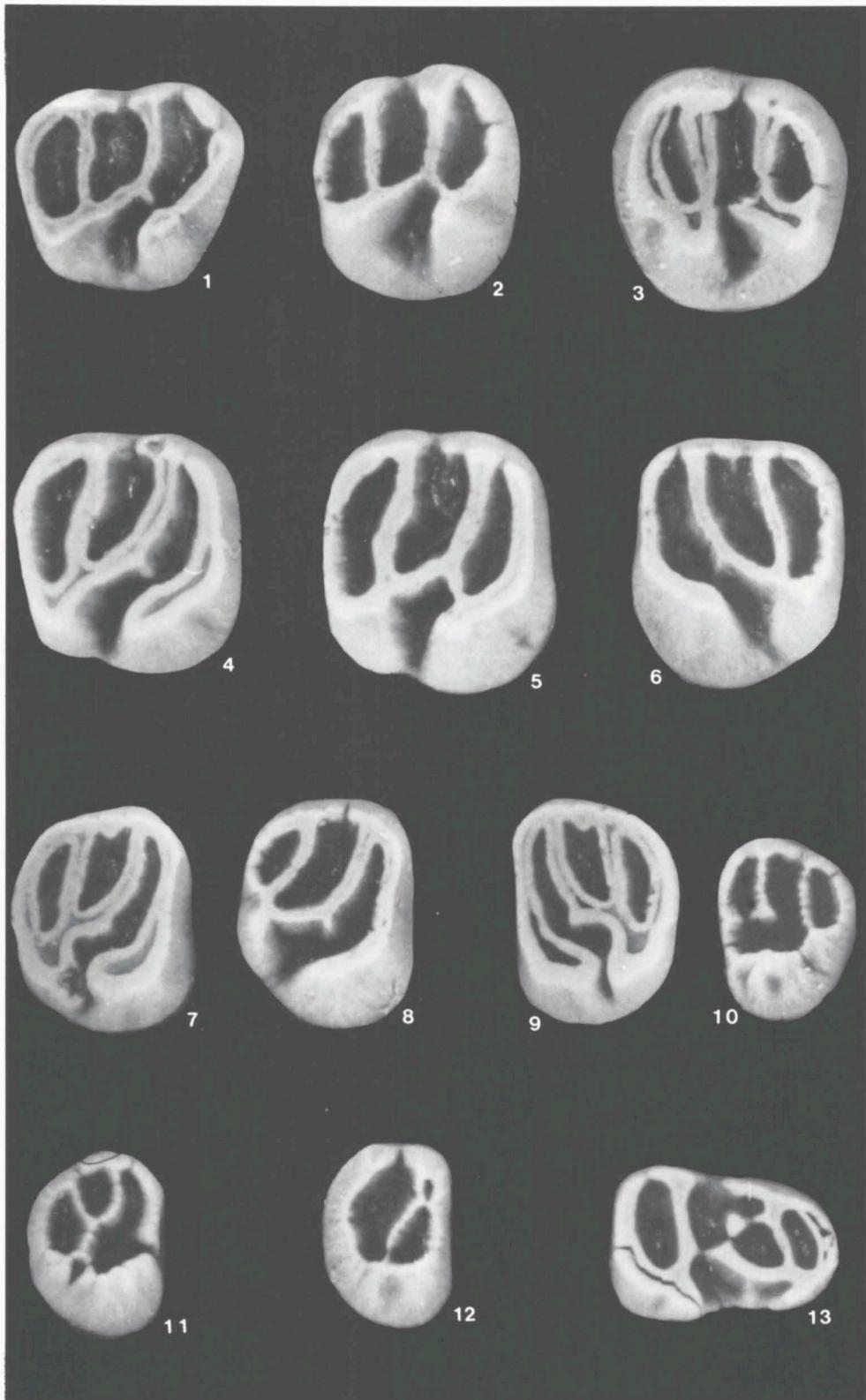
Fig. 11. M³ dcho., RGM 304.491.

Fig. 12. M³ dcho., RGM 304.498.

Fig. 13. D₄ dcho., RGM 268.472.

Aprox. × 25.

Lám. 23



parte posterolingual y en 2 ocasiones se encuentra interrumpida. Proto- y metalofo son más o menos paralelos entre si y suelen tener una posición bastante transversal o un poco inclinada hacia la parte posterolingual; si están inclinados el protolofo suele estarlo más que el metalofo. El posterolofo es paralelo al borde posterior y se une por sus dos extremos al metalofo. El seno se orienta hacia adelante.

M^{1,2} — La superficie oclusal es bastante plana. Labialmente suele existir una muralla más baja que la superficie oclusal que une proto- y metalofo, haciendo que el borde externo sea más somero; en ocasiones esta muralla no existe pero el para- y el metacono se prolongan como dos espolones en esta zona.

M¹ — En este elemento el anterolofo tiene un trazado rectilíneo hasta llegar a la zona lingual donde se inflexiona, dirigiéndose hacia atrás. El protolofo es más o menos transversal o también oblicuo, inclinándose hacia la zona posterolingual; el metalofo es transversal (suele ser más transversal que el protolofo). Proto- y metalofo siempre están unidos por medio de la cresta longitudinal que se orienta desde ligera hasta fuertemente hacia la parte posterolingual. El posterolofo es cóncavo. El seno lingual se dirige fuertemente hacia adelante.

M² — Los M² suelen presentar una morfología característica: el anterolofo lingualmente se dirige hacia atrás, no llega nunca a cerrar el seno lingual, pero éste queda reducido a un estrecho y profundo surco. A menudo el protolofo no llega al protocono (Fig. 61). El anterolofo en la zona lingual se dirige hacia la parte posterior del diente y en ocasiones llega casi al borde posterior. El proto- y el metalofo, en la zona central de la anchura del diente se unen puntualmente dando lugar a una morfología en Y; el protolofo presenta una posición oblicua y el metalofo suele ser transversal o un poco cóncavo. Normalmente el seno y el anteroseno están comunicados dando lugar a un ancho seno que en su tramo labial es transversal.

M³ — Existen dos morfologías:

1) Morfología en Y: el antero- y el posterolofo se unen labial y lingualmente, formando casi siempre una cresta circular. En ocasiones el anterolofo se encuentra interrumpido en la zona anterior media. El protolofo suele estar mejor desarrollado que el metalofo; ambos se unen labialmente a la cresta circular; estas dos crestas tienen una posición y orientación variable, si bien el protolofo suele ser más oblicuo que el metalofo, se unen formando una Y, con unión, en ocasiones, casi a la misma altura que la cresta circular, hacia la parte posterolingual; otras veces se unen en la mitad de la anchura. No existe seno.

2) Morfología en paralelo: el antero- y el posterolofo forman también una cresta circular. El proto- y el metalofo son paralelos entre sí y transversales; de los dos el protolofo presenta mejor desarrollo; ambas crestas se unen, pero de forma independiente, a la

Lámina 24

Ligerimys magnus sp. nov.

Bañón 2.

Fig. 1. P₄ dcho., RGM 304.508.

Fig. 2. P₄ izdo., RGM 268.479.

Fig. 3. P₄ dcho., RGM 304.513.

Fig. 4. M_{1,2} dcho., RGM 268.497.

Fig. 5. M_{1,2} dcho., RGM 304.544.

Fig. 6. M_{1,2} izdo., RGM 304.563.

Fig. 7. M₃ izdo., RGM 304.594.

Fig. 8. M₃ izdo., RGM 304.597.

Fig. 9. M₃ dcho., RGM 304.613.

Bañón 5

Fig. 10. M³ izdo., RGM 253.619.

Fig. 11. P⁴ dcho., RGM 253.577.

Fig. 12. M¹ dcho., RGM 253.594.

Fig. 13. M² izdo., RGM 253.591.

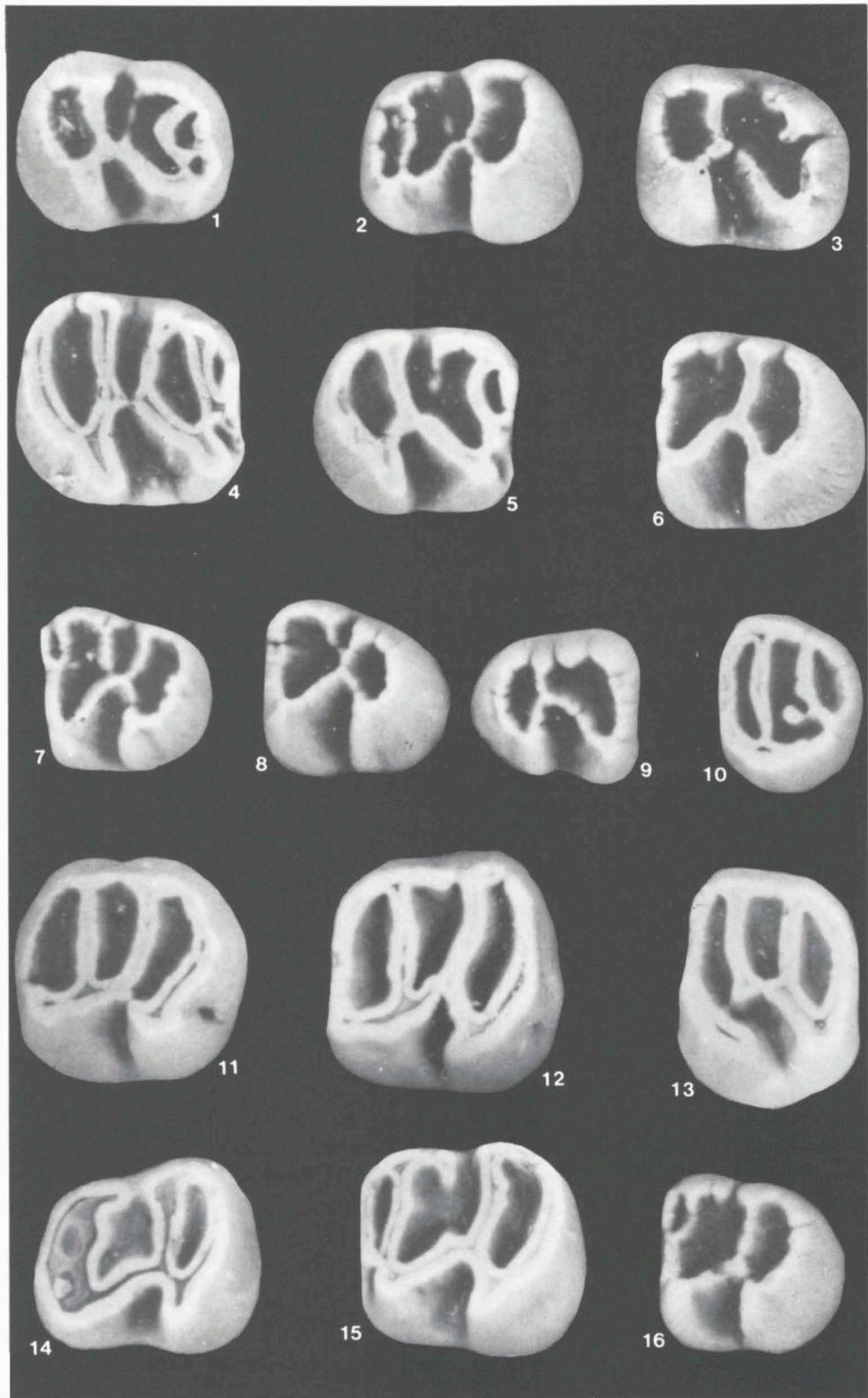
Fig. 14. P₄ izdo., RGM 253.623.

Fig. 15. M_{1,2} izdo., RGM 253.647.

Fig. 16. M₃ izdo., RGM 268.623.

Aprox. × 25.

Lám. 24



cresta circular labialmente. El protofofo casi siempre está aislado lingualmente, pero el metalófo sí llega, en esta zona, a la cresta circular. No hay seno lingual. Los senos labiales son paralelos entre sí, y el anteroseno y el seno central labial suelen estar comunicados lingualmente.

D₄ — Anterolófido de buen desarrollo, se une por sus dos extremos al metalófido; ésta última cresta es oblicua y se inclina hacia la zona anterolabial. El mesolófido en 3 casos está reducido y no llega al borde lingual. La cresta longitudinal se interrumpe a la altura del hipolófido en 4 ocasiones. El hipo- y el posterolófido, que son bastante transversales, no se unen lingualmente, pero sí labialmente, en el hipocónido. El sénido se orienta hacia atrás. En 2 ocasiones del mesolófido sale una cresta longitudinal lingual que se dirige hacia el metalófido pero sin llegar a éste.

P₄ — El anterolófido está ausente en 3 casos, cuando existe tiene un desarrollo variable desde pequeño, mediano o largo. El metalófido es desde transversal a cóncavo y suele unirse labial o lingualmente al anterolófido (6 de 8 casos). El mesolófido suele estar ausente o muy reducido (Fig. 65); normalmente está limitado al borde lingual en donde se une al metalófido; en 3 casos el mesolófido está completo siendo más bajo y estrecho que el resto de las crestas y dirigiéndose oblicuamente hacia la zona posterolabial. El hipolófido es transversal o levemente dirigido hacia la zona anterolabial; la cresta longitudinal se inclina fuertemente hacia la parte anterolabial del diente. El sénido se dirige hacia atrás.

M_{1,2} — El anterolófido está ausente en 6 ocasiones; cuando está presente su tamaño es muy variable y sus conexiones con el metalófido también. El metalófido es transversal. El mesolófido en 14 ejemplares está ausente, en 21 tiene un escaso desarrollo y posición exclusivamente lingual, uniéndose al metalófido en el metacónido; en otros 8 casos tiene un desarrollo igualmente escaso pero se encuentra situado en la cruz y en 31 ocasiones se encuentra completo. La cresta longitudinal se dirige fuertemente hacia la zona anterolabial. El hipolófido es transversal y el posterolófido es cóncavo.

El anteroseno, si existe, es de tamaño variable y de posición más o menos transversal. Si existe mesolófido el metasénido se inclina un poco anterolabialmente y el mesoseno, de menor desarrollo, es transversal. Si no hay mesolófido hay un sólo sénido lingual central cuya parte anterior es más ancha y se dirige ligeramente hacia la zona anterolabial.

M₃ — El anterolófido está ausente en 7 ejemplares; en los otros 11 ejemplares, en los que está presente, su forma y conexión con el metalófido son muy variables (Fig. 72). El metalófido es transversal. El mesolófido en 15 casos está ausente, en 10 está reducido (Fig. 73), y en 3 ejemplares está completo. El hipolófido es transversal. La cresta longitudinal se inclina fuertemente hacia la zona anterolabial. El posterolófido es cóncavo y se une al hipolófido en el hipocónido; lingualmente estas dos crestas están aisladas en 9 ocasiones y cuando se unen esta unión es más baja que la superficie oclusal. En 1 caso existe una cresta longitudinal que une a las dos crestas posteriores en la zona media del diente; pero es frecuente que la unión labial entre estas dos crestas se efectúe hacia la zona media de la anchura del diente, en lugar de en la zona más labial. El sénido se orienta desde ligera a fuertemente hacia atrás.

Descripción de Ligerimys magnus de Bañón 5

P⁴ — En los 2 ejemplares que se han encontrado el protofofo se une al brazo posterior, muy fino, del protocono. Para el resto de los caracteres repite las características de sus homólogos de la localidad tipo.

M¹ — El anterolofio tiene un trazado rectilíneo y hacia la zona más lingual se inflexiona, dirigiéndose de forma oblicua hacia atrás. En dientes no muy gastados se

encuentra separado labialmente del protofofo por medio de un pequeño surco. El protofofo se une al brazo posterior del protocono (que es bastante fino). El protofofo se inclina, arqueándose, hacia la zona posterolabial. La cresta longitudinal se encuentra en 1 caso casi interrumpida en su zona media, en las demás ocasiones se encuentra completa; suele ser más o menos paralela a la longitud, menos en 1 caso en el que se orienta fuertemente hacia la zona posterolingual. En 3 casos existe una cresta longitudinal baja, de posición labial, que sale del metalofo y en 2 ocasiones llega al protofofo; en el otro caso se acerca a esta cresta pero está separado de ella por medio de un surco. El metalofo es transversal, en 2 ocasiones está claramente separado del posterolofo por medio de un surco poco profundo en la parte labial. El posterolofo tiene una posición desde transversal a ligeramente cóncavo.

M² — El anterolofo en la zona lingual se arquea un poco hacia atrás, pero no existe una inflexión fuerte como la que observamos en el M¹. En 3 casos está aislado del protofofo labialmente por medio de un surco pequeño. El protofofo en 3 casos se une con el brazo posterior del protocono y en los otros 3 se encuentra aislado en esta zona. En 4 ocasiones existe una muralla longitudinal labial que sale del protofofo, en 2 ocasiones llega hasta el metalofo y en los otros 2 está separada de esta cresta por medio de un surco. En 1 caso el proto- y el metalofo se encuentran separados por medio de un profundo surco en su extremo más lingual. En 2 de las piezas se observa un pequeñísimo tubérculo labial que podría interpretarse como un resto de mesolofo, en otro se observa un mesolofo muy reducido de desarrollo exclusivamente labial. Proto- y metalofo son más o menos transversales, aunque el protofofo puede inclinarse ligeramente hacia la zona posterolingual. Meta- y posterolofo se unen siempre, tanto labial como lingualmente.

M³ — Existen dos morfologías:

1) Morfología en Y: sólo se encuentra 1 ejemplar. El antero- y el posterolofo se unen formando una cresta circular. Proto- y metalofo se unen de forma independiente a la cresta circular en la zona labial. Ambos son, en la mitad labial del diente, transversales; se unen entre si en la mitad de la anchura del diente por una cresta longitudinal y de la parte posterior de esta unión sale una prolongación que llega a la cresta circular en su zona posterolingual. No hay seno. El anteroseno es transversal y en su parte lingual se dirige longitudinalmente hacia atrás. Entre los otros dos senos labiales, de menor desarrollo, el central es transversal.

2) Morfología en paralelo: repite las mismas características que las descritas para los M³ de Bañón 2. Cabe reseñar sólo que en 1 ocasión existe una pequeña cresta longitudinal que sale de la zona más lingual del metalofo, y en otro caso la cresta longitudinal une al proto- y al metalofo en su parte más lingual.

P₄ — El anterolofido tiene buen desarrollo y se une al metalofido por sus dos extremos; en 2 ejemplares hacia la zona media de su anchura existe una cresta longitudinal que une al anterolofido y al metalofido, quedando el anterosénido dividido en dos fosétidas de pequeño tamaño. El metalofido se prolonga lingualmente hacia atrás, sin llegar nunca al entocónido, en 1 caso existe un pequeñísimo mesolofido unido lingualmente al metalofido. Para el resto de los caracteres repite las mismas características que los P₄ de Bañón 2.

M_{1,2} — El anterolofido puede tener un tamaño desde mediano hasta pequeño; se une por sus dos extremos al metalofido. En 5 casos el mesolofido se encuentra totalmente ausente y en otros 5 casos existe un pequeño mesolofido de desarrollo exclusivamente lingual que es una prolongación posterior del metalofido; en 1 caso el mesolofido se une lingualmente al metalofido y luego se arquea hacia éste y se vuelve a unir al metalofido un poco más abajo, pero siempre en la mitad lingual del diente. El hipolofido se orienta

levemente hacia la zona anterolabial. Al no existir mesolófido completo en ningún caso, sólo existe un sérido lingual central.

M_3 — El anferolófido es pequeñísimo y de posición lingual. El metalófido, en su zona lingual, es ligeramente cóncavo con respecto a la parte anterior, pero después es transversal. En 1 caso no existe mesolófido y en los otros 4 casos existe un esbozo de mesolófido que se une al metalófido lingualmente. En ningún caso hemos reconocido la existencia de una pequeña cresta longitudinal situada centralmente entre hipo- y postero-lófido, que en algunos M_3 de Bañón 2 hemos encontrado. El resto de los caracteres son idénticos a los presentados por los M_3 de la localidad tipo.

Discusión

En Bañón 2 hemos encontrado una población de *Ligerimys* que por su gran talla y características morfológicas (reducción y ausencia generalizada del mesolófido en la dentición inferior; la existencia de una muralla labial entre proto- y metalofo en los M^{1-2} ; una típica forma en Y de los M^2), nos indican la novedad de este material, al que hemos denominado *L. magnus* sp. nov.

La misma especie hemos encontrado en Bañón 5; numéricamente su abundancia es menor que en Bañón 2. Las medias de las longitudes y anchuras de ambas poblaciones son muy semejantes (salvo para la longitud de los M^3 y la anchura de los P_4 , en las que los valores medios son ligeramente mayores en Bañón 5), y los rangos de variabilidad de estos parámetros en ambas localidades se solapan fuertemente.

Morfológicamente la diferencia más importante entre estas dos poblaciones es la ausencia del mesolófido en la totalidad de los dientes inferiores de Bañón 5. En la Tabla 6 se pueden observar los diferentes porcentajes en los que se presenta este rasgo en las diferentes localidades. Es posible que la mayor homogeneidad de este carácter en Bañón 5 sea debida al menor número de ejemplares encontrados con respecto a Bañón 2.

En Bañón 5 junto a *L. magnus* se ha encontrado otro nuevo *Ligerimys*: *Ligerimys fahlbuschi*, las diferencias de talla (Fig. 55 y 56) y las morfológicas, nos permiten separar, sin dificultades, ambos taxones.

Ligerimys aff. *magnus* sp. nov.

Lám. 25: fig. 1-12; 26: fig. 1-11; 27: fig. 1-11.

Edad — Zona Z de Daams & van der Meulen (1984).

Repartición — Ramblar 4A y Ramblar 3B.

Distribución estratigráfica — Ramblense inferior, Mioceno inferior de España.

Lámina 25

Ligerimys aff. *magnus* sp. nov.
Ramblar 4A.

Fig. 1. D^4 dcho., RA4A-191.

Fig. 2. P^4 izdo., RA4A-193.

Fig. 3. M^1 dcho., RA4A-197.

Fig. 4. M^2 izdo., RA4A-207.

Fig. 5. M^3 dcho., RA4A-219.

Fig. 6. D_4 izdo., RA4A-226.

Fig. 7. P_4 dcho., RA4A-237.

Fig. 8. P_4 dcho., RA4A-231.

Fig. 9. $M_{1,2}$ izdo., RA4A-241.

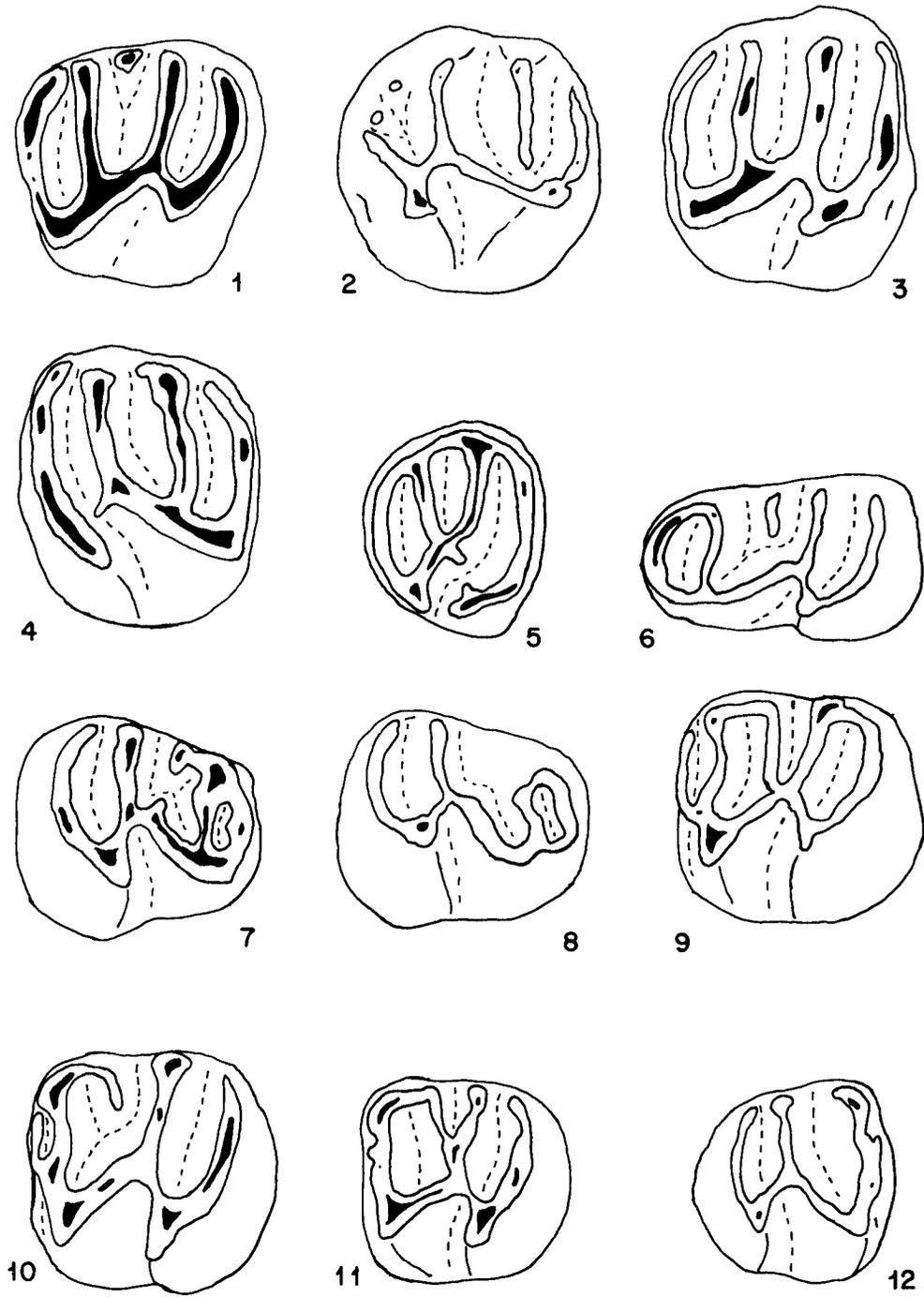
Fig. 10. $M_{1,2}$ izdo., RA4A-238.

Fig. 11. M_3 izdo., RA4A-253.

Fig. 12. M_3 dcho., RA4A-256.

Aprox. $\times 29$.

Lám. 25



Material y medidas

Elemento	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
Ramblar 3B								
D ⁴	20	1.21	1.27	1.38	23	1.07	1.19	1.31
P ⁴	19	1.18	1.33	1.44	16	1.23	1.38	1.57
M ¹	47	1.17	1.32	1.41	44	1.35	1.49	1.66
M ²	44	1.00	1.08	1.17	38	1.24	1.42	1.54
M ³	41	0.74	0.89	1.01	34	0.99	1.15	1.29
D ₄	15	1.30	1.41	1.58	22	0.85	0.92	1.05
P ₄	19	1.21	1.31	1.43	21	1.04	1.14	1.25
M _{1,2}	84	1.12	1.31	1.49	90	1.02	1.20	1.39
M ₃	46	0.94	1.09	1.23	43	0.99	1.06	1.19
Ramblar 4A								
D ⁴	10	1.22	1.30	1.40	7	1.18	1.24	1.34
P ⁴	3	1.42	1.43	1.45	2	1.40	1.43	1.47
M ¹	5	1.22	1.32	1.40	5	1.28	1.45	1.58
M ²	3	1.18	1.24	1.29	3	1.48	1.49	1.51
M ³	5	0.75	0.88	0.94	3	1.05	1.13	1.22
D ₄	4	1.36	1.41	1.51	5	0.90	0.94	1.03
P ₄	6	1.34	1.38	1.44	8	1.14	1.19	1.29
M _{1,2}	9	1.15	1.29	1.48	8	1.09	1.20	1.39
M ₃	6	1.11	1.15	1.18	5	0.99	1.06	1.11

Diagramas Longitud/Anchura ver Fig. 49

Descripción de Ligerimys aff. magnus de Ramblar 3B

D⁴ — En los dientes con poco desgaste se observa que las crestas son finas y los valles anchos. El antero- y el protolofo siempre están aislados labialmente; lingualmente se unen en el protocono menos en 2 casos de 25. Cuando existe mesolofo (2 casos de 25, Fig. 57) éste se presenta como un pequeño tubérculo de posición labial. El meta- y el posterolofo están aislados labialmente en los dientes frescos por medio de un estrecho

Lámina 26

Ligerimys aff. magnus sp. nov.

Ramblar 3B.

Fig. 1. D⁴ dcho., RA3B-129.

Fig. 2. D⁴ dcho., RA3B-123.

Fig. 3. P⁴ dcho., RA3B-144.

Fig. 4. P⁴ dcho., RA3B-147.

Fig. 5. M¹ dcho., RA3B-163.

Fig. 6. M¹ dcho., RA3B-181.

Fig. 7. M² dcho., RA3B-186.

Fig. 8. M² dcho., RA3B-157.

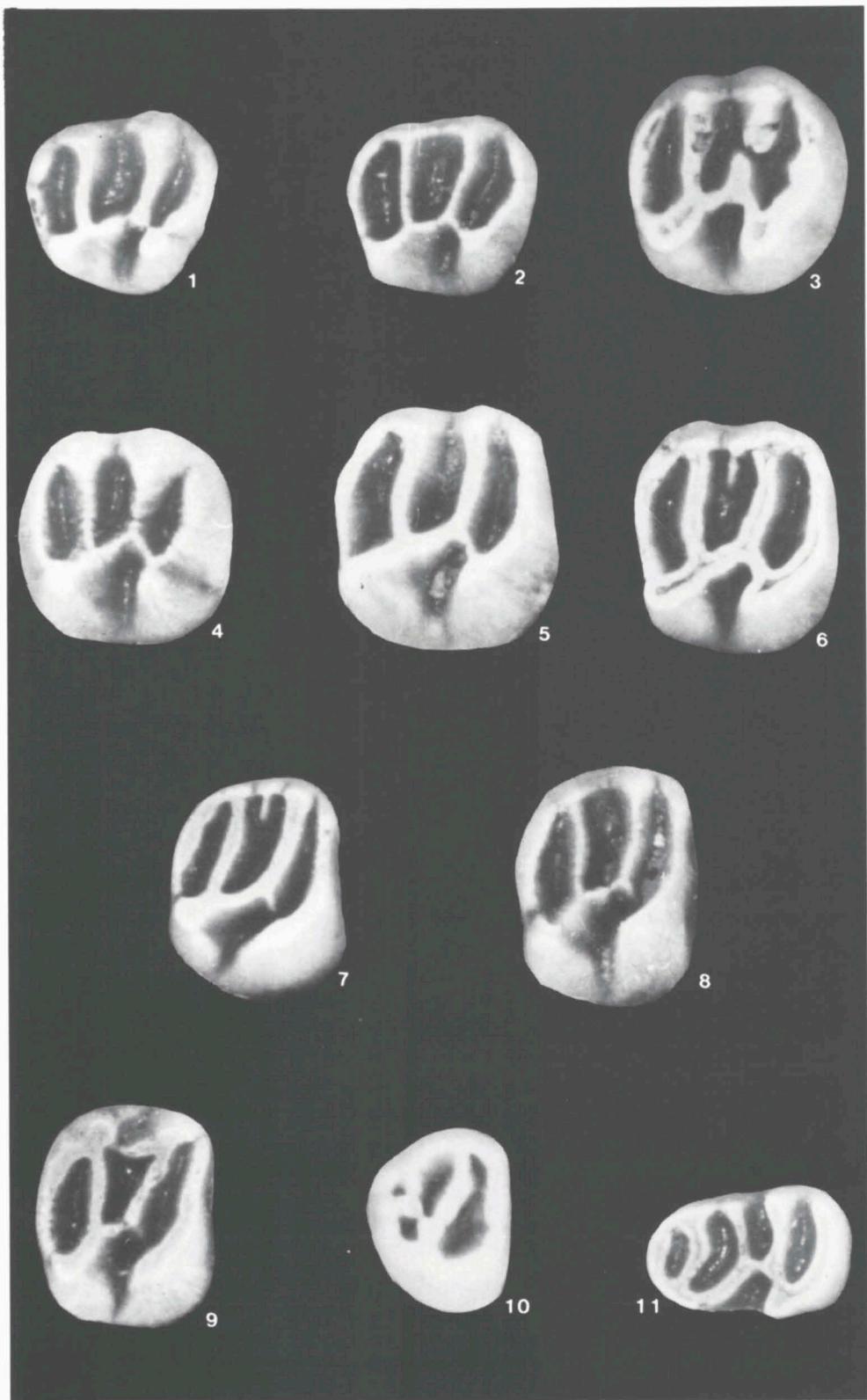
Fig. 9. M² dcho., RA3B-183.

Fig. 10. M³ dcho., RA3B-549.

Fig. 11. D₄ izdo., RA3B-326.

Aprox. × 25.

Lám. 26



surco. Siempre existe cresta longitudinal. El seno se dirige hacia la parte anterior del diente de forma bastante pronunciada. El seno labial central es más o menos transversal o en su parte más lingual se dirige levemente hacia atrás.

P⁴ — El anterolofa suele tener buen desarrollo, aunque en 3 ocasiones se encuentra reducido no llegando al borde labial. En 1 caso el protolofa se encuentra dividido en dos trozos, las dos crestas anteriores no se unen labialmente, lingualmente siempre se unen. El mesolofa (Fig. 58) cuando está presente, suele ser un tubérculo labial de escaso desarrollo. Siempre existe una cresta longitudinal que tiene una posición paralela a la longitud del diente, o se dirige levemente desde la zona anterior a la zona posterolingual. El meta- y el posterolofa se unen labialmente en 11 casos; en 1 caso el metalofa se encuentra levemente reducido en su parte más lingual, no uniéndose al posterolofa en el hipocono y en 1 caso el posterolofa no llega al borde labial. El seno labial central suele ser bastante transversal y en su parte más interna se dirige posterolingualmente; este seno suele ser el más largo de los senos labiales.

M^{1,2} — En los dientes frescos se observa que la parte lingual suele ser un poco más alta que la labial, las crestas son finas y los valles profundos y relativamente anchos. El M² suele ser bastante más ancho anterior que posteriormente. El antero- y el protolofa suelen estar separados labialmente, aunque en 2 ocasiones se encuentran unidos; en otras 2 ocasiones el protolofa se encuentra partido; entre esta cresta y el metalofa existe, en 31 casos, una pequeña muralla labial que los une, hecho que se produce con mayor frecuencia en los M². La cresta longitudinal, que une proto- y metalofa aproximadamente en la mitad de la anchura del diente, se encuentra completa en 57 casos, de los cuales 47 son M¹; en 1 caso está interrumpida; cuando está completa puede ser desde paralela a la longitud del diente a fuertemente inclinada posterolingualmente. El protolofa en 51 casos se encuentra aislado del protocono por un ancho y profundo surco (en la mayoría de los casos se trata de los M²); y en ocasiones la unión entre el proto- y el metalofa en la mitad de la anchura del diente se realiza por medio de un contacto puntual, dando lugar a una morfología en Y; este carácter suele ser más normal en los M², 30 casos, y sólo 1 M¹ presenta este rasgo. El meta- y el posterolofa se unen siempre en el hipocono, en el metacono pueden estar unidos o no, indistintamente.

En numerosas ocasiones, en los M², el antero- y el posterolofa se extienden en la zona lingual, el primero hacia atrás y el segundo hacia adelante; en ocasiones casi llegan a cerrar el seno lingual, pero nunca llegan a fusionarse.

El seno es desde transversal hasta fuertemente inclinado hacia adelante.

Lámina 27

Ligerimys aff. *magnus* sp. nov.

Ramblar 3B.

Fig. 1. P₄ izdo., RA3B-356.

Fig. 2. P₄ dcho., RA3B-341.

Fig. 3. P₄ dcho., RA3B-342.

Fig. 4. M_{1,2} dcho., RA3B-408.

Fig. 5. M_{1,2} izdo., RA3B-458.

Fig. 6. M_{1,2} izdo., RA3B-489.

Fig. 7. M_{1,2} izdo., RA3B-470.

Fig. 8. M_{1,2} izdo., RA3B-457.

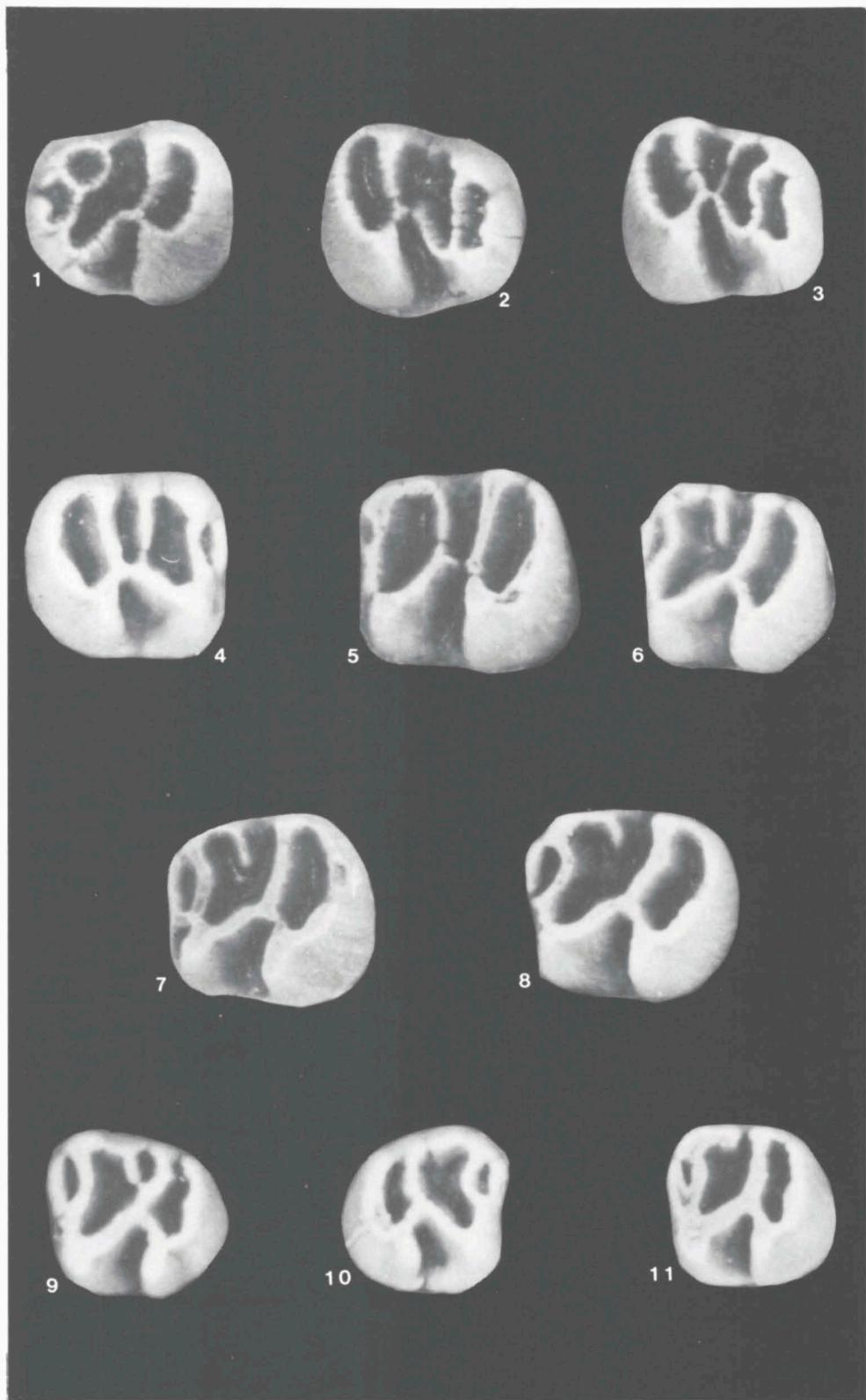
Fig. 9. M₃ izdo., RA3B-523.

Fig. 10. M₃ dcho., RA3B-507.

Fig. 11. M₃ izdo., RA3B-524.

Aprox. × 25.

Lám. 27



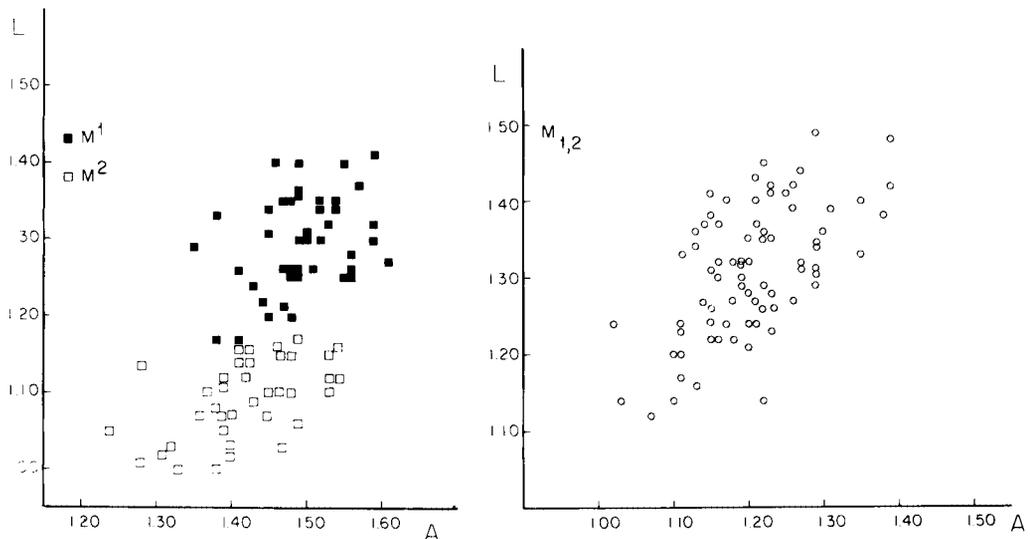


Fig. 49. Diagramas Longitud/Anchura para M^1 , M^2 y $M_{1,2}$ de *Ligerimys* aff. *magnus* de Ramblar 3B.

M^3 — Existen dos morfologías:

1) Morfotipo en Y, éste es el más frecuente. El anterolofio es la cresta que mejor desarrollo presenta, siguiendo el contorno anterior del diente; suele estar labialmente unido al protofio, éste último tiene una posición oblicua. El metalofio es más transversal. Estas dos crestas se suelen unir en la mitad de la anchura del diente dando lugar a la forma en Y característica. El posterolofio tiene un desarrollo menor que el resto de las crestas y se une por sus dos extremos, menos en 1 caso, al metalofio.

2) Morfotipo en paralelo: caracterizado por el paralelismo que presentan las crestas. El antero- y el posterolofio suelen unirse lingualmente, aunque en un par de ocasiones se encuentran aislados en esta zona, pero aún así, siempre se encuentran muy próximos. El proto- y el metalofio se unen entre sí en 8 casos, por medio de una cresta de posición central, en 2 casos esta cresta está ausente y el protofio se encuentra levemente reducido en su parte más lingual. En otro diente se observa la presencia de una sola cresta en la parte media del diente (proto- o metalofio?).

Existe 1 diente que presenta una morfología especial: el antero- y el posterolofio se unen tanto labial como lingualmente, dando lugar a una cresta circular. Existe una cresta longitudinal de posición central que une al antero- y al posterolofio, a partir de la mitad de esta cresta sale una cresta muy baja que llega hasta la zona lingual.

D_4 — El antero- y el metalofido se unen tanto labial como lingualmente; en 1 caso existe una fina cresta longitudinal de posición bastante lingual que une a estas dos crestas anteriores. El mesolofido suele presentar un buen desarrollo aunque en 3 ocasiones se encuentra levemente reducido; en 2 de éstas se desarrolla como una pequeña cresta lingual y en el otro caso es un pequeño tubérculo unido al metalofido lingualmente. El hipo- y el posterolofido no se unen nunca internamente. En 2 casos falta la cresta longitudinal. El sérido, de pequeño desarrollo se orienta hacia atrás.

P_4 — El anterolofido suele presentar buen desarrollo. En 15 casos se une por sus dos extremos al metalofido, en 1 caso se encuentra aislado lingualmente de esta cresta; en otro caso se encuentra interrumpido en su zona media y se desarrolla en dos mitades reducidas: una lingual y otra labial. El metalofido tiene una posición transversal. El mesolofido en 2 casos se encuentra ausente, en 7 ocasiones se encuentra reducido su

desarrollo a la parte lingual del diente, en 1 caso está interrumpido en su mitad lingual y en 16 ocasiones se presenta con un desarrollo normal; el mesolófido se une lingualmente al metalófido, puede ser transversal o dirigirse posterolabialmente. La cresta longitudinal está siempre presente. El hipo- y el posterolófido pueden unirse o no en el borde lingual. El sérido se dirige levemente hacia atrás.

M_{1,2} — El anterolófido en 4 ocasiones está ausente; cuando está presente puede ser largo (4 ejemplares), mediano o pequeño, siendo estos últimos los más frecuentes. El anterolófido se puede unir al metalófido por sus dos extremos (44 casos), puede estar libre labialmente (12 casos), o lingualmente (9 casos); en 2 ocasiones se une al metalófido por medio de una cresta fina longitudinal en la mitad de la anchura del diente y en sus dos extremos se encuentra libre; y en otros 2 casos se encuentra totalmente aislado y situado en la zona más lingual del diente. El metalófido es más o menos transversal. El mesolófido en 85 casos tiene un desarrollo completo, en 15 ejemplares se encuentra levemente reducido, no llegando a la mitad de la anchura del diente, pero continúa siendo bastante largo; en 18 casos se desarrolla como una pequeña cresta de posición lingual, y en 10 casos está. El hipolófido se dirige desde ligera a fuertemente hacia la zona anterolabial, puede estar unido o no en el entocónido con el posterolófido. En 2 casos no existe la unión entre el mesolófido, cuando éste está completo, y el hipolófido en la zona central del diente; en los otros casos esta unión se realiza en la zona media de la anchura del diente o en una posición levemente labial. El sérido puede ser desde prácticamente transversal, a dirigido fuertemente hacia atrás.

M₃ — El anterolófido en 5 casos está ausente, en el resto de los ejemplares presenta un escaso desarrollo; en 12 casos se encuentra unido por sus dos extremos al metalófido, en 6 ocasiones está aislado labialmente y en 1 ocasión se encuentra libre por sus dos extremos; siempre tiene una posición bastante lingual. El mesolófido en 21 ejemplares está ausente, en 10 está ligeramente reducido uniéndose al hipolófido bastante lingualmente, y en 20 ocasiones presenta un desarrollo completo; en éstos últimos se orienta levemente hacia la parte posterolabial del diente. El hipolófido tiene una posición más o menos transversal o levemente dirigido hacia la zona anterolabial. Las dos crestas posteriores se unen siempre labialmente, y lingualmente lo hacen en el 15 % de los casos. El sérido se dirige desde ligera a fuertemente hacia atrás.

Descripción de Ligerimys aff. magnus de Ramblar 4A

D¹ — El anterolofo, labialmente, se encuentra bastante aislado del protolofo. El protolofo en su borde labial suele estar aislado, menos en 1 caso en el que existe una cresta longitudinal que le une al metalofo; lingualmente el protolofo se une al brazo posterior del protocono. La cresta longitudinal se orienta marcadamente hacia la parte posterolingual. No existe mesolofo salvo en 1 caso en el que observamos un pequeñísimo tubérculo labial. El meta- y el posterolofo pueden estar o no unidos labialmente, indistintamente, pero cuando están separados lo están por medio de un surco somero. Ambas crestas posteriores llegan al hipocono. El seno está orientado hacia adelante.

P¹ — Cuando no están muy desgastados se puede observar que son bastante hipsodontos. El contorno es redondeado, siendo la parte anterior todavía más redondeada que la posterior. El anterolofo no se une al protolofo en el paracono; en 1 caso es más bajo que las otras crestas y se encuentra reducido, en los demás casos su desarrollo es normal. El protolofo, que se orienta posterolingualmente, se une al fino brazo posterior del protocono; en 1 caso se extiende labialmente un poco hacia atrás. En ningún caso se observa mesolofo. La cresta longitudinal se orienta levemente hacia la zona posterolingual. El metalofo es bastante transversal. En dientes poco gastados se

observa que el posterolofos se encuentra aislado labialmente. El seno se orienta desde ligera a fuertemente hacia adelante.

M¹ — El anterolofos, en su parte más lingual, se arquea dirigiéndose hacia atrás; se encuentra aislado del protolofos en el paracono. El protolofos se orienta posterolingualmente y se une, salvo en 1 caso, al brazo posterior del protocono; este brazo es fino y estrecho siendo más bajo que el resto de las crestas. En 2 casos existe un mesolofos pequeño de desarrollo exclusivamente labial, en los otros 7 ejemplares no existe mesolofos. La cresta longitudinal se orienta ligeramente hacia la parte posterolingual. El metalofos es transversal y está unido o no al posterolofos en el metacono; cuando se encuentran separados el surco existente entre ambos es poco profundo. El posterolofos en su mitad más labial está arqueado y en su mitad más lingual es bastante transversal. El seno se orienta fuertemente hacia adelante.

M² — El anterolofos no se une al protolofos en el paracono. En 2 casos el protolofos se une a la rama posterior del protocono, en los otros 4 está claramente aislado en esta zona. El protolofos tiene una orientación fuertemente posterolingual, y en 1 caso no se une al metalofos en la mitad de la anchura del diente; normalmente se une a esta cresta dando lugar a una morfología en Y. En 1 caso existe un mesolofos de escaso desarrollo y de posición labial, en 3 casos existe en esta zona un pequeño tubérculo y en 2 casos el mesolofos está completamente ausente; en ocasiones existe una baja muralla labial entre proto- y metalofos. El metalofos es bastante transversal, en 1 caso se prolonga labialmente hacia adelante. El posterolofos en 1 caso no llega al hipocono. El seno se orienta desde ligera a fuertemente hacia adelante, pero en general menos que en el M¹. En 1 ejemplar se observa un tubérculo lingual en el seno.

M³ — En general, todas las crestas se unen labialmente entre sí. La morfología más común es la Y: el proto- y el metalofos se unen entre sí en la mitad de la anchura del diente formando una Y. Existen un par de dientes que presentan una morfología un poco diferente: de la unión central del proto- y metalofos salen dos ramas, una anterior y otra posterior, que se unen respectivamente a la parte lingual del antero- y del posterolofos.

D₄ — Siempre están presentes las cinco crestas. El anterolofido se une lingual y labialmente al metalofido; éste último tiene una forma desde fuertemente cóncava hasta rectilínea y tiene una orientación anterolabial. El mesolofido se encuentra ligeramente reducido en 3 casos, en 1 de éstos es bastante largo, pero no llega a la cresta longitudinal y en los otros 2 no llega al borde lingual; en los demás casos tiene buen desarrollo, pero se observa que es más bajo que el resto de las crestas. Salvo en 1 caso, la cresta longitudinal está presente, siendo una cresta fina. El hipo- y el posterolofido no se unen lingualmente pero ambos llegan al hipocónido. El sénido se inclina hacia atrás.

P₄ — El anterolofido es bastante pequeño, pero en 3 ocasiones se une por sus dos extremos al metalofido, en 2 casos está aislado lingualmente y en otros 2 no se puede observar bien. En 5 casos el mesolofido está completo, en 2 está totalmente ausente, y en 1 se encuentra reducido. Cuando el mesolofido está presente es ligeramente más bajo que el resto de las crestas, orientándose posterolabialmente y uniéndose al metalofido en el borde lingual; cuando el mesolofido está reducido se presenta como un tubérculo lingual que se une al metalofido y/o como un tubérculo que sale de la cresta longitudinal. La cresta longitudinal siempre está presente, es longitudinal en su primer tramo y luego se orienta fuertemente hacia la parte anterolabial hasta llegar al protocónido. El hipolofido es transversal o levemente inclinado anterolabialmente. El posterolofido en su parte más lingual suele ser más bajo que el hipolofido, pueden estar unidos o no en el entocónido; cuando se unen, lo hacen por debajo de la superficie oclusal. El sénido es casi transversal o levemente inclinado hacia atrás.

Un ejemplar presenta características especiales en su parte anterior: posee una cresta anterior de buen desarrollo que labialmente se une a la parte más externa de la cresta longitudinal y lingualmente se extiende por lo menos hasta 1/3 de la longitud del diente. Presenta también una cresta de posición longitudinal, más o menos en la mitad de la anchura del diente, que en la zona mesial se une a la cresta anterior y posteriormente está libre.

$M_{1,2}$ — El anterolóbido es pequeño en 1 caso, en los demás tiene un desarrollo medio; en 3 ocasiones se une labial y lingualmente al metalóbido y en 5 está libre labialmente. El metalóbido en su mitad lingual es cóncavo y en la labial es rectilíneo. El mesolóbido tiene un desarrollo normal en 8 casos y en 2 está reducido; en 1 de estos 2 últimos el mesolóbido tiene un desarrollo lingual, uniéndose en este borde al metalóbido, en el otro caso se desarrolla como una pequeña cresta a partir de la cresta longitudinal. El mesolóbido, cuando se presenta completo, es más bajo que el resto de las crestas y se une al metalóbido en el metacónido, pero por debajo de la superficie oclusal. El hipolóbido es desde transversal a inclinado anterolabialmente. El hipo- y el posterolóbido suelen unirse lingualmente; en esta zona el posterolóbido es más bajo que el hipolóbido, por tanto su unión se realiza por debajo de la superficie oclusal. El sérido se orienta ligeramente hacia atrás.

M_3 — Cuando el anterolóbido está presente es pequeño, en 2 casos se une por sus dos extremos al metalóbido, en 1 está libre lingualmente y en 4 está ausente. En un par de dientes se observa una pequeña protuberancia en la parte más anterior del diente (cuando no existe anterolóbido). El metalóbido es transversal. En 2 casos no existe mesolóbido, en 1 ejemplar tiene un desarrollo exclusivamente lingual como un pequeño tubérculo y se une al metalóbido en este borde; en otros 4 casos se desarrolla como una pequeña cresta que en 1 de ellos no llega al hipolóbido (unión de meso- e hipolóbido), y en el resto se une a esta cresta, pero la unión no se produce en la mitad de la anchura del diente sino en su zona más lingual; sólo en 1 caso esta unión se produce en la mitad de la anchura del diente. El hipo- y el posterolóbido siempre se unen labialmente y, salvo en 2 ejemplares, también lingualmente. El sérido se orienta levemente hacia atrás.

Discusión

Las poblaciones de Ramblar 3B y Ramblar 4A son morfológicamente muy semejantes; métricamente la única diferencia reseñable es la mayor talla de los M^2 de Ramblar 4A. Es difícil ponderar este hecho, ya que es posible que si el número de los M^2 de Ramblar 4A no fuera tan escaso, el rango de variabilidad de las longitudes de los M^2 sería más amplio y sus valores se solaparían con los máximos mostrados por los M^2 de Ramblar 3B.

Las poblaciones de Ramblar 3B y Ramblar 4A presentan muchas características propias de *L. magnus* sp. nov. descrito en Bañón 2 y 5 tales como: la forma de la cresta longitudinal en P^4 y M^1 , y la morfología general de los M^2 (presencia frecuente de la baja muralla labial entre proto- y metalofo; forma típica en Y de la unión central de estas dos crestas; la orientación hacia atrás del extremo lingual del anterolobo).

Sin embargo, entre las poblaciones de Ramblar y de Bañón existen diferencias importantes. En la Tabla 6 se representan los porcentajes calculados para la presencia de mesolobidos reducidos o ausentes en los P_3 , $M_{1,2}$ y M_3 . Observamos que los porcentajes son mucho menores en Ramblar 3B y Ramblar 4A. Por último, la especie de Ramblar 3B y Ramblar 4A presenta una talla menor que *L. magnus* sp. nov. de Bañón 5 y Bañón 2 (Fig. 55). Para poder valorar esta diferencia de tallas se ha utilizado el test de homogeneidad *t* de Student, para la longitud de los $M_{1,2}$ de Bañón 2 y de Ramblar 3B, ya que estas dos son las poblaciones con mayor número de ejemplares.

Tabla 6. Porcentajes obtenidos de la presencia de mesolófidos reducidos o ausentes en los P_4 , $M_{1,2}$ y M_3 de *L. aff. magnus* de Ramblar 3B y Ramblar 4A y de *L. magnus* de Bañón 5 y Bañón 2.

Elemento	<i>Ligerimys aff. magnus</i>		<i>Ligerimys magnus</i>	
	Ramblar 4A	Ramblar 3B	Bañón 5	Bañón 2
P_4	37.5 %	38.5 %	100 %	86 %
$M_{1,2}$	20 %	22 %	100 %	58 %
M_3	57 %	61 %	100 %	75 %

Tabla 7. Valor del test de homogeneidad t de Student para las longitudes medias de los $M_{1,2}$ de *L. magnus* de Bañón 2 y *L. aff. magnus* de Ramblar 3B.

Media		Frecuencia		Varianza		Valor t
BN2	RA3B	BN2	RA3B	BN2	RA3B	
1.43	1.31	51	84	0.010	0.006	7.40

El valor de t es 7.40, encontrándose por encima del valor de significación del 99 %. La diferencia de tallas es, estadísticamente hablando, altamente significativa, lo que nos hace pensar en una fuerte heterogeneidad, no debida, al azar, entre las poblaciones de Bañón 2 y Ramblar 3B.

Estas diferencias, en los porcentajes de mesolófidos reducidos o ausentes y en la talla, son las que nos impiden asimilar el material de Ramblar 3B y Ramblar 4A a *L. magnus*, si bien las semejanzas morfológicas, reseñadas anteriormente, y que son parte de las características diagnósticas de *L. magnus* nos indican la existencia de una probable relación entre *L. aff. magnus* de Ramblar 3B y Ramblar 4A y *L. magnus* de Bañón 5 y Bañón 2.

Ligerimys sp.

Yacimiento — Bañón 2.

Material y medidas

M_3 : 0.89 X 0.75 (ver Fig. 50).

Descripción y discusión

En Bañón 2 junto al *Ligerimys* de gran talla *L. magnus* sp. nov., se ha encontrado un único M_3 de medidas muy pequeñas. Este elemento ha sufrido un elevado desgaste, no pudiendo observarse la presencia o ausencia del anterolófido; el mesolófido está presente y el sénido labial es bastante transversal.



Fig. 50. M_3 izdo. de *Ligerimys* sp. de Bañón 2, RGM 268.503.

La presencia de este único ejemplar es insuficiente para poder incluirlo, incluso con dudas, en alguna de las especies de *Ligerimys* de talla pequeña.

Yacimiento — Olmo Redondo 1.

Material y medidas (Lám. 20, fig. 12-13)

Elemento	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
P ⁴	2	0.97	0.98	0.99	2	1.10	1.13	1.15
M ²	1	—	0.87	—	0	—	—	—

Descripción y discusión

Las 3 únicas piezas de *Ligerimys* encontradas en Olmo Redondo 1 han sufrido bastante desgaste, por lo que sus características morfológicas se encuentran oscurecidas. Ninguno de los ejemplares presenta mesolofa. Se trata de un *Ligerimys* de talla pequeña. Es probable que se trate de la misma especie encontrada en Olmo Redondo 2 (*L. palomae* sp. nov.), localidad próxima a Olmo Redondo 1; pero teniendo en cuenta la dificultad, ya apuntada en las discusiones anteriores, para distinguir las distintas especies de *Ligerimys* de talla pequeña por medio de las piezas superiores, creemos conveniente dejar indeterminada la denominación de *Ligerimys* de Olmo Redondo 1.

Ligerimys palomae sp. nov.

Lám. 18: fig. 16-22; 28: fig. 1-15; 29: fig. 1-19.

Holotipo — M_{1,2} izdo., RGM 333.141, Lám. 29, fig. 14.

Localidad tipo — San Roque 2 (provincia de Zaragoza), colección RGM, Leiden, Holanda.

Derivatio nominis — Dedicado a la Dra. Paloma Sevilla (Departamento de Paleontología U.C.M.).

Edad — Zona B de Daams & Freudenthal (1981).

Repartición — San Roque 1 y 2, Olmo Redondo 2.

Distribución estratigráfica — Aragoniense inferior, Mioceno inferior de España.

Diagnosis

Ligerimys de talla pequeña. En los P⁴, a la altura del protocono se produce una inflexión del anterolofa que casi aísla esta cresta del protocono. El protolofa, con relativa frecuencia, se encuentra separado del protocono por medio de un surco. El mesolofa puede estar presente, en algún M^{1,2}, como un pequeño tubérculo labial o mesostilo. En los M_{1,2} el anterolofido está ausente en muy pocas ocasiones, presentando un desarrollo variable. El mesolofido está fuertemente reducido o totalmente ausente en el 30-50 % de los M_{1,2}, este porcentaje de reducción es todavía mayor en los P₄ y M₃.

Diagnosis diferencial

L. palomae sp. nov. se diferencia por su menor talla de *L. lophidens*. *L. fahlbuschi* sp. nov., *L. floranței* y de *L. magnus* sp. nov.

L. palomae sp. nov. difiere de *L. antiquus* por la reducción o ausencia de mesolofido en M_{1,2}. Así mismo difiere por ello de *L. ellipticus*, como también por la inflexión del anterolofa en los P⁴, el mayor desarrollo del anterolofido en M_{1,2} y la orientación divergente de los senos y sépidos.

L. palomae sp. nov. difiere de *L. freudenthali* sp. nov. por su menor frecuencia de mesolófidos ausentes o reducidos; por la falta de conexión entre protolofos y protoconos en algunos P⁴; por la mayor reducción de la parte anterior del P₄; por la conexión del hipocónido y la falta de unión entre hipoléfido y posteroléfido en P₄ y por la unión más labial entre hipoléfido y cresta longitudinal en M_{1,2}. El M₃ de *L. freudenthali* presenta una peculiar inflexión y conexión doble del posteroléfido que no posee *L. palomae*.

Yacimientos — San Roque 2, San Roque 1 y Olmo Redondo 2.

Material y medidas

Elemento	Longitud			Anchura				
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
San Roque 2								
D ⁴	11	0.97	1.02	1.08	9	0.96	0.99	1.06
P ⁴	12	0.88	0.95	1.05	10	1.03	1.09	1.18
M ¹	10	1.01	1.07	1.13	8	1.18	1.26	1.36
M ²	13	0.84	0.92	1.09	10	1.02	1.17	1.25
M ³	8	0.67	0.72	0.81	5	0.87	0.92	1.00
D ₄	14	1.09	1.19	1.30	13	0.76	0.80	0.87
P ₄	6	1.04	1.07	1.14	7	0.92	0.98	1.07
M _{1,2}	28	0.97	1.07	1.18	26	0.91	1.02	1.14
M ₃	6	0.80	0.90	0.96	6	0.76	0.83	0.92
San Roque 1								
D ⁴	21	0.94	1.01	1.10	20	0.84	0.97	1.08
P ⁴	12	0.84	0.95	1.04	12	0.94	1.06	1.13
M ¹	17	1.03	1.08	1.17	16	1.09	1.22	1.36
M ²	21	0.84	0.92	1.00	16	1.01	1.18	1.31
M ³	9	0.65	0.71	0.76	6	0.83	0.95	1.03
D ₄	11	1.03	1.17	1.25	12	0.68	0.77	0.83
P ₄	7	0.99	1.08	1.15	9	0.81	0.89	0.97
M _{1,2}	27	0.93	1.10	1.26	29	0.95	1.01	1.12
M ₃	25	0.78	0.97	1.11	21	0.74	0.88	0.99
Olmo Redondo 2								
D ⁴	9	0.98	1.03	1.10	8	0.97	1.03	1.07
P ⁴	5	1.00	1.05	1.11	5	1.11	1.15	1.21
M ¹	4	0.98	1.08	1.16	4	1.17	1.25	1.30
M ²	11	0.85	0.89	0.95	8	1.12	1.17	1.26
M ³	5	0.66	0.72	0.79	5	0.93	0.99	1.06
D ₄	3	1.06	1.19	1.27	5	0.72	0.77	0.82
P ₄	3	0.92	1.03	1.12	2	0.84	0.91	0.99
M _{1,2}	17	1.00	1.07	1.19	16	0.92	1.02	1.07
M ₃	8	0.86	0.92	1.02	8	0.82	0.87	0.92

Descripción de Ligerimys palomae de San Roque 2

D⁴ — El mesolofos en 8 ejemplares está ausente, en 2 es un tubérculo de escaso desarrollo y de posición labial, y en 1 ocasión es una pequeña cresta que sale del seno labial central y llega a la base del protolofos en su mitad labial. La cresta longitudinal se inclina posterolingualmente. El meta- y el posterolofos no se unen en el borde labial, lingualmente sí se encuentran unidos. El seno se dirige desde leve a fuertemente hacia adelante.

P⁴ — Tiene un contorno redondeado y un aspecto globoso. El anterolofa en 1 ejemplar está reducido en la zona labial, en el resto de los ejemplares llega hasta el borde labial y en esta zona se encuentra separado del protolofa por medio de un surco. El anterolofa en su zona más lingual presenta una inflexión, dejando casi aislado al protocono. En 1 ejemplar el protolofa está interrumpido quedando dividido en dos trozos: uno de posición labial y otro lingual. El metalofa en 1 caso sólo tiene desarrollo labial, se une o no, indistintamente, al posterolofa labialmente; lingualmente ambas crestas posteriores se encuentran unidas en el hipocono. La cresta longitudinal siempre está presente, es paralela a la longitud del diente o está ligeramente inclinada hacia la zona posterolingual. El mesolofa en 11 casos está ausente y en un solo caso se desarrolla como un pequeño tubérculo labial. El seno se orienta hacia adelante y los senos labiales son más o menos transversales aunque los dos anteriores se pueden inclinar muy levemente hacia la zona posterolingual.

M^{1,2} — Ambos elementos repiten las mismas características, salvo que en los M¹ el anterolofa es muy rectilíneo y al llegar a la zona más lingual se curva bruscamente hacia atrás; en los M² esta curvatura del anterolofa está menos marcada. El antero- y el protolofa no se unen en la zona labial. El mesolofa en 17 ejemplares está ausente y sólo en 1 caso se desarrolla como un pequeño tubérculo labial. El protolofa se suele unir al protocono por medio de un brazo posterior de esta cúspide; en 1 caso está separado del protocono por medio de un estrecho surco. Las crestas, en general, en los M² son más paralelas entre sí; en los M¹ son más oblicuas, dirigiéndose, sobre todo el protolofa y en menor medida el metalofa, hacia la parte posterolingual. La cresta longitudinal en los M² es paralela a la longitud del diente y en los M¹ se dirige fuertemente hacia la parte posterolingual. El meta- y el posterolofa pueden unirse o no labialmente. El seno puede ser transversal (en los M² sobre todo) o dirigirse desde ligera a fuertemente hacia adelante. En los M² los senos labiales son casi transversales.

M³ — El antero- y el posterolofa se unen externa e internamente, dando lugar a una cresta circular. Podemos distinguir 3 morfologías (Fig. 63). Una de éstas es: el protolofa, de buen desarrollo y el metalofa, de menor tamaño, se unen en la mitad del diente, formando una Y.

Otra de las morfologías es: proto- y metalofa son paralelos entre sí, llegando labialmente a la cresta circular; lingualmente el metalofa llega también a la cresta circular pero el protolofa se encuentra aislado. No existe cresta longitudinal, y el proto- y el metalofa no se unen entre sí directamente.

La tercera morfología presenta una única cresta situada en la mitad del diente (protolofa?), esta cresta puede ser desde transversal a estar inclinada posterolingualmente.

D₄ — El antero-, el hipo- y el posterolofa se encuentran siempre bien desarrollados. El anterolofa siempre se une por sus dos extremos al metalofa. El metalofa en 2 casos se encuentra partido y el mesolofa sólo en 4 ocasiones presenta un desarrollo normal, en los demás casos puede estar interrumpido, desarrollándose en dos trozos, o ser un tubérculo de posición lingual o que sale de la cresta longitudinal. El hipo- y el posterolofa se encuentran siempre separados lingualmente. El sínido se orienta hacia atrás.

P₄ — La parte anterior se encuentra redondeada y reducida con respecto a la posterior. El anterolofa presenta un buen desarrollo y siempre se une labial y lingualmente al metalofa. En 1 caso el mesolofa está ausente, en 2 casos está reducido y se desarrolla como un pequeño tubérculo lingual que se une al metalofa, en 2 casos presenta un desarrollo completo siendo rectilíneo y dirigiéndose posterolabialmente. El hipolofa es o transversal o se orienta levemente hacia la zona anterolabial. El sínido

se dirige hacia atrás de manera muy ligera. Los sénidios labiales se orientan anterolabialmente.

$M_{1,2}$ — El anterolofido en 1 ejemplar está ausente; en los demás casos su desarrollo es muy variable, desde largo (4), mediano (11) a pequeño (9), sus conexiones también son variables (Fig. 67). El mesolofido se encuentra ausente en 3 casos, en 12 ejemplares se encuentra fuertemente reducido (Fig. 68), en 3 ocasiones está un poco reducido en su zona más labial, y en 13 ejemplares presenta un desarrollo completo. Cuando el desarrollo del mesolofido es normal, suele ser más bajo y estrecho que el resto de las crestas y en muchas ocasiones se encuentra lingualmente aislado del metalofido por medio de un surco. Cuando el mesolofido está ausente o reducido se produce igual la inflexión en la cresta longitudinal en el punto en que tendría que unirse el mesolofido. No se observa una relación aparente entre el tamaño del anterolofido y la reducción del mesolofido. El hipo- y el posterolofido siempre están bastante aislados internamente. Cuando el mesolofido tiene un desarrollo normal y se une en su zona más labial al hipolofido, esta unión se efectúa puntualmente o por medio de una pequeña cresta longitudinal; la posición de esta unión suele ser en la mitad de la anchura del diente, aunque en 2 ocasiones se observa que esta unión se efectúa en la zona un poco más lingual. El sénidio puede ser desde casi transversal hasta dirigido hacia atrás. Los sénidios linguales suelen ser bastante transversales y paralelos entre sí.

M_3 — En sólo 1 ocasión se observa un diminuto anterolofido de posición lingual y unido por sus dos extremos al metalofido. El metalofido es rectilíneo o transversal. El mesolofido sólo en 1 caso se encuentra presente, está muy reducido y se une al hipolofido en la mitad más lingual de éste. El hipo- y el posterolofido se encuentran lingualmente separados. El sénidio se orienta levemente hacia atrás.

Descripción de Ligerimys palomae de San Roque 1

D^4 — En 1 ejemplar, de un total de 21, la cresta longitudinal se encuentra interrumpida.

P^4 — El anterolofio presenta peor desarrollo que el resto de las crestas; en 2 casos se encuentra aislado del protocono por medio de un surco. El meta- y el posterolofio en 1 caso no están unidos lingualmente.

$M^{1,2}$ — Ver en la Fig. 59 la ausencia o presencia de mesolofio y su grado de desarrollo.

Lámina 28

Ligerimys palomae sp. nov.

San Roque 1.

Fig. 1. D^4 dcho., RGM 333.422.

Fig. 2. P^4 izdo., RGM 300.284.

Fig. 3. M^1 izdo., RGM 300.297.

Fig. 4. M^1 izdo., RGM 333.454.

Fig. 5. M^2 izdo., RGM 333.448.

Fig. 6. M^3 izdo., RGM 333.471.

Fig. 7. M^3 dcho., RGM 300.304.

Fig. 8. D_4 dcho., RGM 333.358.

Fig. 9. P_4 izdo., RGM 333.361.

Fig. 10. P_4 dcho., RGM 333.364.

Fig. 11. $M_{1,2}$ izdo., RGM 300.328.

Fig. 12. $M_{1,2}$ dcho., RGM 300.320.

Fig. 13. $M_{1,2}$ dcho., RGM 333.378.

Fig. 14. M_3 dcho., RGM 333.409.

Fig. 15. M_3 izdo., RGM 333.397.

Ligerimys ellipticus Daams, 1976 San Roque 1.

Fig. 16. P^4 izdo., RGM 333.431.

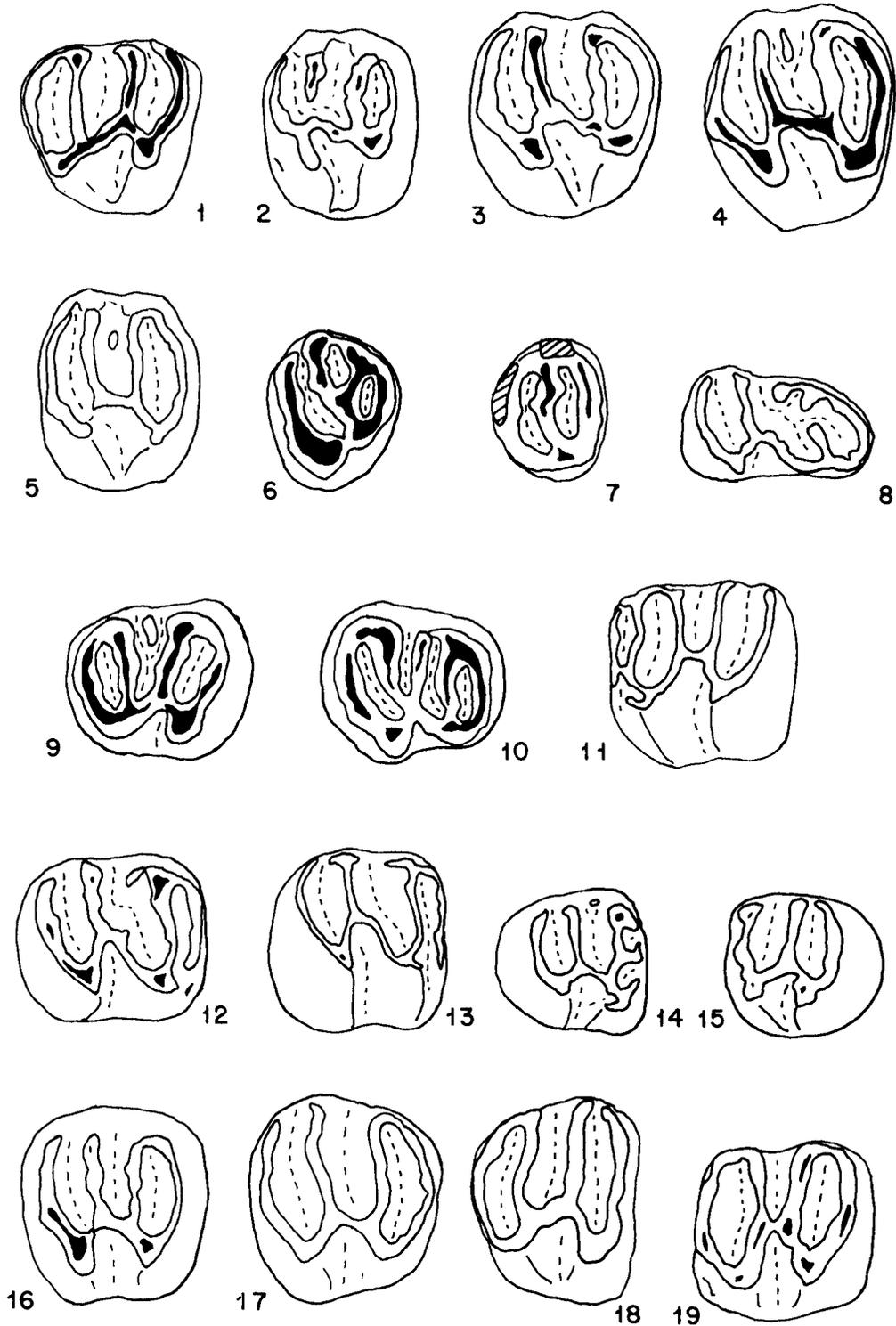
Fig. 17. M^1 izdo., RGM 300.301.

Fig. 18. M^2 dcho., RGM 300.292.

Fig. 19. $M_{1,2}$ izdo., RGM 333.384.

Aprox. $\times 29$.

Lám. 28



M³ — Existe el morfotipo en Y y el morfotipo que presenta sólo una cresta central (Fig. 63).

D₄ — El anterolóbido se une por sus dos extremos al metalóbido, salvo en 1 ejemplar que no tiene conexión labial. El metalóbido en 6 casos se encuentra dividido en dos trozos. En 1 ejemplar existe una cresta accesoria longitudinal, de posición lingual, entre el antero- y el metalóbido. En 6 casos de 13 el mesolóbido se encuentra completo.

P₄ — Ver la variabilidad del desarrollo del mesolóbido en la Fig. 65.

M_{1,2} — El anterolóbido se encuentra ausente en 1 caso, en 5 es pequeño, en otros 5 casos tiene un desarrollo mediano y en 10 ejemplares es largo. Los distintos tipos de conexiones que presenta el anterolóbido y el desarrollo del mesolóbido se pueden ver en las Fig. 67 y 68.

M₃ — En 7 ejemplares el anterolóbido está ausente, en 9 tiene un desarrollo muy escaso y exclusivamente lingual, y en 1 caso llega a tener un desarrollo mediano, si bien no llega al borde labial. Las conexiones del anterolóbido con el metalóbido, y el desarrollo del mesolóbido pueden observarse en las Fig. 72 y la Fig. 73.

Descripción de Ligerimys palomae de Olmo Redondo 2

D⁴ — En la Fig. 57 se puede observar el número de ejemplares en los que el mesolobo está ausente o presente, y en este último caso su grado de desarrollo.

P⁴ — En 1 de los ejemplares vemos que el protofofo no llega al protocono y en el mismo ejemplar se observa que la cresta longitudinal está interrumpida.

M^{1,2} — En 5 casos el protofofo se encuentra ligeramente separado del brazo posterior del protocono. En la Fig. 59 se puede observar la presencia (y su desarrollo) o ausencia del mesolobo.

M³ — Observamos en la Fig. 63 la existencia del morfotipo en Y y del morfotipo en paralelo.

Existe 1 ejemplar que presenta las siguientes características: el antero- y el posterolobo se unen en el borde externo, en el interno se encuentran separados por un surco. En la zona central del diente sólo existe una cresta, ésta se une a la cresta labial y luego se dirige posterolingualmente hasta unirse al posterolobo.

D₄ — En 1 caso existe una cresta longitudinal accesoria que conecta el anterolóbido con el metalóbido en la mitad de la anchura del diente. El mesolóbido en 1 ejemplar se encuentra ausente, en 2 casos se encuentra partido.

P₄ — El metalóbido está interrumpido, por su zona central, en 1 ejemplar. Ver la variabilidad del mesolóbido en la Fig. 65.

Lámina 29

Ligerimys palomae sp. nov.

San Roque 2.

Fig. 1. D⁴ dcho., RGM 333.156.

Fig. 2. P⁴ izdo., RGM 333.160.

Fig. 3. P⁴ izdo., RGM 333.168.

Fig. 4. M¹ izdo., RGM 333.210.

Fig. 5. M¹ izdo., RGM 333.205.

Fig. 6. M² dcho., RGM 333.112.

Fig. 7. M² izdo., RGM 333.209.

Fig. 8. M³ dcho., RGM 333.175.

Fig. 9. M³ dcho., RGM 333.177.

Fig. 10. M³ dcho., RGM 333.173.

Fig. 11. D₄ dcho., RGM 300.267.

Fig. 12. P₄ dcho., RGM 333.196.

Fig. 13. M_{1,2} izdo., RGM 333.140.

Fig. 14. M_{1,2} izdo., RGM 333.141.

Fig. 15. M_{1,2} izdo., RGM 333.133.

Fig. 16. M_{1,2} izdo., RGM 333.146.

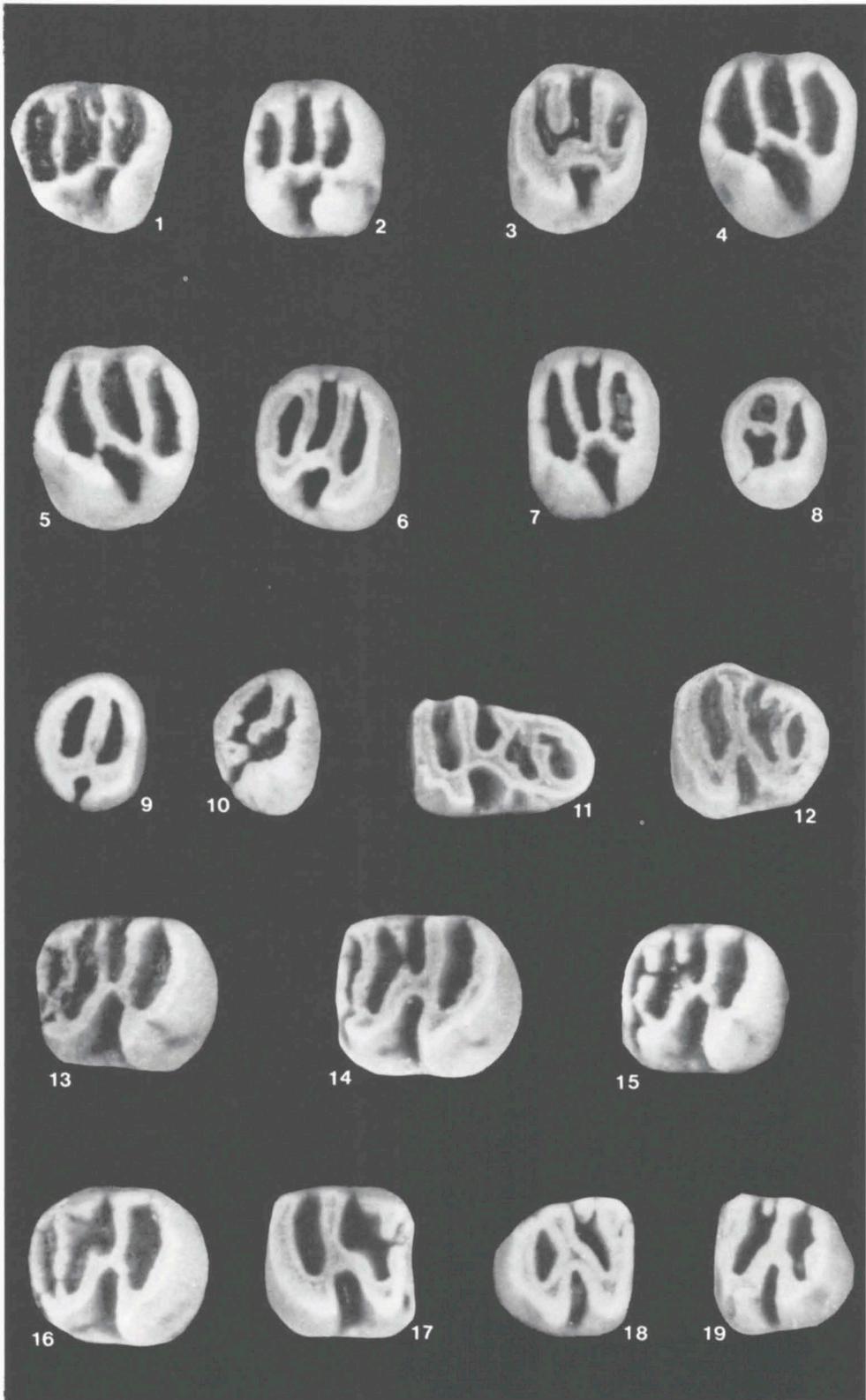
Fig. 17. M_{1,2} dcho., RGM 333.127.

Fig. 18. M₃ dcho., RGM 333.197.

Fig. 19. M₃ izdo., RGM 333.206.

Aprox. × 25.

Lám. 29



$M_{1,2}$ — El anterolóbido tiene un desarrollo variable, desde pequeño hasta largo, se une por sus dos extremos al metalóbido. Ver en la Fig. 68 el desarrollo del mesolóbido.

M_3 — Sólo en 1 ejemplar existe anterolóbido, se encuentra muy reducido y su desarrollo es exclusivamente lingual, uniéndose por sus dos extremos al metalóbido. Ver en la Fig. 73 la variabilidad del mesolóbido; cuando esta cresta no existe, el metalóbido en su borde lingual se dirige hacia atrás, no llegando nunca al hipolóbido.

Discusión

En San Roque 1-2 y Olmo Redondo 2 hemos encontrado una pequeña especie de *Ligerimys*, caracterizada por la presencia de mesolóbido reducido o ausente en los $M_{1,2}$ (48 % en San Roque 2, 33 % en San Roque 1 y 50 % en Olmo Redondo 2); en P_4 y M_3 esta reducción se presenta con más frecuencia (P_4 : 60 % en San Roque 2, 57 % en San Roque 1, 100 % en Olmo Redondo 2; M_3 : 100 % en San Roque 2 y Olmo Redondo 2 y 96 % en San Roque 1), si bien los porcentajes hallados en los P_4 y M_3 son necesariamente menos significativos que los de los $M_{1,2}$, ya que contamos con menor número de ejemplares. En los $M_{1,2}$ en los que el mesolóbido se encuentra ausente o reducido, la cresta longitudinal sigue presentando una inflexión de la que tendría que partir el mesolóbido. Los P_4 son muy típicos debido a la inflexión del anterolóbido a la altura del protocono, y la separación de esta cúspide y el protocono.

Hemos encontrado otras especies de *Ligerimys* que tienen un tamaño muy semejante a las poblaciones de San Roque 1-2 y Olmo Redondo 2: *L. antiquus* Fahlbusch, 1970 de Navarrete del Río, Ramblar 1, Valhondo 1, Bañón 11A y Moratilla 1; *L. freudenthali* sp. nov. de Moratilla 1 y *L. ellipticus* Daams, 1976 de Buñol, Vargas 1A, Olmo Redondo 5 y 8.

Ya en la diagnosis diferencial hemos señalado las diferencias existentes entre estas especies y *L. palomae* sp. nov. de San Roque 2 y 1, y Olmo Redondo 2. Las características de P_4 y el porcentaje de reducción de los mesolófidios en los $M_{1,2}$, han sido los criterios que nos permiten distinguir a *L. palomae* sp. nov. entre estos taxones, a parte de otros rasgos morfológicos invocados en la diagnosis diferencial, especialmente en el caso de *L. ellipticus* y *L. freudenthali* sp. nov., que nos permiten separarlos de *L. palomae*.

En los molares superiores de todas estas especies de *Ligerimys* de pequeña talla no hemos podido distinguir caracteres diagnósticos para cada uno de los taxones, como los de *L. ellipticus* caracterizados por la transversalidad de las crestas y de los senos. Por tanto, sólo en el caso de poseer dientes inferiores en número significativo, sobre todo en lo que se refiere a los $M_{1,2}$, podremos llegar a efectuar una determinación a nivel específico.

En *L. antiquus* de Bañón 11A hemos encontrado algunos caracteres que anunciaban características de *L. palomae* sp. nov., como por ejemplo: la constricción del anterolóbido a la altura del protocono en P_4 ; la existencia de algún $M_{1,2}$ (4 de 53 ejemplares), en donde el mesolóbido —de buen desarrollo— se encuentra aislado del hipolóbido por medio de un surco, en la parte central del diente. Esto nos indica el inicio de la reducción de esta cresta. Es posible que *L. palomae* sp. nov. sea el descendiente de *L. antiquus* en España.

En San Roque 1 junto con *L. palomae* sp. nov. se han encontrado 10 ejemplares en todos puntos comparables a *L. ellipticus*, pero debido a la escasez de este material se ha determinado como *Ligerimys* cf. *ellipticus*, describiéndose en el apartado correspondiente a esta especie.

Ligerimys florancei Stehlin & Schaub, 1951

Lám. 30: fig. 1-17.

- 1951 *Ligerimys florancei* sp. nov. – Stehlin & Schaub, 1951, p. 132, 295, 357; fig. 192, 508.
 1964 *Eomys lophidens* Dehm, 1950 – Čtyroký et al., p. 152.
 pars 1967 *Ligerimys lophidens* (Dehm), 1950 – de Bruijn, p. 164-166.
 1968 *Ligerimys florancei* Stehlin & Schaub, 1951 – Hugueney & Mein, p. 188-189, fig. 1-4.
 1969 *Ligerimys florancei* Stehlin & Schaub, 1951 – Baudelot, p. 224.
 1970 *Ligerimys florancei* Stehlin & Schaub, 1951 – Fahlbusch, p. 108, lám. 1, fig. 8; lám. 2, fig. 8; lám. 4, fig. 27-33; lám. 6, fig. 1-12; lám. 7, fig. 23-32; lám. 9, fig. 18-27; lám. 10, fig. 40-50; lám. 11, fig. 28-29.
 1972 *Ligerimys florancei* Stehlin & Schaub, 1951 – Cicha et al., p. 132, tabl. 2.
 1974 *Ligerimys florancei* Stehlin & Schaub, 1951 – Fejfar, p. 124-126; lám. 7, fig. 12; lám. 13, fig. 1-10, 14-15.
 1981 *Ligerimys florancei* Stehlin & Schaub, 1951 – Agustí, p. 165-166, lám. 3, fig. 10-12.
 1983 *Ligerimys florancei* Stehlin & Schaub, 1951 – Agustí, p. 420-421, lám. 2, fig. 12-14.

Lectotipo — M₁ dcho., Mus Basilea SO.4604, p. 108 in Fahlbusch, 1970.*Localidad tipo* — Suèvres (Loir-et-Cher, Francia).*Edad* — MN4 de Mein (1975).*Repartición* — Suèvres, St. Vincent, Vieux-Collonges, La Romieu, Hirschtal, Kaiserstuhl, Erkershofen, Dolnice 1-3, Orechov, Can Martí Vell I y II, Villafeliche 2A, Olmo Redondo 3.*Distribución estratigráfica* — Aragoniense inferior (Mioceno inferior) de Francia, Alemania, Checoslovaquia y España.*Diagnosis original traducida (Stehlin & Schaub, 1951, p. 357)*

Los molares superiores no presentan mesolofos. El metalofos es como en *Pseudotheridomys*. Los molares inferiores tienen 4 crestas transversales; el sérido y el mesosérido son valles simétricos, separando los dos rombos de la corona. Los P₄ tienen anterolofido.

Diagnosis rectificada traducida (Fahlbusch, 1970, p. 108)

La morfología dental, en los molares inferiores forma un 8. La superficie oclusal es plana. El anterolofido en los P₄ es robusto y con frecuencia se encuentra interrumpido, pero en los M_{1,2,3} el anterolofido está reducido completa o casi completamente. La cresta longitudinal de P₄, M_{1,2} es corta y se sitúa en la parte lingual de la línea que separa en dos mitades la anchura del diente. Los sinclinales linguales II y IV están casi cerrados. En los M₃ el sinclinal lingual III es corto o falta, ya que la cresta longitudinal desaparece al fundirse la parte anterior y la parte posterior del diente. Los molares superiores, sólo en algunos casos, poseen un mesolofos rudimentario. El seno es transversal o ligeramente curvado hacia adelante.

Yacimientos — Villafeliche 2A y Olmo Redondo 3.*Material y medidas*

Elemento	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
Villafeliche 2A								
D ⁴	17	1.12	1.22	1.32	16	0.99	1.07	1.22
P ⁴	15	1.09	1.22	1.33	14	1.11	1.23	1.31
M ¹	22	1.08	1.25	1.36	21	1.20	1.35	1.45
M ²	20	0.98	1.06	1.13	20	1.17	1.29	1.40
M ³	9	0.74	0.83	0.92	7	0.85	1.00	1.11

Elemento	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
D ₄	12	1.22	1.37	1.49	13	0.79	0.92	1.01
P ₄	11	1.05	1.21	1.33	11	0.87	1.00	1.14
M _{1,2}	37	1.10	1.23	1.39	33	0.99	1.12	1.27
M ₃	17	0.80	0.96	1.07	16	0.84	0.93	1.00
Olmo Redondo 3								
D ⁴	3	1.17	1.23	1.29	3	1.13	1.15	1.17
P ⁴	1	—	1.33	—	0	—	—	—
M ¹	3	1.29	1.30	1.33	2	1.35	1.37	1.39
M ²	2	1.04	1.11	1.19	2	1.33	1.35	1.37
D ₄	2	1.35	1.37	1.39	2	0.88	0.89	0.91
P ₄	1	—	1.29	—	2	1.07	1.11	1.15
M _{1,2}	1	—	1.21	—	1	—	1.25	—
M ₃	1	—	0.98	—	1	—	0.95	—

Diagramas Longitud/Anchura ver Fig. 51.

Descripción de Ligerimys florancei de Villafeliche 2A

D⁴ — Sólo en 1 caso se observa un pequeño mesolofa. En dientes frescos el anterolofa está labialmente separado del protolofa, por medio de un surco. La cresta longitudinal se inclina desde ligera hasta fuertemente hacia la parte posterolingual. El meta- y el posterolofa suelen estar unidos tanto labial (menos en 1 caso) como lingualmente. El seno se orienta muy ligeramente hacia adelante.

P⁴ — Sólo en 1 caso se observa un pequeño mesolofa, en el resto está ausente. El anterolofa tiene menos desarrollo que las otras crestas y labialmente es más bajo que lingualmente; está siempre separado del protolofa en el paracono. El protolofa se une al brazo posterior del protocono, menos en 1 caso. La cresta longitudinal falta en 1 ocasión, en el resto de los casos se dirige bastante fuertemente hacia la parte posterolingual. El metalofa es transversal y ocupa toda la anchura de la superficie oclusal, labialmente esta cresta y el posterolofa están separados por un surco y lingualmente se unen siempre. El seno se dirige hacia adelante ligeramente o incluso marcadamente.

M^{1,2} — En 2 ocasiones existe un pequeño mesolofa labial, que es un tubérculo, en el resto de los ejemplares está ausente. El anterolofa está aislado labialmente, tiene un

Lámina 30

Ligerimys florancei Stehlin & Schaub, 1951

Villafeliche 2A.

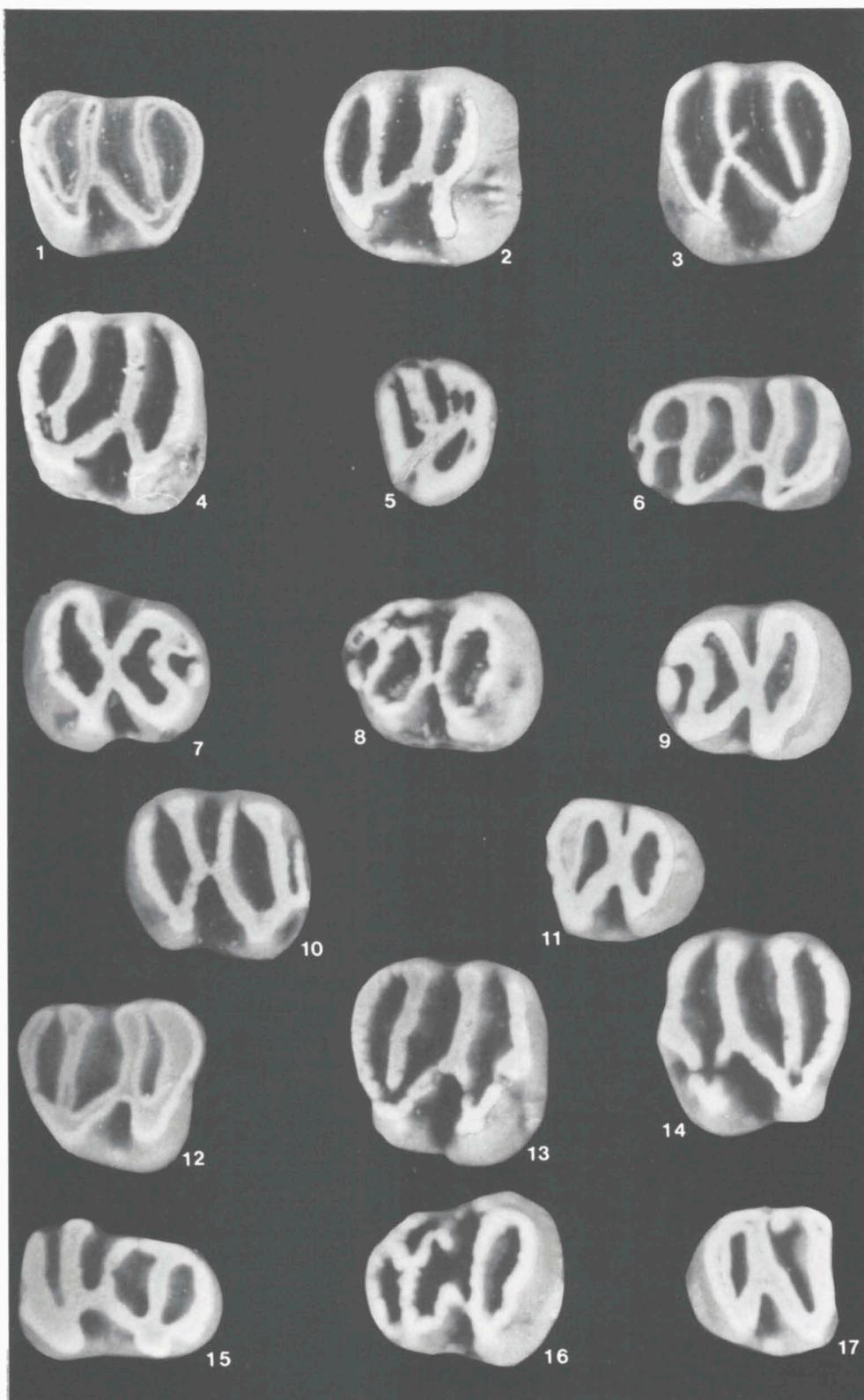
- Fig. 1. D⁴ izdo., VL2A-1.301.
 Fig. 2. P⁴ dcho., VL2A-1.315.
 Fig. 3. M¹ izdo., VL2A-1.322.
 Fig. 4. M¹ dcho., VL2A-1.338.
 Fig. 5. M³ izdo., VL2A-1.349.
 Fig. 6. D₄ izdo., VL2A-1.358.
 Fig. 7. P₄ dcho., VL2A-1.366.
 Fig. 8. P₄ izdo., VL2A-1.369.
 Fig. 9. P₄ izdo., VL2A-1.367.
 Fig. 10. M_{1,2} dcho., VL2A-1.371.
 Fig. 11. M₃ izdo., VL2A-1.393.

Olmo Redondo 3.

- Fig. 12. D⁴ dcho., RGM 300.259.
 Fig. 13. M¹ dcho., RGM 300.262.
 Fig. 14. M¹ izdo., RGM 300.265.
 Fig. 15. D₄ dcho., RGM 300.250.
 Fig. 16. P₄ izdo., RGM 300.252.
 Fig. 17. M₃ dcho., RGM 300.256.

Aprox. × 25.

Lám. 30



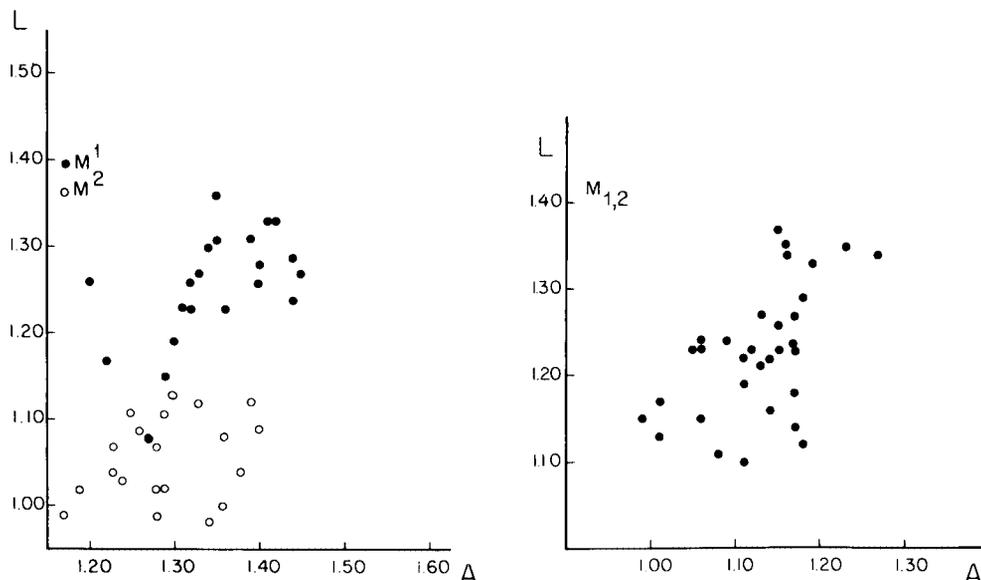


Fig. 51. Diagramas Longitud/Anchura para M^1 , M^2 y $M_{1,2}$ de *Ligerimys florancei* de Villafeliche 2A.

trazado rectilíneo en su mitad más labial. Frecuentemente en su parte más lingual se inflexiona, dirigiéndose hacia la parte posterior, hasta alcanzar el protocono; en 2 casos el anterolofa está separado del protocono por un surco. El proto- y el metalofa suelen ser paralelos entre sí y bastante transversales, hecho que es más notable en los M^2 que en los M^1 . El protolofa se une al brazo posterior del protocono, pero en 1 caso están separados por un surco. El metalofa, que tiene buen desarrollo en anchura, en 3 ejemplares está separado del hipocono por medio de un surco, en los demás casos está unido a esta cúspide. El meta- y el posterolofa suelen estar aislados labialmente, pero también observamos casos en los que están unidos (Fig. 60). La cresta longitudinal, siempre presente, se dirige desde ligera a fuertemente hacia la parte posterolingual. El seno se orienta hacia adelante.

M^3 — Existen varias morfologías (Fig. 63). Resumiendo podemos establecer los siguientes grupos:

1) Morfología en Y y en X. Las crestas pueden o no unirse todas entre sí. El hecho más característico es que el protolofa y el metalofa se unen entre sí, hacia la mitad de la anchura del diente, y de esta unión sale una cresta que se dirige bien transversalmente bien posteriormente hasta unirse con la cresta continua lingual formada por la unión del anterolofa y el posterolofa. También puede ocurrir que de la unión del protolofa y del metalofa salgan dos crestas: una que se dirige hacia adelante y otra que se dirige hacia atrás, dando lugar a una morfología en X.

2) Este segundo grupo se caracteriza por el paralelismo existente entre el proto- y el metalofa, no se unen directamente entre sí y son bastante transversales. Incluso en 1 caso el metalofa está ausente y sólo se conserva el protolofa.

D_4 — El anterolofido en 7 casos está aislado labialmente, lingualmente siempre se une al metalofido. En 5 casos existe una cresta longitudinal accesoria medio-lingual que une a las dos crestas anteriores. El mesolofido, de buen desarrollo, siempre se une lingualmente al metalofido. La cresta longitudinal está siempre presente. El hipo- y el posterolofido están siempre separados internamente por medio de un amplio surco. El séndido se dirige levemente hacia atrás.

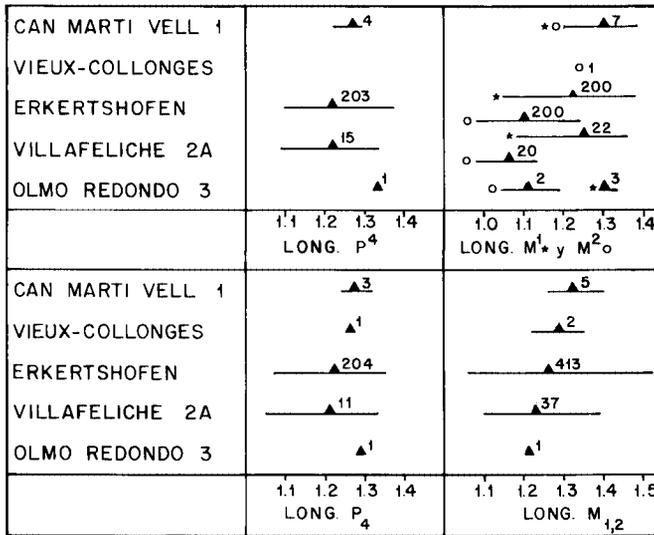


Fig. 52. Rango de variabilidad de las longitudes de P₄ y M_{1,2} de *Ligerimys florancei*. Datos de Agustí (1982, 1983), Fahlbusch (1970) y Huguency & Mein (1968).

P₄ — La parte anterior se encuentra reducida con respecto a la posterior. El anterolófidio es variable, desde largo y unido por sus dos extremos al metalófidio, hasta muy pequeño y aislado o reducido, con desarrollo en la parte lingual y en la labial, pero interrumpido en la zona media. El metalófidio puede ser transversal, aunque con más frecuencia es cóncavo. El mesolófidio se encuentra completo en 9 casos, en 1 caso se encuentra reducido a un tubérculo lingual y en otro caso está totalmente ausente; cuando está completo se orienta posterolabialmente y está unido al metalófidio lingualmente. El hipo- y el posterolófidio se unen por sus dos extremos. El sénido es bastante transversal.

A continuación describimos 1 ejemplar con características especiales: el metalófidio en la zona interna se dirige hacia atrás, aunque no llega al hipolófidio; el mesolófidio se une al metalófidio en su mitad más lingual pero no en la zona labial.

M_{1,2} — El anterolófidio suele estar ausente aunque en algunas ocasiones se observa un anterolófidio muy pequeño o un poco más largo y muy fino, que es más bajo que el resto de las crestas. El metalófidio es bastante transversal y el mesolófidio está presente en todos los casos; en 1 ocasión se encuentra roto, pero su desarrollo siempre es bueno; el mesolófidio en su mitad más lingual es transversal; en 3 casos no se produce la unión entre el meso- y el hipolófidio en el centro de la anchura del diente. El hipo- y el posterolófidio pueden estar unidos o no lingualmente. El posterolófidio suele ser más bajo lingual que labialmente. El sénido es bastante transversal, aunque hay ocasiones en las que se orienta levemente hacia atrás.

M₃ — En 4 ejemplares existe un anterolófidio muy pequeño situado en la zona lingual, estando unido por sus dos extremos al metalófidio. Este último es transversal. El mesolófidio casi siempre suele ser muy pequeño, uniéndose lingualmente al metalófidio, al hipolófidio se une en la zona lingual. Hipo- y posterolófidio se unen por sus dos extremos. El sénido es desde casi transversal a levemente inclinado hacia atrás. Los sénidios linguales son bastante transversales, el anterior puede ser ligeramente cóncavo.

Descripción de Ligerimys florancei de Olmo Redondo 3

M^{1,2} — El protolofo, en 2 ejemplares, no llega al protocono; en otros 2 casos el metalofo tampoco llega al hipocono. En ningún caso existe mesolofo.

D₄ — El anterolófidio, en 1 de los 2 casos, está separado lingualmente del metalófidio por medio de un surco pequeñísimo.

P₄ — En 1 caso el mesolófidio se encuentra completo y en el otro se encuentra reducido, siendo su desarrollo exclusivamente lingual.

M₃ — No existe anterolófidio en el único M₃ encontrado. El metalófidio es transversal, en el borde interno se dirige hacia la parte posterior y termina en un tubérculo que podría interpretarse como un esbozo de mesolófidio.

Discusión

La especie *Ligerimys florancei* fue descrita por Stehlin & Schaub (1951) en el Mioceno inferior de Suèvres (Francia). Los mismos autores señalan la presencia de este taxón en Hirschtal (Aargau, Suiza), St. Vincent (Francia) y Kaiserstuhl (Alemania). Se ha encontrado también en las localidades del Mioceno inferior francés de Vieux-Collonges (Huguency & Mein, 1968), La Romieu (Baudelot, 1969); en Alemania en Erkertshofen (Fahlbusch, 1970; Cicha et al., 1972); en Checoslovaquia en Tuchorice y Dolnice 1-3 (Cicha et al., 1972; Fejfar, 1974) y en España en Can Marti Vell I y II (Agustí, 1982, 1983).

Ligerimys florancei se caracteriza por la reducción del anterolófidio y la forma romboidal de las crestas de los molares inferiores; en éstos la unión, en la mitad del diente, del meso- y del hipolófidio se realiza de forma puntual o por medio de una pequeña cresta; en los premolares inferiores el anterolófidio es bastante robusto, pero no suele tener buen desarrollo estando en numerosas ocasiones interrumpido y/o aislado.

Los molares superiores tienen crestas finas y valles profundos; la superficie oclusal es plana; no existe mesolofo; la cresta longitudinal desde la base del protocono se dirige posterolingualmente al hipocono.

L. florancei presenta características semejantes a *Ligerimys ellipticus* Daams, 1976, pero existen rasgos morfológicos y métricos que permiten la distinción entre ambas especies. En primer lugar la talla; *L. ellipticus* es más pequeño (Fig. 55); las crestas en los molares inferiores de *L. ellipticus* forman dos elipses casi perfectas que se encuentran cerradas lingualmente, en *L. florancei* forman dos rombos y las uniones internas entre meta- y mesolófidio, por un lado, e hipo- y posterolófidio, por otro, no se efectúan siempre. El anterolófidio, se encuentra más a menudo ausente en *L. ellipticus* (Fig. 67) y en el caso de existir siempre muestra un desarrollo muy escaso; sin embargo en los P₄ de *L. ellipticus* el anterolófidio, aunque es una estrecha cresta, casi siempre ocupa todo el borde anterior del diente. En los molares superiores de *L. ellipticus* la cresta longitudinal se inclina de forma menos pronunciada hacia la parte posterolingual, especialmente en los M², que en *L. florancei*. El seno lingual de los P⁴ y M^{1,2} y el séndido labial de los P₄ y M_{1,2} es más transversal en *L. ellipticus*.

El material de Eomyidae de Villafeliche 2A y de Olmo Redondo 3 corresponde por su morfología y talla a *L. florancei*.

De Bruijn (1967) determinó la población de Eomyidae de Villafeliche 2A como *Ligerimys lophidens* (Dehm, 1950). Esta última especie fue creada por Dehm en 1950 para el material de la localidad del Mioceno inferior de Alemania de Wintershof-West, incluyéndola en el género *Eomys*. Posteriormente Fahlbusch (1970) reestudió los eomyidos de esta localidad alemana y detectó la presencia de taxones diferentes, creando para una gran parte de este material la especie *Ligerimys antiquus* y englobando el resto en la

especie creada por Dehm (1950). Las características morfológicas de esta última son: anterolofa largo que parte del protocono, presencia de 4 crestas en los molares superiores (el mesolofa está ausente o es un reducido tubérculo labial = mesostilo), posterolofido largo que sale del hipocónido. No son las características propias del género *Eomys* sino de *Ligerimys*, creado por Stehlin & Schaub (1951) un año más tarde que la especie de Dehm (1950).

Ligerimys lophidens se diferencia de *L. florancei* por la presencia de crestas muy robustas, frente a las crestas finas de *L. florancei* y por las cúspides mejor desarrolladas en *L. lophidens*. Los molares inferiores de esta última especie presentan una típica morfología en H, es decir, la unión central entre el meso- y el hipolofido se realiza por medio de una cresta longitudinal bien desarrollada, mientras que en estos mismos elementos de *L. florancei* esta unión es puntual o por medio de una cresta muy pequeña, dando lugar a una morfología caracterizada por la presencia de dos rombos unidos directamente entre sí por medio de los vértices.

Teniendo en cuenta las diferencias existentes entre *L. florancei* y *L. lophidens* pensamos que la determinación realizada por de Bruijn (1967) del material de Eomyidae de Villafeliche 2A debe ser rectificadas, ya que esta población por sus características morfológicas encaja mejor dentro de la variabilidad de *L. florancei* como ya señaló Daams (1976, p. 180).

Morfológicamente no existen diferencias importantes entre *L. florancei* de Villafeliche 2A y Olmo Redondo 3 y las poblaciones de esta especie citadas en Alemania, Francia, Checoslovaquia y en el Vallès-Penedès (España). Métricamente Fejfar (1974) señala que *L. florancei* de Dolnice 3 es un poco mayor que el de Erkertshofen; el autor checo explica este hecho invocando diferencias ecológicas y geográficas entre el sur de Alemania y Checoslovaquia en el Mioceno inferior.

En la Fig. 52, se representan los rangos de variabilidad de la longitud de los P⁴ y M_{1,2} de Villafeliche 2A, Olmo Redondo 3 y de otras poblaciones de *L. florancei* tomadas de la literatura. Observamos que existen pequeñas oscilaciones en los valores de las medias, pero todas las poblaciones presentan rangos de variabilidad que entran dentro del mostrado por *L. florancei* de Erkertshofen, siendo esta la localidad en la que esta especie se encuentra numéricamente mejor representada.

Ligerimys ellipticus Daams, 1976

Lám. 31: fig. 1-22; 32: fig. 1-19; 33: fig. 1-19.

1976 *Ligerimys ellipticus* sp. nov. – Daams, p. 178-180, lám. 5, fig. 1-18.

1982 *Ligerimys ellipticus* Daams, 1976 – Agustí, p. 166-167, lám. 3, fig. 6-9.

1983 *Ligerimys ellipticus* Daams, 1976 – Agustí, p. 420-421, lám. 2, fig. 7-11.

Holotipo — M_{1,2} izdo., BU 1322, lám. 5, fig. 6 in Daams, 1976.

Localidad tipo — Buñol (provincia de Valencia).

Edad — Zonas B y C de Daams & Freudenthal (1981).

Repartición — Buñol, Can Martí Vell I y II, Sant Andreu de la Barca I, Can Julià 6, Vargas 1A, Olmo Redondo 5 y 8, San Roque I.

Distribución estratigráfica — Aragoniense inferior, Mioceno inferior de España.

Diagnosis original traducida (Daams, 1976, p. 178)

Especie de *Ligerimys* de pequeño tamaño; los molares inferiores no tienen anterolofido. Los molares inferiores presentan una morfología consistente en dos elipses cerradas. La morfología de los molares superiores también viene caracterizada por la presencia de dos elipses, encontrándose la elipse anterior abierta en el borde labial.

Diagnosis rectificada

Pequeña especie de *Ligerimys* en la que las crestas dentarias forman dos elipses, tanto en los molares inferiores como en los superiores, dando lugar a una característica simetría del modelo dental. Los sen(id)os son transversales.

La parte anterior de los P₄ se encuentra muy poco reducida con respecto a la posterior. El anterolóbido, en los molares inferiores, está ausente con alta frecuencia; cuando está presente se encuentra muy reducido. En los M^{1,2} la elipse anterior está abierta en el borde labial; el seno labial anterior, en los M², es muy estrecho.

Yacimientos — Vargas 1A, Olmo Redondo 5, Olmo Redondo 8 y Buñol.

Material y medidas

Elemento	Longitud			Anchura				
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
Vargas 1A								
D ⁴	30	0.96	1.06	1.18	37	0.85	0.93	1.04
P ⁴	85	0.95	1.05	1.20	91	0.92	1.02	1.20
M ¹	100	0.97	1.09	1.22	99	1.00	1.15	1.32
M ²	102	0.85	0.94	1.16	96	0.99	1.12	1.26
M ³	92	0.65	0.76	0.88	88	0.80	0.93	1.05
D ₄	14	1.08	1.12	1.21	18	0.73	0.78	0.88
P ₄	67	0.88	0.99	1.11	70	0.77	0.88	1.02
M _{1,2}	198	0.92	1.07	1.22	213	0.90	1.01	1.21
M ₃	91	0.80	0.89	1.09	93	0.70	0.84	0.98
Olmo Redondo 5								
D ⁴	16	1.08	1.16	1.24	19	0.91	0.97	1.03
P ⁴	7	0.99	1.07	1.14	8	1.00	1.04	1.12
M ¹	9	1.06	1.11	1.18	8	1.17	1.20	1.24
M ²	10	0.94	1.02	1.10	10	1.12	1.18	1.27
M ³	8	0.81	0.84	0.92	6	0.92	0.99	1.06
D ₄	6	1.17	1.21	1.30	7	0.74	0.80	0.85
P ₄	4	1.03	1.07	1.13	4	0.87	0.93	0.97
M _{1,2}	14	1.00	1.09	1.27	16	0.94	1.04	1.10
M ₃	9	0.88	0.95	1.00	9	0.82	0.89	0.98
Olmo Redondo 8								
D ⁴	11	1.11	1.18	1.26	10	0.93	1.01	1.06
P ⁴	9	1.04	1.09	1.18	10	1.01	1.07	1.20
M ¹	16	1.03	1.11	1.21	15	1.01	1.21	1.30
M ²	16	0.94	1.03	1.20	17	1.10	1.22	1.34
M ³	8	0.74	0.77	0.82	8	0.94	1.01	1.13
D ₄	8	1.15	1.20	1.28	13	0.76	0.83	0.87
P ₄	11	0.97	1.03	1.08	11	0.86	0.91	1.01
M _{1,2}	34	0.99	1.13	1.29	29	0.94	1.06	1.14
M ₃	15	0.82	0.94	1.02	16	0.77	0.91	1.00
Buñol								
D ⁴	61	0.96	1.08	1.22	60	0.80	0.91	1.00
P ⁴	37	0.86	1.02	1.16	36	0.85	0.98	1.10
M ¹	76	0.95	1.07	1.20	69	1.00	1.14	1.21
M ²	100	0.81	0.94	1.11	102	0.94	1.08	1.19
M ³	34	0.66	0.75	0.85	33	0.76	0.91	1.03

Elemento	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
D ₄	39	1.05	1.18	1.29	48	0.67	0.77	0.86
P ₄	58	0.84	1.00	1.17	58	0.71	0.87	0.99
M _{1,2}	198	0.92	1.09	1.28	199	0.82	0.99	1.16
M ₃	49	0.78	0.88	0.97	49	0.74	0.81	0.91

Diagramas Longitud/Anchura ver Fig. 53 y 54.

Las poblaciones de *L. ellipticus* Daams, 1976 de Olmo Redondo 5 y 8 no se describen ya que presentan características similares a las de Buñol y Vargas 1A. En la Fig. 57 y siguientes se puede observar la variabilidad morfológica que, para algunos caracteres, presentan estas poblaciones.

Descripción de Ligerimys ellipticus de Buñol

D⁴ — El antero- y el protofofo siempre están aislados labialmente. Lingualmente el protofofo se une siempre al protocono por medio de una cresta fina que puede ser más baja que la superficie oclusal. En 2 ejemplares existe un pequeño tubérculo de posición labial entre el proto- y el metalofo. La cresta longitudinal siempre está presente y se orienta desde ligera a fuertemente hacia la parte posterolingual, se sitúa en la mitad más lingual del diente, y en numerosas ocasiones es más baja que el resto de las crestas. El meta- y el posterolofo forman una elipse cerrada. En 3 casos desde la parte media más o menos del metalofo, sale una pequeña cresta o protuberancia que se dirige hacia atrás, pero no llega al posterolofo. El seno se dirige hacia atrás.

P⁴ — Contorno redondeado. El antero- y el protofofo se encuentran siempre aislados labialmente. En 1 caso existe un pequeño tubérculo labial entre el proto- y el metalofo. La cresta longitudinal, cuando está presente, varía desde un punto (contacto puntual entre proto- y metalofo) a una cresta de pequeño desarrollo; en este último caso se orienta desde longitudinal hasta posterolingualmente; su posición varía desde ligeramente labial, central o lingual; estas dos últimas posiciones son las más frecuentes. En 1 caso no existe la cresta longitudinal, quedando el proto- y el metalofo desconectados en la parte central del diente. Habitualmente el meta- y el posterolofo forman una elipse cerrada, pero en algunos casos la unión labial entre estas dos crestas se efectúa debajo de la superficie oclusal.

M^{1,2} — El anterolofo nunca se une al protofofo labialmente; éste último se une al protocono por medio de una cresta fina que suele ser más baja que la superficie oclusal; en un par de ocasiones se observa que esta unión está interrumpida por un surco. En 5 casos existe un pequeño tubérculo en el seno labial central, este tubérculo en 3 ocasiones tiene una posición labial, en 1 caso es central y en el otro se une a la cresta longitudinal.

La cresta longitudinal se encuentra totalmente ausente en 6 casos, en el resto presenta una orientación desde longitudinal a posterolingual, y su posición es más o menos central, o situada hacia la mitad lingual; con frecuencia es más baja que la superficie oclusal. En un par de casos se observa una pequeña cresta longitudinal que sale del metalofo (desde su mitad labial) y se dirige posteriormente hacia el protofofo, pero no llega a él. La elipse posterior se encuentra abierta labialmente sólo en 1 ocasión, si bien la unión labial entre meta- y posterolofo se efectúa por debajo de la superficie oclusal en numerosas ocasiones. El seno es casi siempre transversal aunque en ocasiones se dirige hacia adelante.

M³ — Es el elemento que mayor variabilidad presenta (ver Fig. 63). Encontramos tanto morfologías simples como complejas. Dentro de las primeras señalamos la presencia de 3 ejemplares cuya morfología es: antero- y posterolofos unidos tanto labial como lingualmente formando una cresta circular, en el interior de esta cresta circular encontramos sólo una cresta (protolofos?) que se une por sus dos extremos a la cresta circular. El resto de los ejemplares conservan las 4 crestas; dentro de este último grupo distinguimos las siguientes morfologías:

- a) proto- y metalofos son paralelos entre sí y no se unen directamente (3 ejemplares);
- b) proto- y metalofos son oblicuos y se unen hacia atrás (morfotipo Y, 4 ejemplares);
- c) proto- y metalofos se unen entre sí, aproximadamente en la mitad del diente; de esta unión salen dos ramas, una anterior y otra posterior que se unen lingualmente a la cresta circular (morfotipo en X, 6 ejemplares);
- d) antero- y protolofos por un lado y meta- y posterolofos por otro, se unen entre sí lingualmente. El proto- y el metalofos se unen aproximadamente en la mitad del diente. El antero- y el posterolofos pueden unirse o no, indistintamente. Al no existir la cresta circular, formada por la unión del antero- y del posterolofos, el seno se encuentra abierto. Este morfotipo es exclusivo de *L. ellipticus*.

D₄ — El anterolofido, con frecuencia (17 ejemplares) se encuentra aislado labialmente, y lingualmente en 5 ocasiones no se une al metalofido; éste último está aislado en 4 casos labialmente; cuando las tres crestas anteriores se unen en el protocónido observamos que estas uniones suelen ser más bajas que la superficie oclusal. En 2 casos existe una cresta longitudinal que sale aproximadamente del centro del anterolofido y se dirige hacia atrás, en 1 caso llega al metalofido y en el otro no. En 6 ocasiones la cresta longitudinal está interrumpida entre el meta- y el hipolofido, en el resto de los ejemplares está presente en esta zona y suele ser más baja que el resto de las crestas; su posición suele ser central o ligeramente labial.

P₄ — La parte anterior del diente se encuentra muy poco reducida, incluso a veces nada, con respecto a la posterior. En general, las crestas y los valles son estrechos y paralelos entre sí. El anterolofido presenta un desarrollo variable desde pequeño a grande; normalmente se une por sus dos extremos al metalofido, aunque también se puede encontrar libre en su parte labial, lingual, e incluso en 1 caso está totalmente aislado por ambos extremos. En 12 casos una cresta longitudinal, de posición más o menos central, une al antero- con el metalofido. El mesolofido en 3 casos se encuentra reducido a un tubérculo lingual, en el resto del material se presenta con un desarrollo

Lámina 31

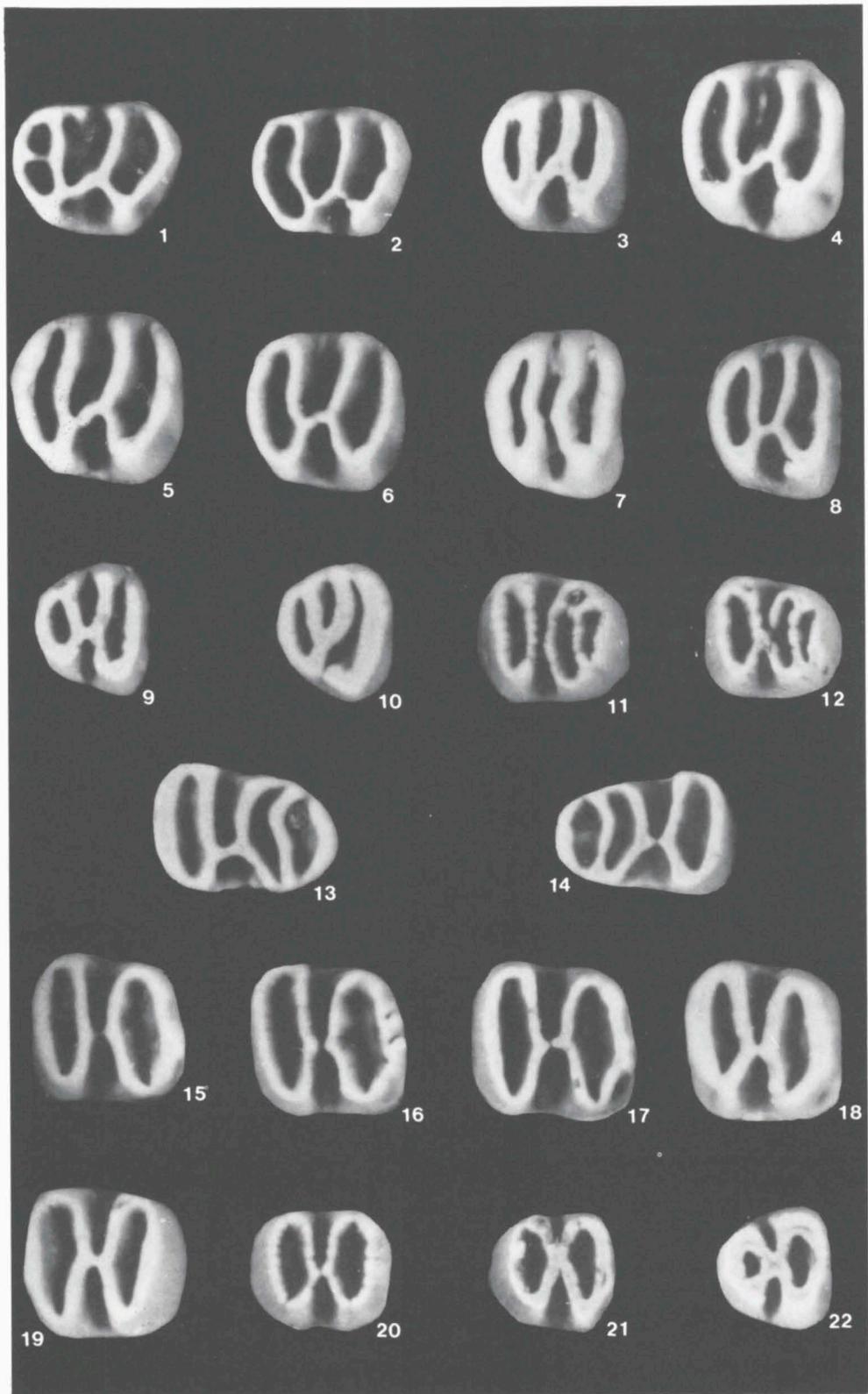
Ligerimys ellipticus Daams, 1976
Buñol.

- Fig. 1. D⁴ dcho., BU-3.507.
- Fig. 2. D⁴ dcho., BU-3.502.
- Fig. 3. P⁴ dcho., BU-3.532.
- Fig. 4. M¹ dcho., BU-3.577.
- Fig. 5. M¹ dcho., BU-3.564.
- Fig. 6. M¹ dcho., BU-3.588.
- Fig. 7. M² dcho., BU-3.604.
- Fig. 8. M² dcho., BU-3.546.
- Fig. 9. M³ dcho., BU-3.657.
- Fig. 10. M³ dcho., BU-3.658.
- Fig. 11. P₄ dcho., BU-3.709.
- Fig. 12. P₄ dcho., BU-3.714.

- Fig. 13. D₄ dcho., BU-3.673.
- Fig. 14. D₄ izdo., BU-3.684.
- Fig. 15. M_{1,2} dcho., BU-3.716.
- Fig. 16. M_{1,2} dcho., BU-3.724.
- Fig. 17. M_{1,2} dcho., BU-3.833.
- Fig. 18. M_{1,2} dcho., BU-3.725.
- Fig. 19. M_{1,2} izdo., BU-3.800.
- Fig. 20. M₃ dcho., BU-3.819.
- Fig. 21. M₃ dcho., BU-3.820.
- Fig. 22. M₃ dcho., BU-3.817.

Aprox. × 25.

Lám. 31



normal. En 3 casos el meso- y el hipolófidio no se unen en la parte central del diente, estando la cresta longitudinal interrumpida; en el resto de las ocasiones la cresta longitudinal se encuentra reducida a un punto en esta zona; esta unión se encuentra en la mitad de la anchura del diente o puede tener una posición levemente labial. Esta unión del meso- y el hipolófidio, en algunos casos, se puede prolongar un poco lingualmente, de tal forma que la parte lingual del meso- y del hipolófidio es un poco más corta, aunque no demasiado.

$M_{1,2}$ — En la mayor parte de los elementos (90 %) el anterolófidio está ausente, en 6 ocasiones existe un anterolófidio pequeño que puede estar libre labial y lingualmente y unido en su parte central al metalófidio (5 ejemplares), o unido en su parte más labial al metalófidio y aislado lingualmente. En 4 casos existe en la mitad anterior del metalófidio una protuberancia. El meta- y el mesolófidio por un lado y el hipo- y el posterolófidio por otro forman dos elipses cerradas que son más estrechas y agudas labialmente. La unión lingual del hipo- y el posterolófidio suele realizarse por debajo de la superficie oclusal. En 62 ocasiones la elipse anterior y la posterior están separadas; cuando existe cresta longitudinal en esta zona puede ser exclusivamente un punto de unión o en todo caso una pequeña cresta de escaso desarrollo; su posición suele ser central o un poco labial, sólo en 11 ejemplares tiene una posición ligeramente lingual. El sénido es transversal, pero en algunos ejemplares (12) se dirige levemente hacia atrás.

M_3 — En ningún caso existe anterolófidio. Su morfología consiste en 2 elipses, siendo la anterior más ancha que la posterior. Estas dos elipses se unen entre sí en el centro de la anchura del diente, pero en 6 casos esta unión se sitúa hacia la parte lingual, de tal forma que la mitad lingual del mesolófidio y del hipolófidio quedan ligeramente reducidas. En un solo caso no existe mesolófidio. Los sénidos son muy transversales.

Descripción de Ligerimys ellipticus de Vargas 1A

D^4 — El antero- y el protofofo están separados labialmente; en 2 casos el protofofo se encuentra partido. La cresta longitudinal, siempre presente, en 1 caso está separada del protofofo por un surco y en otro caso está separada del metalofo; en general se inclina desde ligera a fuertemente hacia el borde posterolingual. El meta- y el posterolofo forman una elipse posterior, si bien su unión labial se efectúa por debajo de la superficie oclusal. En 1 caso el metalofo se prolonga labialmente hacia adelante. La cresta longitudinal suele ser más baja que la superficie oclusal. El seno es desde transversal a inclinado hacia adelante.

P^4 — El contorno es más o menos redondeado, pero la longitud labial suele ser un poco mayor que la lingual. El antero- y el protofofo nunca se unen labialmente. En 12

Lámina 32

Ligerimys ellipticus Daams, 1976

Olmo Redondo 5.

Fig. 1. D^4 dcho., RGM 333.494.

Fig. 2. P^4 izdo., RGM 333.499.

Fig. 3. M^1 dcho., RGM 333.521.

Fig. 4. M^2 dcho., RGM 333.522.

Fig. 5. M^3 dcho., RGM 333.534.

Fig. 6. D_4 dcho., RGM 333.537.

Fig. 7. P_4 dcho., RGM 333.543.

Fig. 8. $M_{1,2}$ dcho., RGM 333.556.

Fig. 9. $M_{1,2}$ dcho., RGM 333.557.

Fig. 10. M_3 dcho., RGM 333.572.

Olmo Redondo 8.

Fig. 11. D^4 dcho., RGM 336.464.

Fig. 12. P^4 izdo., RGM 336.470.

Fig. 13. M^1 dcho., RGM 336.499.

Fig. 14. M^2 izdo., RGM 336.503.

Fig. 15. M^3 dcho., RGM 336.529.

Fig. 16. P_4 izdo., RGM 336.548.

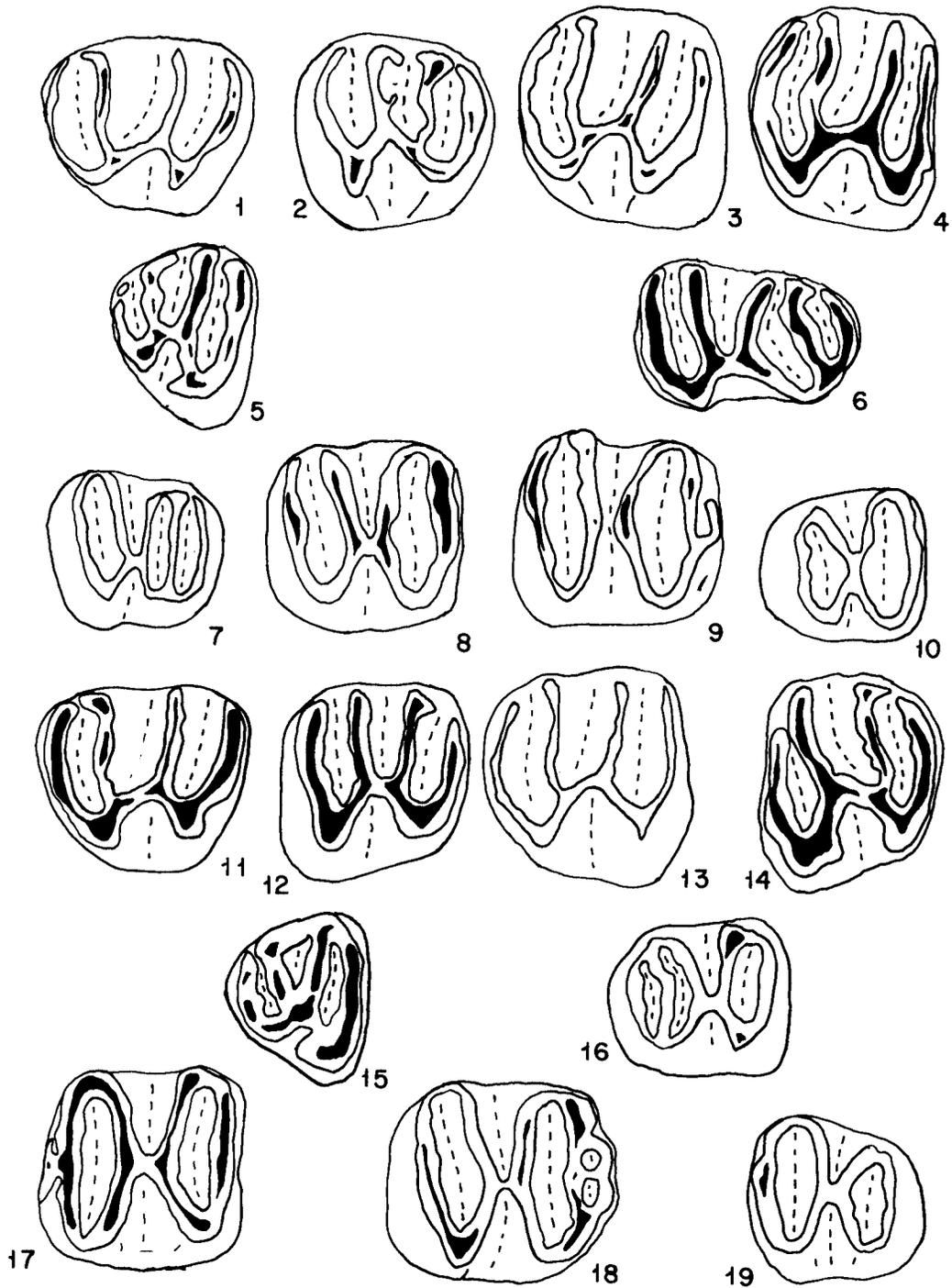
Fig. 17. $M_{1,2}$ izdo., RGM 336.576.

Fig. 18. $M_{1,2}$ dcho., RGM 336.599.

Fig. 19. M_3 izdo., RGM 336.604.

Aprox. $\times 29$.

Lám. 32



casos existe un pequeño tubérculo labial entre el proto- y el metalofo. La cresta longitudinal está ausente en 11 ejemplares, en el resto está presente, pero con relativa frecuencia se encuentra aislada bien del protofofo bien del metalofo por medio de un surco. Cuando la cresta longitudinal está presente tiene una posición central o ligeramente lingual y su orientación es desde longitudinal a posterolingual; la posición lingual es la más frecuente y la cresta se une, en ocasiones, directamente al hipocono. En 2 casos el metalofo está partido. En 3 casos el posterolofo está reducido lingualmente. En 7 ejemplares existe una cresta longitudinal pequeña de posición bastante labial que une al metalofo y al posterolofo. El seno suele ser transversal.

M^{1,2} — Labialmente el antero- y el protofofo siempre se encuentran aislados. En 12 ocasiones el protocono se dirige levemente hacia atrás y luego se orienta hacia la parte labial dando lugar a una morfología en anzuelo (este hecho sólo se ha observado en los M²). En 7 casos existe una cresta o tubérculo muy pequeño entre el proto- y el metalofo; suele ser labial aunque también puede situarse en la cresta longitudinal. La cresta longitudinal se encuentra totalmente ausente en 9 casos, en 17 ejemplares se encuentra interrumpida bien a nivel del protofofo bien a nivel del metalofo. Cuando está completa suele ser más baja que el resto de las crestas y puede tener una orientación longitudinal aunque con mayor frecuencia se suele dirigir posterolingualmente. Meta- y posterolofo se unen (menos en 7 casos) labialmente (con frecuencia por debajo de la superficie oclusal). En 15 ejemplares se observa una pequeña y baja cresta longitudinal que une al meta- y al posterolofo; esta cresta puede tener una posición bastante labial, central o bastante lingual. El posterolofo en 2 casos está separado por medio de un surco del hipocono. En algunos casos, no más de 5, el posterolofo está un poco reducido lingualmente, no llegando al hipocono y uniéndose poco antes al metalofo directamente. El seno suele ser bastante transversal, pero en 10 ejemplares se orienta hacia adelante.

M³ — Este elemento presenta una gran variabilidad morfológica (Fig. 63). Generalmente presenta las 4 crestas: antero-, proto-, meta- y posterolofo; pero en 10 ocasiones el metalofo se encuentra totalmente reducido. El antero- y el posterolofo suelen estar separados labialmente, y salvo en el morfotipo típico de *L. ellipticus*, también suelen estar separados lingualmente. Las conexiones entre las crestas proto-, meta- y posterolofo son muy variables.

D₄ — El anterolóbido, de buen desarrollo, en 5 casos está labialmente aislado del metalóbido y en 3 lingualmente. El metalóbido es bastante transversal. El mesolóbido suele unirse al metalóbido lingualmente pero también puede encontrarse separado de éste por un surco. La cresta longitudinal está siempre presente. El hipo- y el posterolóbido

Lámina 33

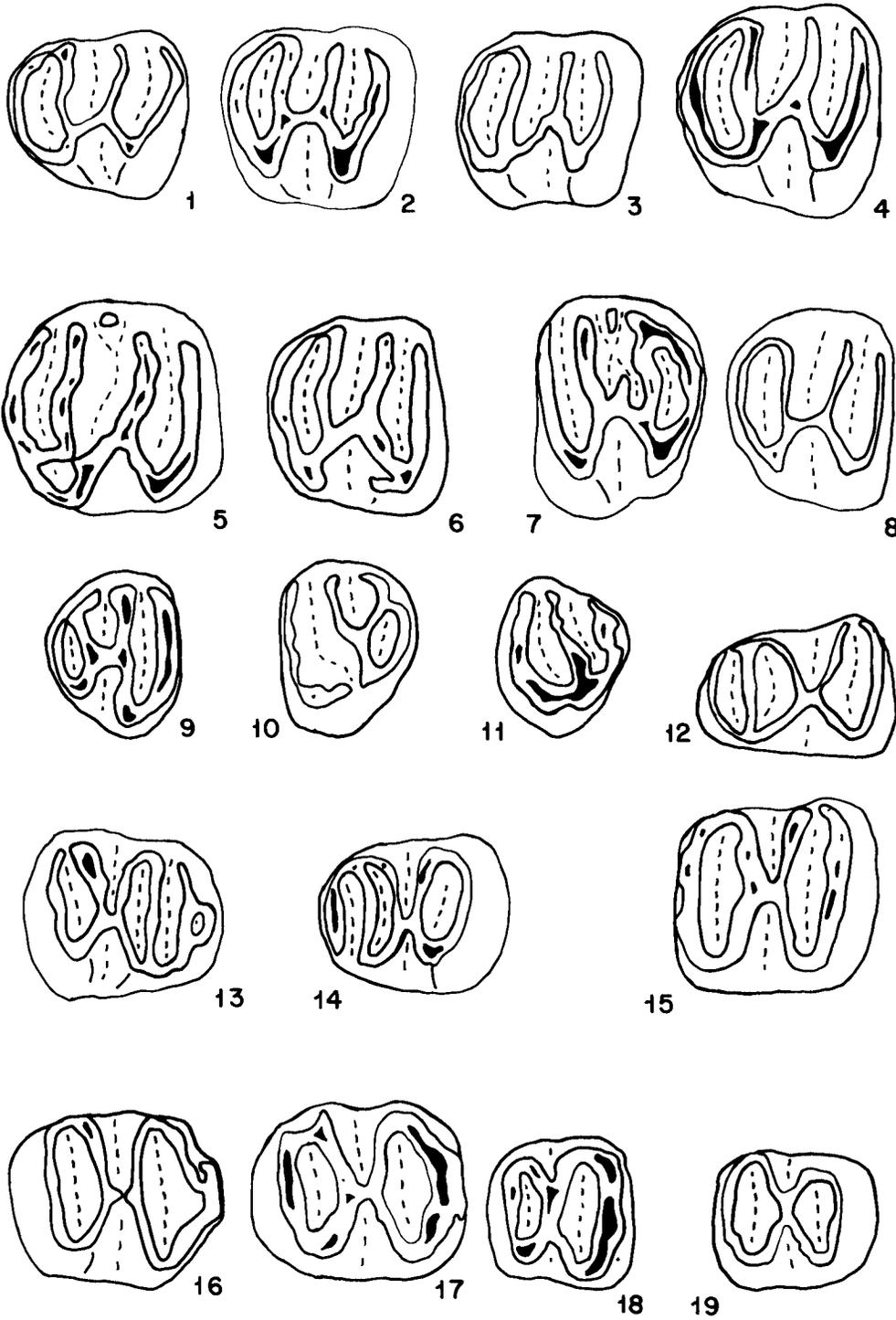
Ligerimys ellipticus Daams, 1976
Vargas 1A.

- Fig. 1. D⁴ dcho., RGM 269.242.
- Fig. 2. P⁴ dcho., RGM 269.249.
- Fig. 3. P⁴ dcho., RGM 269.279.
- Fig. 4. M¹ dcho., RGM 269.592.
- Fig. 5. M¹ dcho., RGM 269.634.
- Fig. 6. M² dcho., RGM 269.609.
- Fig. 7. M² dcho., RGM 269.480.
- Fig. 8. M² dcho., RGM 269.637.
- Fig. 9. M³ dcho., RGM 269.340.
- Fig. 10. M³ izdo., RGM 269.397.
- Fig. 11. M³ izdo., RGM 269.394.
- Fig. 12. D₄ izdo., RGM 269.017.

- Fig. 13. D₄ dcho., RGM 269.041.
- Fig. 14. P₃ izdo., RGM 269.098.
- Fig. 15. M_{1,2} izdo., RGM 269.435.
- Fig. 16. M_{1,2} dcho., RGM 268.921.
- Fig. 17. M_{1,2} dcho., RGM 268.870.
- Fig. 18. M₃ dcho., RGM 269.166.
- Fig. 19. M₃ izdo., RGM 269.195.

Aprox. × 29.

Lám. 33



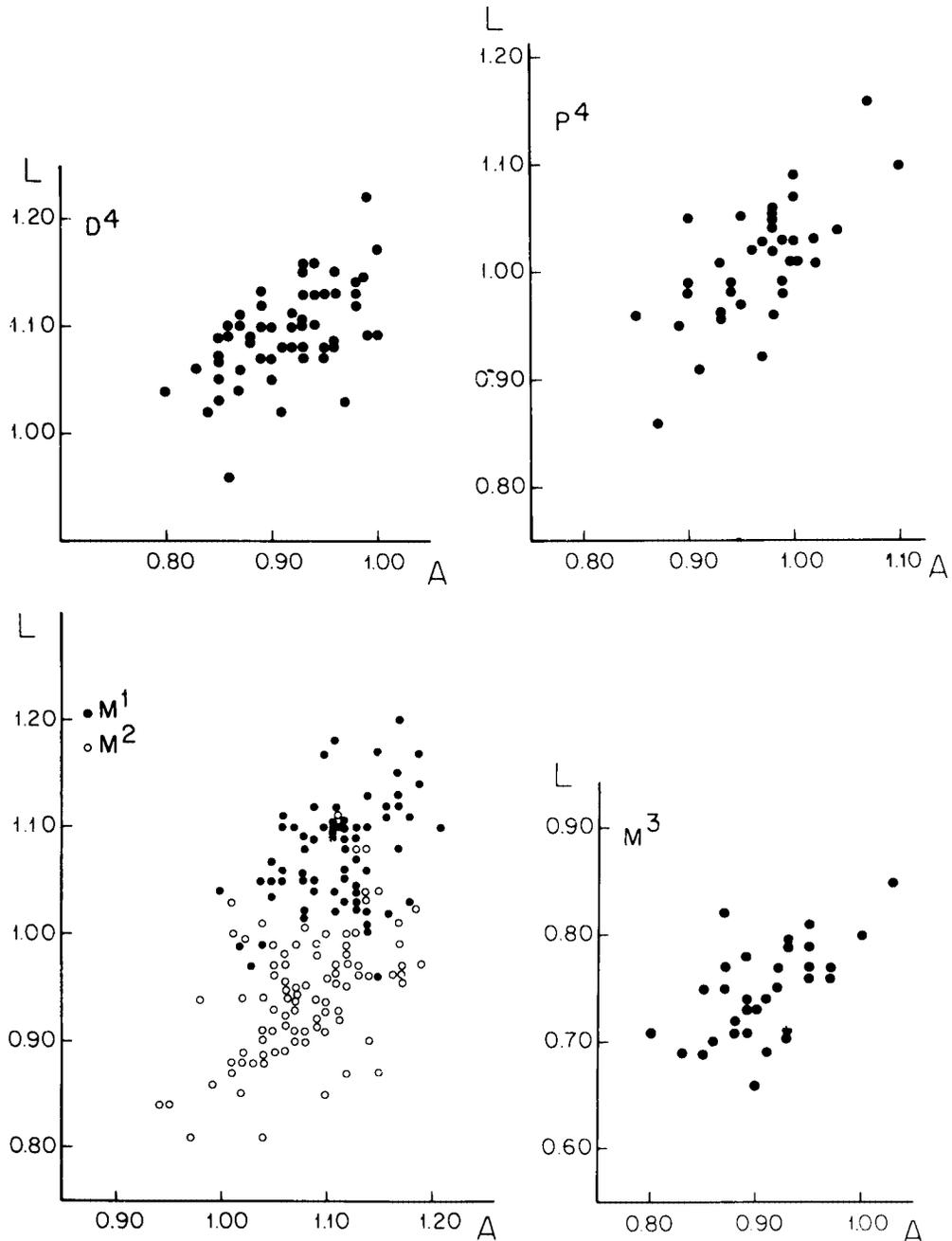


Fig. 53. Diagramas Longitud/Anchura para D⁴, P⁴, M¹, M² y M³ de *Ligerimys ellipticus* de Buñol.

se encuentran siempre separados en el borde lingual, y ambos llegan al hipocónido; suelen ser bastante paralelos entre sí y próximos de tal forma que la parte posterior del diente no es muy larga. El sénido no es transversal.

P₄ — El anterolófidio tiene buen desarrollo y normalmente alcanza tanto el borde lingual como el labial; en ocasiones puede no llegar al borde labial uniéndose antes al

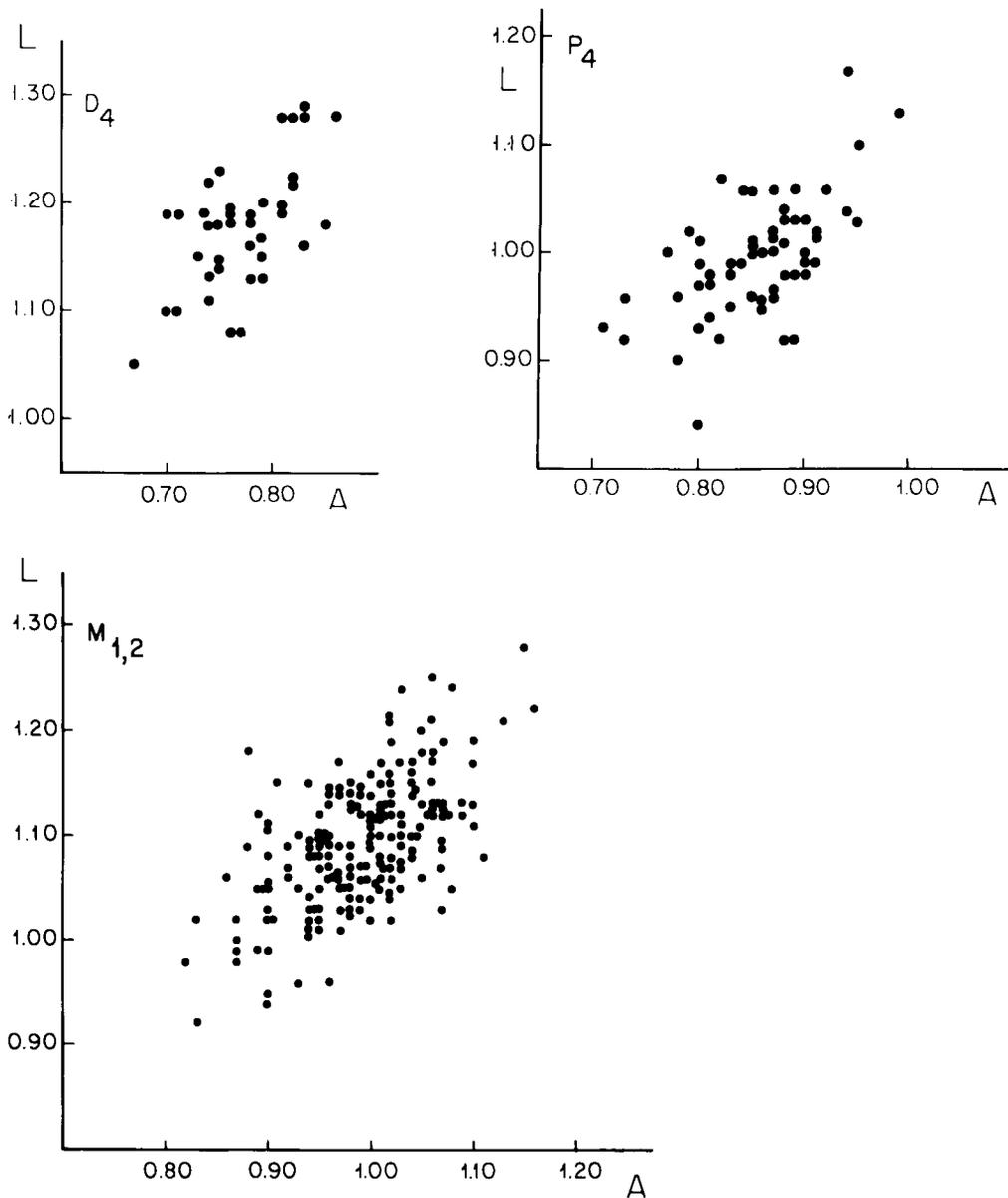


Fig. 54. Diagramas Longitud/Anchura para D₄, P₄ y M_{1,2} de *Ligerimys ellipticus* de Buñol.

metalófidio; se une tanto labial (menos en 1 caso) como lingualmente a esta cresta, si bien la unión suele efectuarse por debajo de la superficie oclusal. En 14 ejemplares existe una cresta longitudinal de posición más o menos central que une al anterolófidio y al metalófidio. En 4 casos existe una pequeña protuberancia en la parte media anterior del anterolófidio. El metalófidio es transversal y se une al mesolófidio lingualmente; labialmente en un par de casos está aislado por medio de un surco. En 9 ejemplares el mesolófidio no llega a la cresta longitudinal, aunque es largo, se encuentra separado de

ella por medio de un surco. La cresta longitudinal se encuentra reducida a un punto en la zona de unión del meso- y del hipolófidio; tiene una posición media o ligeramente labial e incluso lingual. El hipo- y el posterolófidio siempre se unen labialmente, lingualmente están separados en 11 casos; cuando se unen en este borde lo suelen hacer por debajo de la superficie oclusal. Los sénidios son bastante transversales.

M_{1,2} — La parte labial suele ser más estrecha y aguda que la lingual. En la mayoría de los ejemplares no existe anterolófidio, en 8 casos existe un pequeño anterolófidio de posición lingual, que en 3 ocasiones se une por sus extremos al metalófidio y en 5 casos se encuentra aislado lingualmente. En 6 ejemplares hay un anterolófidio unido, por una pequeña cresta longitudinal, al metalófidio por su parte media. En 10 ejemplares en la parte centroanterior del diente existe una protuberancia en el lugar del anterolófidio. Frecuentemente se observa un resalte de esmalte en el borde labial en la parte anterior del diente, incluso cuando no hay ni esbozo de anterolófidio. Meta- y mesolófidio por un lado, e hipo- y posterolófidio por otro forman dos elipses. La elipse posterior en su zona lingual es más baja que la superficie oclusal, incluso en 3 casos el hipo- y el posterolófidio no se unen lingualmente. Entre el meta- y el mesolófidio, en 1 caso, existe una pequeña cresta longitudinal que los une entre sí. En 25 casos las dos elipses están aisladas, en los demás casos observables (201) están unidas más o menos en la mitad de la anchura del diente por medio de una pequeña cresta longitudinal o más frecuentemente por un punto de contacto; esta unión suele ser central (128 casos), ligeramente labial (78 casos) e incluso lingual, aunque esta suele ser más rara (16 casos). El sénidio es muy transversal.

M₃ — La morfología consiste en dos elipses, de las cuales la posterior suele estar bastante reducida con respecto a la anterior. Un anterolófidio pequeñísimo está presente en 2 casos, tiene un desarrollo exclusivamente lingual y se une en sus dos extremos al metalófidio. En todos los demás ejemplares el anterolófidio se encuentra ausente. En 8 casos las dos elipses no se unen, en las demás ocasiones sí; la unión es un punto que puede tener una posición lingual, media o labial. El sénidio es muy transversal.

Discusión

Ligerimys ellipticus es una especie creada por Daams, 1976 para la población de *Ligerimys* encontrada en Buñol (Valencia). Hemos encontrado esta misma especie en 4 localidades aragonesas: Olmo Redondo 5, 8, Vargas 1A y San Roque 1.

Las medidas de *L. ellipticus* Daams, 1976 de todos los yacimientos son muy parecidas; en general observamos que las medias más pequeñas las presenta el material de Buñol y Vargas 1A. Olmo Redondo 5 y 8 suelen tener medias mayores, pero la distribución de medidas total de los 4 yacimientos no indica grandes diferencias de tamaño (Fig. 55 y 56).

Tampoco observamos grandes diferencias morfológicas entre el material de *L. ellipticus* de las 4 localidades. Cabe destacar la mayor variabilidad mostrada en la distribución de algunos morfotipos (los del M³, por ejemplo, Fig. 63) en Buñol y Vargas 1A; este hecho podría deberse a la mayor cantidad de material presente en estos dos yacimientos frente a Olmo Redondo 5 y 8.

En San Roque 1 se describe *Ligerimys* cf. *ellipticus*. Su tamaño y morfología corresponde a *L. ellipticus*, pero dada la escasez del material, 10 piezas dentarias, no es posible controlar la variabilidad de los caracteres, por lo que consideramos más prudente la denominación de *Ligerimys* cf. *ellipticus*. En este yacimiento dicho taxón se encuentra asociado a un pequeño *Ligerimys* (*L. palomae* sp. nov.) del cual se distingue sólo por sus caracteres morfológicos, ya que presentan una talla muy similar.

Agustí (1981) cita *L. ellipticus* en los yacimientos del Mioceno inferior de Cataluña de San Andreu de la Barca, Can Julia 6 y Can Marti Vell I y II. En 1983 este mismo autor

describe el material de Can Marti Vell I y II; en base a las descripciones del autor, el material catalán no parece presentar diferencias morfológicas con nuestro material. Agustí (1983) señala la presencia de anterolófido en algunos de los $M_{1,2}$ de Can Marti Vell, utilizando este criterio para deducir una mayor antigüedad del material catalán con respecto a Buñol, según los datos de Daams (1976); desgraciadamente (Agustí op. cit.) sólo figura un $M_{1,2}$ sin anterolófido, y al no poder saber cual es la variabilidad del desarrollo real de los anterolófidios de los $M_{1,2}$ de Can Marti Vell, nos parece que este hecho no es suficiente para conceder mayor antigüedad al material catalán con respecto a Buñol, ya que los $M_{1,2}$ de *L. ellipticus* tanto de Buñol, Vargas 1A, como de Olmo Redondo 5 y 8 presentan algunos morfotipos con un anterolófido pequeño.

Daams (1976) y Agustí (1981, 1983) señalan la posibilidad de que *Ligerimys* sp. de Rubielos de Mora II, descrito por de Bruijn & Moltzer (1974) se trata de *L. ellipticus*. Según nuestra opinión 2 de los elementos, 1 D^4 y 1 M^1 , determinados por los autores holandeses como pertenecientes a la 'Association transitional between *Pseudotheridomys* and *Ligerimys* (de Bruijn & Moltzer, 1974, lám. 3, fig. 3 y 4) se tendrían que incluir dentro de la población denominada como *Ligerimys* sp. por de Bruijn & Moltzer (op. cit.). En este caso, las características morfológicas del M^1 , y también las del D^4 y M_3 (lám. 3, fig. 16), son tan diferentes de las de *L. ellipticus* que no se puede justificar su inclusión en dicha especie. teniendo en cuenta la pobreza del material de Rubielos de Mora II (4 ejemplares) no es posible por el momento asignar esta población a ninguna especie concreta de *Ligerimys*.

Ligerimys cf. *ellipticus* Daams, 1976

Lám. 28: fig. 16-19.

Yacimiento — San Roque 1.

Material y medidas

Elemento	Longitud				Anchura			
	n	min.	med.	max.	n	min.	med.	max.
P^4	1	—	1.12	—	1	—	1.12	—
M^1	1	—	1.10	—	1	—	1.21	—
M^2	1	—	0.99	—	1	—	1.17	—
$M_{1,2}$	4	1.01	1.08	1.17	7	0.91	1.02	1.08

Descripción de *Ligerimys* cf. *ellipticus* de San Roque 1

P^4 — El antero- y el protolofo están aislados labialmente. El protolofo se conecta al protocono por medio de una fina conexión. El meta- y el posterolofos forman una elipse posterior. La cresta longitudinal es pequeña y se orienta ligeramente hacia la zona posterolingual. el seno es prácticamente transversal.

$M^{1,2}$ — El antero- y el protolofo se encuentran separados labialmente. Meta- y posterolofos forman una elipse posterior, que labialmente está un poco por debajo de la superficie oclusal. El seno es transversal.

$M_{1,2}$ — Presentan la morfología típica de *L. ellipticus*, es decir, dos elipses, una anterior y otra posterior. No hay anterolófido, pero en 2 casos existe un pequeño resalte de esmalte en la parte anterolabial del diente, situado muy por debajo de la superficie

oclusal. En otros 2 casos existe una protuberancia en la parte centroanterior del meta-lófidio. Las dos elipses siempre se unen puntualmente en el centro de la anchura del diente, aunque esta unión también puede tener una posición levemente labial. El sénidio es transversal.

Discusión — Ver la discusión de *L. ellipticus*.

DISCUSION SOBRE *PSEUDOTHERIDOMYS* Y *LIGERIMYS*

Terminado el estudio sistemático del material de *Pseudotheridomys* Schlosser, 1926 y *Ligerimys* Stehlin & Schaub, 1951, perteneciente a 26 localidades del Oligoceno superior, tránsito Oligoceno/Mioceno y Mioceno inferior de España, hemos podido llegar a conocer la historia, desarrollo e importancia de estos dos géneros en nuestro país.

Dentro del género *Pseudotheridomys* se han distinguido 4 especies: *P. schaubi* Lavocat, 1951, *P. parvulus* (Schlosser, 1884), *P. lacombai* sp. nov. y *P. fejfari* Alvarez Sierra & Daams, 1987; ésta última sólo se ha reconocido en España.

Dentro del género *Ligerimys* hemos distinguido 7 especies: *L. antiquus* Fahlbusch, 1970, *L. florancei* Stehlin & Schaub, 1951, *L. ellipticus* Daams, 1976, *L. fahlbuschi* sp. nov., *L. magnus* sp. nov., *L. freudenthali* sp. nov. y *L. palomae* sp. nov.; las 5 últimas se han reconocido, por el momento, sólo en España. Señalaremos que otra especie de *Ligerimys* reconocida en el Mioceno inferior de Europa, *L. lophidens* (Dehm, 1950), no se ha encontrado en ninguna de las localidades estudiadas.

A lo largo de las discusiones específicas que acabamos de realizar se han ido esbozando, en los casos más evidentes, las posibles relaciones filogenéticas entre las diferentes especies encontradas.

Habíamos propuesto la existencia de las siguientes líneas:

1) *Pseudotheridomys schaubi* – *P. parvulus* – *P. lacombai* – *Ligerimys antiquus* – *L. palomae*.

Ya habíamos indicado la existencia de una población de *Pseudotheridomys*, *P. aff. parvulus* del yacimiento alemán de Weissenburg 6 (Fahlbusch, 1968), que presentaba características intermedias entre *P. schaubi* y *P. parvulus*, siendo este hecho un argumento en favor de la posible relación ancestro-descendiente de estas dos especies. Ya Hugueney (1969, p. 102) señaló esta misma posibilidad. El paso de *P. schaubi* a *P. parvulus* se realizaría mediante una ligera simplificación del modelo dental: desaparece la cresta accesoria situada entre el meta- y el mesolófidio en los elementos de la dentición inferior y la importancia de las crestas aumenta, ligeramente, con respecto a las cúspides. El siguiente paso de simplificación daría como resultado *P. lacombai*, en el que el mesolofio comienza a presentar un desarrollo inestable, y el anterolófidio, de los $M_{1,2}$, también presenta variabilidad en su desarrollo. Con un mayor grado, aún, de simplificación del mesolofio llegamos a *L. antiquus* en el que esta cresta está o totalmente ausente o reducida a un pequeño tubérculo o cresta de desarrollo escaso. Observamos en las poblaciones más antiguas de esta especie (Navarrete del Río, Ramblar 1 y Valhondo 1) todavía gran similitud, en los molares inferiores, con el género *Pseudotheridomys*, (p. ej. el relativo buen desarrollo del anterolófidio en los M_3), hecho que nos liga a *L. antiquus* con este género, pero teniendo ya características propias del género *Ligerimys*. Existe

BIOTONAS	Localidades	LONG. P ⁴	LONG. M ¹	LONG. M ²	LONG. M ³	Pschudi P parvulus Placombai L. antiquus L. fahibuschi L. aff. magnus L. magnus P. fejfari L. freudenthali L. sp. indet. L. palomae L. florancei L. ellipiticus
C	Buñol	09-11: A37	08-10: A76	08-10: A100	07-09: A34	
	Olmo Redondo 8	11-13: A9	08-10: A15	08-10: A16	07-09: A8	
	" " 5	11-13: A7	08-10: A9	08-10: A10	07-09: A8	
B	Vargas 1A	11-13: A85	08-10: A100	08-10: A102	07-09: A92	
	Villafeliche 2A	11-13: A15	08-10: A22	08-10: A20	07-09: A9	
	San Roque 2	11-13: A12, A1	08-10: A10	08-10: A13	07-09: A8	
	" " 1	11-13: A12	08-10: A11	08-10: A21	07-09: A9	
	Olmo Redondo 3	11-13: A1	08-10: A3	08-10: A2	07-09: A5	
	" " 2	11-13: A5	08-10: A4	08-10: A11	07-09: A5	
	" " 1	11-13: A2	08-10: A3	08-10: A1	07-09: A1	
	Rubielos de Mora	11-13: A2	08-10: A19	08-10: A19, A2	07-09: A7	
	Mordatilla	11-13: A20, A40, A2	08-10: A6	08-10: A5	07-09: A32	
	Bañon 1A	11-13: A23, A1	08-10: A19	08-10: A19, A2	07-09: A7	
A	" 2	11-13: A20	08-10: A11	08-10: A11	07-09: A10	
	" 5	11-13: A2	08-10: A8	08-10: A12	07-09: A11	
	La Dehesa	11-13: A2	08-10: A8	08-10: A12	07-09: A11	
	Rambiar 5A	11-13: A1	08-10: A31	08-10: A12	07-09: A39	
	" 7	11-13: A13	08-10: A31	08-10: A12	07-09: A39	
Z	" 3B	11-13: A19	08-10: A17	08-10: A44	07-09: A41	
	" 4A	11-13: A3	08-10: A5	08-10: A3	07-09: A5	
	Vaihondo 3A	11-13: A3	08-10: A4	08-10: A2	07-09: A2	
	" 1	11-13: A7	08-10: A9	08-10: A15	07-09: A3	
Y	Kambiar 1	11-13: A2	08-10: A17	08-10: A12	07-09: A6	
	Mavarrete	11-13: A2	08-10: A17	08-10: A12	07-09: A6	
X	Alcozer 3B	11-13: A23	08-10: A17	08-10: A12	07-09: A6	
	Aufel	11-13: A6	08-10: A2	08-10: A2	07-09: A1	
	Hergasa	11-13: A6	08-10: A2	08-10: A2	07-09: A1	

una gran probabilidad de que nos falte documentación entre *P. lacombai* y *L. antiquus* de Navarrete del Río, Ramblar 1 y Valhondo 1. *P. lacombai* ha sido encontrado en los yacimientos más recientes en la zona Y, y las primeras localidades con *L. antiquus* se encuentran en los más antiguos de la zona Z. En las poblaciones más recientes de *L. antiquus*, Moratilla 1 y Bañón 11A, observamos como se pierden los rasgos que nos acercaban a *Pseudotheridomys*: el anterolóbido en los M_3 suele estar ausente en la mayor parte de los casos; es decir, se sigue observando una tendencia a la ligera simplificación dental al tiempo que hacia una disminución de la talla. En *L. antiquus* de Bañón 11A existen 4 $M_{1,2}$ de un total de 53 que presentan una ligera reducción del mesolóbido; este hecho unido a la morfología de los P^4 de Bañón 11A, que recuerdan a los de *L. palomae*, nos hacen suponer la relación entre *L. antiquus* y *L. palomae*, constatamos una leve reducción de la talla y simplificación de los caracteres morfológicos, en este caso del mesolóbido, en el paso de una a otra.

Resumiendo, las tendencias evolutivas propuestas para esta línea son las siguientes: por la reducción del mesolóbido, aumento de la longitud de los senos labiales y sépidos linguales unido a un aumento de la importancia de la lofodancia se pasa de formas típicas de *Pseudotheridomys* a las propias de *Ligerimys*. El siguiente paso evolutivo desde *L. antiquus* a *L. palomae* se efectúa por medio de una ligera disminución de la talla y reducción del mesolóbido.

2) De manera independiente a la línea anteriormente propuesta, hemos podido constatar la existencia de una línea conservadora que hace persistir al género *Pseudotheridomys*. En Bañón 11A y Moratilla 1 hemos encontrado *P. feffari*, caracterizado por su gran talla y lofodancia. Esta especie recuerda, por sus características morfológicas, a *P. parvulus*. Parece probable la relación entre estas dos especies dada su semejanza. El paso de *P. parvulus* a *P. feffari* se produciría por un aumento de la talla y de la lofodancia.

Según nuestro estudio *P. parvulus* es el origen, en España, de dos líneas, una que da lugar a una de las líneas de *Ligerimys* mediante la simplificación morfológica, la disminución de la talla y aumento de la lofodancia. Y otra en la que permanece el género en la especie *P. feffari* gracias a un aumento de la talla y lofodancia junto a la preservación de los caracteres morfológicos.

Fahlbusch (1970, 1973, 1979 y 1983) propone, en base al material de *Pseudotheridomys* y *Ligerimys* de Alemania, la siguiente línea: *P. parvulus* – *P. aff. parvulus* de Schaffhausen – población de transición *Pseudotheridomys* – *Ligerimys* de Bissingen – *L. antiquus* – *L. florancei*. Ya en la discusión de *L. antiquus* discutimos la probabilidad de que parte de la población de transición de Bissingen y de las de *L. antiquus* de Wintershof-West y de Schnaitheim estuviera formado por *P. parvulus* y una especie de *Ligerimys*: *L. antiquus* (Alvarez Sierra, Daams & van der Meulen, 1987). Nuestra propuesta filogenética, en base a los datos de Fahlbusch, es la siguiente: *P. parvulus* – *P. aff. parvulus* (= *P. lacombai*?) – *Ligerimys antiquus* – *L. florancei*. En esta línea se observarían las mismas tendencias que en la línea de *P. parvulus* a *L. palomae* en España, pero en Alemania observamos un aumento de la talla en el paso de *L. antiquus* a *L. florancei*, mientras que en España en el paso de *L. antiquus* a *L. palomae* observamos una disminución de talla. En Alemania asociado a *L. antiquus* encontramos a *P. parvulus* (Bissingen, Wintershof-West y Schnaitheim, zona MN3). En Checoslovaquia *P. parvulus* se encuentra asociado a *L. florancei* (Dolnice 1-3, MN4). también en Grecia subsiste *P. parvulus* en la localidad datada en la zona MN4 (Aliveri). Esto nos conduce a pensar que

Fig. 56. Rango de variabilidad de la longitud de P_4 , $M_{1,2}$ y M_3 de *Pseudotheridomys* y *Ligerimys* de diversas localidades del Oligoceno superior y Mioceno inferior de España.

BIZONAS	Localidades	LONG. P4	LONG. M _{1,2}	LONG. M3	P.schaubi P.parvulus Placombai L.antiquus L.fahbuschi L.off.magnus L.magnus P.felfori L.freudenthali L.sp.indet L.palomae L.florancei L.ellipticus
C	Buñol	▲38	▲198	▲49	□
	Olmo Redondo 8	▲11	▲34	▲15	□
	" 5	▲4	▲14	▲8	□
	Vargas 1A	▲67	▲198	▲91	□
B	Villafeliche 2A	▲11	▲37	▲17	□
	San Roque 2	▲6	▲28	▲6	□
	" 1	▲7	▲27	▲25	□
	Olmo Redondo 3	●1	●1	●1	□
	" 2	▲3	▲17	▲8	□
	Rubielos de Mora	●1	▲4	▲2	□
	Moratilla	▲25, ▲43	▲93A, ▲67	▲17, ▲46	□
A	Bañon 11A	▲15	▲51	▲29	□
	" 2	▲20	▲51	●1, ▲28	□
	" 5	▲6, ▲3	▲29, ▲7	▲20, ▲4	□
	La Dehesa	●1	▲7	▲7	□
	Ramblar 7	▲9	▲53	▲26	□
Z	" 3B	▲19	▲84	▲46	□
	" 4A	▲6	▲8	▲6	□
	Valhondo 3A	●2	▲4	●1	□
	" 1	▲6	●1	●1	□
Y	Ramblar 1	▲6	▲25	▲12	□
	Navarrete		▲5	●1	□
X	Alicocer 3B	▲8	▲32	▲11	□
	Aufol	▲4	▲10	▲5	□
	Bergasa	▲3	▲6	▲4	□

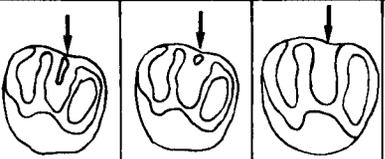
Morfotipos mesolofos D ⁴				N										
	Localidades					<i>P.parvulus</i>	<i>P.lacombai</i>	<i>L.antiquus</i>	<i>L.fahlbuschi</i>	<i>L.aff. magnus</i>	<i>L. magnus</i>	<i>L.freudenthali</i>	<i>L.palomae</i>	<i>L.florancei</i>
Buñol	-	2	67	69										+
Olmo Redondo 8	-	-	13	13										+
Olmo Redondo 5	-	-	20	20										+
Vargas 1A	-	-	42	42										+
Villafeliche 2A	-	1	18	19										+
San Roque 2	1	2	8	11									+	
San Roque 1	1	7	13	21									+	+
Olmo Redondo 3	-	-	3	3										+
Olmo Redondo 2	-	6	3	9									+	
Moratilla	-	5	35	40										
Bañon 11A	-	-	1	1		+					+			
Bañon 2	-	-	9	9						+				
Bañon 5	-	1	1	2										
La Dehesa	-	3	1	4										
Ramblar 5A	-	-	1	1										
Ramblar 7	1	1	16	18										
Ramblar 3B	-	2	23	25										
Ramblar 4A	-	1	10	11										
Valhondo 3A	-	-	2	2										
Ramblar 1	-	2	9	11										
Navarrete	-	-	1	1										
Alcocer 3B	1	-	-	1		+								
Autol						+								

Fig. 57. Cuadro de distribución del desarrollo del mesolofos en los D⁴ de *Pseudotheridomys* y *Ligerimys*.

un stock de la población ancestral de *P. parvulus* se haya podido mantener a lo largo del tiempo sin ninguna variación aparente (ni en la talla ni en la morfología).

3) Por otro lado, ya habíamos señalado las grandes similitudes existentes entre *L. aff. magnus* de Ramblar 3B y Ramblar 4 y *L. magnus* de Bañon 5 y Bañon 2. Sólo la diferencia de tallas y la diferente proporción de mesolofidos reducidos y ausentes nos impidió incluirlas en la misma especie. Pero pensamos que sus semejanzas morfológicas indican una estrecha relación entre ambas formas. Es posible que *L. aff. magnus* de Ramblar 3B y Ramblar 4 diera lugar a *L. magnus* de Bañon 5 y Bañon 2, por medio de un aumento de talla y tendencia a la desaparición o fuerte reducción del mesolofido. Sobre el posible origen de *L. aff. magnus* no podemos concretar, en el estado actual del tema, gran cosa; no hemos encontrado aún ninguna forma más antigua que pueda considerarse ancestral de *L. aff. magnus*. La especie *L. freudenthali* de Moratilla 1 presenta algún carácter común con *L. magnus* de Bañon 5 y Bañon 2, como es la ausencia generalizada de mesolofidos en la dentición inferior, que nos podría indicar una posible relación entre estas dos especies. Pero existe un importante problema a la hora de proponer esta relación; por un lado los caracteres morfológicos de los molares superiores de *L. magnus* son muy peculiares; ya habíamos señalado en la discusión de *L. freudenthali* que sus molares superiores no se podían distinguir, por rasgos morfológicos, de *L. antiquus*, con el que coexiste en Moratilla 1, describiéndose juntos los molares superiores de ambas especies; pero aún así en esta descripción no encontramos formas que se

Morfotipos mesolofos	P ⁴			N		P. pschaubi	P. parvulus	P. lacombai	L. antiquus	L. fahibuschi	L. aff. magnus	L. magnus	L. freudenthali	L. sp. indet.	L. palomae	L. florancei	L. ellipticus
	Localidades																
Buñol	-	1	39	40													+
Olmo Redondo 8	-	2	8	10													+
Olmo Redondo 5	-	2	8	10													+
Vargas 1A	-	12	85	97													+
Villafeliche 2A	-	1	14	15													+
San Roque 2	-	1	11	12													+
San Roque 1	-	-	1	1													+
" " "	-	1	11	12													+
Olmo Redondo 2	-	1	4	5													+
Olmo Redondo 1	-	-	2	2													+
Moratilla	-	-	42	42													+
" "	-	3	17	20													+
Bañon 11A	-	4	18	22													+
Bañon 2	-	1	18	19													+
Bañon 5	-	-	2	2													+
" "	-	2	11	13													+
La " Dehesa	-	-	4	4													+
Ramblar 5A	-	-	1	1													+
Ramblar 7	-	1	18	19													+
Ramblar 3B	-	2	17	19													+
Ramblar 4A	-	-	4	4													+
Valhondo 3A	-	-	2	2													+
Ramblar 1	-	3	6	9													+
Navarrete	-	-	1	1													+
Alcocer 3B	6	10	5	21													+
Autol	-	-	-	-													+
Bergasa	7	-	-	7													+

Fig. 58. Cuadro de distribución del desarrollo del mesolofos en los P⁴ de *Pseudotheridomys* y *Ligerimys*.

parezcan a *L. magnus*; la típica forma en Y de proto- y metalofos en los M² (observable también en *L. magnus* de Ramblar 3B y Ramblar 4) no se observa en los M² de *L. freudenthali* y *L. antiquus* de Moratilla 1.

Por otro lado, si admitimos como altamente probable la relación entre *L. aff. magnus* y *L. magnus* en el paso de una a otra se produce un aumento de talla, si relacionamos *L. magnus* con *L. freudenthali* tendríamos que admitir una rápida y fuerte reducción de la talla, que parece entrar en contradicción con la tendencia inversa hacia el aumento progresivo de talla observado desde *L. aff. magnus* a *L. magnus*. Quedan pues, por el momento, sin conocer las relaciones filogenéticas precisas de *L. freudenthali* de Moratilla 1.

La especie *L. florancei* ha sido encontrada en las localidades de Olmo Redondo 3 y Villafeliche 2A. Su distribución geográfica ha sido muy amplia: Checoslovaquia, Alemania, Francia y España. *L. florancei*, en nuestra opinión, sería originario de Centroeuropa, a partir de *L. antiquus*; consideramos, por tanto, este taxón como un inmigrante en las faunas españolas.

L. ellipticus se ha encontrado, en pequeña proporción, en San Roque 1; en otras localidades: Vargas 1A, Olmo Redondo 5 y 8 y Buñol es muy abundante (en algunos

Morfotipos mesolofos M ^{1,2}					N													
	Localidades						<i>P. schaubi</i>	<i>P. parvulus</i>	<i>P. placombai</i>	<i>L. antiquus</i>	<i>L. fahibuschi</i>	<i>L. aff. magnus</i>	<i>L. magnus</i>	<i>L. freudenthali</i>	<i>L. sp. indet.</i>	<i>L. palomae</i>	<i>L. flarancei</i>	<i>L. ellipticus</i>
Buñol	-	-	5	170	175													+
Olmo Redondo 8	-	-	1	43	44													±
Olmo Redondo 5	-	-	1	19	20													+
Vargas 1A	-	-	7	207	214													+
Villafeliche 2A	-	-	2	41	43													+
San Roque 2	-	-	1	17	18													+
San Roque 1	-	10	7	22	39													+
" "	-	-	-	2	2													+
Olmo Redondo 3	-	-	-	4	4													+
Olmo Redondo 2	-	5	4	6	15													+
Olmo Redondo 1	-	-	-	1	1													+
Moratilla	-	16	22	173	211													+
Bañon 11A	-	1	15	24	40													+
Bañon 2	-	-	1	77	78													+
Bañon 5	-	1	-	14	15													+
" "	-	5	13	12	30													+
La Dehesa	-	2	10	12	24													+
Romblar 5A	-	-	-	1	1													+
Romblar 7	-	11	11	53	75													+
Romblar 3B	-	8	13	97	118													+
Romblar 4A	-	3	4	9	16													+
Valhondo 3A	-	1	1	5	7													+
Valhondo 1	-	1	-	-	1													+
Romblar 1	-	17	8	10	35													+
Navarrete	1	5	2	-	8													+
Alcocer 3B	32	-	-	-	32													+
Autol	10	-	-	-	10													+
Bergasa	7	-	-	-	7													+

Fig. 59. Cuadro de distribución del desarrollo del mesolofos en los M^{1,2} de *Pseudotheridomys* y *Ligerimys*.

Morfotipos uniones labiales M ^{1,2}						N												
	Localidades						<i>P. schaubi</i>	<i>P. parvulus</i>	<i>P. placombai</i>	<i>L. antiquus</i>	<i>L. fahibuschi</i>	<i>L. aff. magnus</i>	<i>L. magnus</i>	<i>L. freudenthali</i>	<i>L. palomae</i>	<i>L. flarancei</i>	<i>L. ellipticus</i>	
Buñol	-	122	1	-	-	123												+
Olmo Redondo 8	-	26	3	-	-	29												+
Olmo Redondo 5	-	17	-	-	-	17												+
Vargas 1A	-	137	7	-	-	144												+
Villafeliche 2A	-	15	12	5	-	32												+
San Roque 2	-	7	5	-	-	12												+
San Roque 1	-	1	1	-	-	2												+
" "	-	18	2	-	-	20												+
Olmo Redondo 3	-	1	3	-	-	4												+
Olmo Redondo 2	-	9	-	-	-	9												+
Moratilla	108	62	4	1	-	175												+
Bañon 11A	6	12	4	6	1	29												+
Bañon 2	11	23	5	-	-	39												+
Bañon 5	4	7	1	-	-	12												+
" "	7	10	-	-	-	17												+
La Dehesa	-	12	-	1	-	13												+
Romblar 7	4	32	4	7	-	47												+
Romblar 3B	2	39	35	3	-	79												+
Romblar 4A	1	5	2	1	-	9												+
Valhondo 3A	-	4	1	1	-	6												+
Valhondo 1	-	-	1	-	-	1												+
Romblar 1	-	20	5	1	-	26												+
Navarrete	2	2	-	-	-	4												+
Alcocer 3B	-	3	5	6	-	14												+
Autol	-	-	8	-	-	8												+
Bergasa	-	1	3	-	-	4												+

Fig. 60. Cuadro de distribución de las diferentes uniones labiales observadas en los M^{1,2} de *Pseudotheridomys* y *Ligerimys*.

Morfortipos uniones linguales						N	P schaubi P parvulus P lacombai L. antiquus L. fahbuschi L. aff. magnus L. magnus L. freudenthali L. sp. indet L. palomae L. florancei L. ellipticus
	M ^{1,2}						
Bañol	170	-	-	1	5	176	
Olmo Redondo 8	43	-	-	-	-	43	
Olmo Redondo 5	20	-	-	-	-	20	
Vargas 1A	176	-	-	17	9	202	
Villafeliche 2A	40	1	-	-	-	41	
San Roque 2	16	1	-	-	-	17	
San Roque 1	33	4	1	-	-	38	
"	2	-	-	-	-	2	
Olmo Redondo 3	2	1	1	-	-	4	
Olmo Redondo 2	11	5	-	-	-	16	
Olmo Redondo 1	1	-	-	-	-	1	
Moratilla	213	-	1	1	1	216	
Bañol 11A	38	1	-	-	-	39	
Bañol 2	17	14	37	-	-	68	
Bañol 5	8	-	3	1	-	12	
"	26	-	1	-	-	27	
La Dehesa	19	3	1	-	-	23	
Ramblar 5A	1	-	-	-	-	1	
Ramblar 7	58	6	8	1	-	73	
Ramblar 3B	57	-	51	1	-	109	
Ramblar 4A	10	1	5	-	-	16	
Valhondo 3A	7	-	-	-	-	7	
Valhondo 1	-	1	-	-	-	1	
Ramblar 1	34	-	-	-	-	34	
Navarrete	7	1	-	-	-	8	
Alcocer 3B	20	1	-	8	-	29	
Autil	11	-	-	3	-	4	
Bergasa	1	-	-	4	-	5	

Fig. 61. Cuadro de distribución de las diferentes uniones linguales observadas en los M^{1,2} de *Ligerimys* y *Pseudotheridomys*.

Orientación seno					N	P schaubi P parvulus P lacombai L. antiquus L. fahbuschi L. aff. magnus L. magnus L. freudenthali L. sp. indet L. palomae L. florancei L. ellipticus
	M ^{1,2}					
Bañol	-	-	8	168	176	
Olmo Redondo 8	-	-	-	43	43	
Olmo Redondo 5	-	-	1	18	19	
Vargas 1A	-	-	10	200	210	
Villafeliche 2A	6	28	6	1	41	
San Roque 2	9	5	1	3	18	
San Roque 1	9	28	2	1	39	
"	-	-	-	2	2	
Olmo Redondo 3	-	-	-	4	4	
Olmo Redondo 2	-	9	1	6	16	
Olmo Redondo 1	-	1	-	-	1	
Moratilla	12	120	45	40	217	
Bañol 11A	-	37	-	1	38	
Bañol 2	6	53	-	1	60	
Bañol 5	2	8	-	1	11	
"	4	19	-	3	26	
La Dehesa	14	9	-	-	23	
Ramblar 5A	1	-	-	-	1	
Ramblar 7	7	57	2	2	68	
Ramblar 3B	10	83	13	7	113	
Ramblar 4A	5	5	2	-	12	
Valhondo 3A	-	7	-	-	7	
Valhondo 1	-	1	-	-	1	
Ramblar 1	4	25	4	-	33	
Navarrete	-	6	2	-	8	
Alcocer 3B	7	13	12	-	32	
Autil	5	4	-	-	9	
Bergasa	5	2	-	-	7	

Fig. 62. Cuadro de distribución de la orientación del seno en los M^{1,2} de *Pseudotheridomys* y *Ligerimys*.

Morfotipos morfología general M ³							N	Pschubi	Pparvulus	Pacombai	L. antiquus	L. fahbuschi	L. aff. magnus	L. magnus	L. freudenthali	L. palomae	L. florancei	L. ellipticus
Localidades																		
Buñol	-	6	4	3	11	3	27											
Olmo Redondo 8	-	-	-	-	6	-	6											
Olmo Redondo 5	-	-	-	-	9	-	9											
Vargas 1A	-	13	20	15	15	10	73											
Villafeliche 2A	-	1	5	1	-	1	8											
San Roque 2	-	-	1	1	-	3	5											
San Roque 1	-	-	6	-	-	3	9											
Olmo Redondo 2	-	-	3	1	-	1	5											
Moratilla	-	22	25	-	-	5	52											
Bañon 11A	-	-	5	1	-	-	6											
Bañon 2	-	3	29	7	-	1	40											
Bañon 5	-	2	1	5	-	-	8											
"	-	3	5	4	-	-	12											
La Dehesa	-	4	6	1	-	-	11											
Ramblar 7	-	26	13	4	-	-	43											
Ramblar 3B	-	8	21	2	-	1	32											
Ramblar 4A	-	2	4	-	-	-	6											
Valhondo 3A	-	4	3	-	-	-	7											
Ramblar 1	-	5	-	1	-	-	6											
Navarrete	-	1	2	-	-	-	3											
Alcozer 3B	6	-	-	1	-	-	7											
Autol	4	-	-	-	-	-	4											
Bergasa	1	-	-	-	-	-	1											

Fig. 63. Morfología general del M³ de *Pseudotheheridomys* y *Ligerimys*.

P ₄ Morfolipos anterolófidio							N	P.schaubi P.parvulus P.lacombai L.antiquus L.fabibuschii L.off.magnus L.magnus L.freudenthali L.palomae L.florancei L.ellipticus
	Localidades							
Buñol	5	3	1	-	-	-	38	+ + + + +
Olmo Redondo 8	-	-	-	-	-	-	9	+ + + + +
Olmo Redondo 5	-	-	-	-	-	-	4	+ + + + +
Vargas 1A	-	-	-	-	-	-	43	+ + + + +
Villafeliche 2A	-	-	1	3	-	-	9	+ + + + +
San Roque 2	-	-	-	-	-	-	3	+ + + + +
San Roque 1	-	-	-	-	-	-	7	+ + + + +
Olmo Redondo 3	-	-	-	-	-	-	1	+ + + + +
Olmo Redondo 2	-	-	-	-	-	-	2	+ + + + +
Moratilla	-	-	-	-	-	-	30	+ + + + +
"	-	-	-	-	-	-	18	+ + + + +
Bañon 11A	-	-	-	-	-	-	16	+ + + + +
Bañon 2	-	1	1	-	-	3	11	+ + + + +
Bañon 5	-	-	-	-	-	-	2	+ + + + +
"	-	-	-	-	-	-	5	+ + + + +
La " Dehesa	-	-	-	1	-	-	2	+ + + + +
Ramblar 7	-	-	-	1	1	1	8	+ + + + +
Ramblar 3B	-	1	-	1	1	-	17	+ + + + +
Ramblar 4A	-	2	-	-	-	-	5	+ + + + +
Ramblar 1	-	1	-	-	-	-	6	+ + + + +
Alcozer 3B	-	-	-	2	1	1	7	+ + + + +
Autul	-	3	-	-	-	-	3	+ + + + +
Bergasa	-	1	-	-	-	-	1	+ + + + +

Fig. 64. Cuadro de distribución del desarrollo del anterolófidio en los P₄ de *Pseudothentidomys* y *Ligerimys*.

P ₄ Morfotipos Mesolófido						N											
	Localidades						P.schaubi	P.parvulus	P.lacombai	L.antiquus	L.fahibuschi	L.off. magnus	L. magnus	L.freudenthali	L.palomae	L.florancei	L.ellipticus
Bañol	54	-	-	1	-	55											+
Olmo Redondo 8	10	-	-	-	-	10											+
Olmo Redondo 5	4	-	-	-	-	4											+
Vargas 1A	69	-	-	-	-	69											+
Villafeliche 2A	9	-	-	1	1	11											+
San Roque 2	2	-	-	2	1	5											+
San Roque 1	3	-	-	2	2	7											+
Olmo Redondo 3	1	-	-	1	-	2											+
Olmo Redondo 2	-	1	-	1	1	3											+
Moratilla	-	-	-	5	4	46											+
"	19	7	-	-	-	26											+
Bañon 11A	17	-	1	5	-	23		+									+
Bañon 2	3	-	-	4	15	22											+
Bañon 5	-	-	-	3	1	4											+
La Dehesa	11	-	-	1	-	12											+
"	4	-	-	-	-	4											+
Rambler 7	12	-	2	2	2	18											+
Rambler 3B	16	-	1	7	2	26											+
Rambler 4A	5	-	1	-	2	8											+
Valhondo 3A	2	-	-	-	-	2											+
Rambler 1	7	-	-	-	-	7											+
Alcocer 3B	9	-	-	-	-	9											+
Autol	4	-	-	-	-	4											+
Bergasa	4	-	-	-	-	4											+

Fig. 65. Cuadro de distribución del desarrollo del mesolófido en los P₄ de *Pseudotheridomys* y *Ligerimys*.

P ₄ Morfotipos unión lingual hipolófido - posterolófido				N													
	Localidades				P.schaubi	P.parvulus	P.lacombai	L.antiquus	L.fahibuschi	L.off. magnus	L. magnus	L.freudenthali	L.palomae	L.florancei	L.ellipticus		
Bañol	-	-	32	32													+
Olmo Redondo 8	-	-	10	10													+
Olmo Redondo 5	-	-	4	4													+
Vargas 1A	-	11	20	31													+
Villafeliche 2A	-	-	5	5													+
San Roque 2	1	1	-	2													+
San Roque 1	-	-	5	5													+
Olmo Redondo 3	-	1	1	2													+
Olmo Redondo 2	-	1	1	2													+
Moratilla	26	13	2	41													+
"	2	8	9	19													+
Bañon 11A	10	4	4	18													+
Bañon 2	-	4	6	10													+
Bañon 5	3	-	-	3													+
"	3	3	3	9													+
La Dehesa	-	1	2	3													+
Rambler 7	3	6	2	11													+
Rambler 3B	1	6	7	14													+
Rambler 4A	-	2	2	4													+
Valhondo 3A	1	-	1	2													+
Rambler 1	-	-	3	3													+
Alcocer 3B	-	1	7	8													+
Autol	-	3	-	3													+
Bergasa	-	-	2	2													+

Fig. 66. Tipos de uniones linguales entre el hipo- y el posterolófido en los P₄ de *Pseudotheridomys* y *Ligerimys*.

M _{1,2} Orientación sénido	Morfotipos				N										
						<i>P.schaubi</i>	<i>P.parvulus</i>	<i>P.lacombai</i>	<i>L.antiqus</i>	<i>L.fahlbuschi</i>	<i>L.off. magnus</i>	<i>L. magnus</i>	<i>L. freudenthali</i>	<i>L. palomae</i>	<i>L. florancei</i>
Buñol	-	-	12	196	208										+
Olmo Redondo 8	-	-	-	39	39										+
Olmo Redondo 5	-	-	-	18	18										+
Vargas 1A	-	-	2	225	227										+
Villafeliche 2A	-	11	16	10	37										+
San Roque 2	-	15	5	10	30										+
San Roque 1	-	11	11	4	26										+
" "	-	-	-	7	7										+
Olmo Redondo 3	-	-	-	2	2										+
Olmo Redondo 2	-	5	2	10	17										+
Moratilla	-	59	27	30	116										+
" "	-	44	1	30	75										+
Bañon 11A	-	26	2	23	51		+								+
Bañon 2	-	38	9	19	66										+
Bañon 5	-	8	-	-	8										+
" "	-	18	-	23	41										+
La Dehesa	2	6	5	-	13										+
Ramblar 5	-	2	-	-	2										+
Ramblar 7	-	70	11	7	88										+
Ramblar 3B	5	79	25	10	119										+
Ramblar 4A	-	7	3	1	11										+
Valhondo 3A	-	4	-	1	5										+
Valhondo 1	-	1	1	-	2										+
Ramblar 1	-	16	8	3	27										+
Navarrete	-	3	-	2	5										+
Alcocer 3B	1	27	8	1	37										+
Autol	-	4	6	-	10										+
Bergasa	2	6	-	-	8										+

 Fig. 69. Orientación del sénido en los M_{1,2} de *Ligerimys* y *Pseudotheridomys*.

sitios, Olmo Redondo 5, alcanza el 40 % con respecto al total de la fauna de roedores). En estas localidades en las que es abundante no coexiste con ningún otro Eomyidae. Esta especie se conoce sólo en España, y no hemos encontrado ninguna forma con la que relacionarlo; algunas de sus características morfológicas recuerdan a *L. florancei*, si bien es muy dudosa la posible relación entre estas dos especies.

En la Fig. 74 a modo de resumen se representan gráficamente las propuestas filogenéticas para el grupo *Pseudotheridomys-Ligerimys* hasta ahora discutidas. Hemos encontrado cinco especies cuya distribución geográfica, por el momento, es exclusiva de España: *P. fejfari*, *L. fahlbuschi*, *L. freudenthali*, *L. palomae* y *L. ellipticus*. hasta que no se conozcan mejor las faunas europeas del Mioceno inferior no podremos estar seguros de que se trate de especies endémicas para la Península Ibérica, ya que existen numerosas localidades francesas, alemanas y checas de las que no se han realizado estudios detallados ni se conocen sus listas faunísticas completas.

Bioestratigrafía y biocronología

Correlaciones marino-continentales

Los yacimientos que han proporcionado el material de Eomyidae estudiado, se corres-

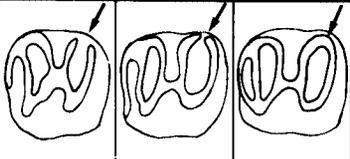
M _{1,2} Morfotipos unión lingual hipolófido - posteroló- fido.				N	P P L L L L L L L	P P L L L L L L L	P P L L L L L L L	P P L L L L L L L	P P L L L L L L L	P P L L L L L L L
	Localidades									
Buñol	-	-	112	112						
Olmo Redondo 8	-	-	26	26						+
Olmo Redondo 5	-	-	14	14						+
Vargas 1A	-	3	119	122						+
Villafeliche 2A	7	10	5	22						+
San Roque 2	12	14	-	26						+
San Roque 1	-	-	7	7						+
" "	12	7	-	19						+
Olmo Redondo 3	-	1	-	1						+
Olmo Redondo 2	8	7	-	15						+
Moratilla	67	20	7	94						+
" "	1	13	52	66						+
Bañon 11A	11	18	17	46		+				+
Bañon 2	10	23	16	49						+
Bañon 5	1	-	6	7						+
" "	8	12	16	36						+
La Dehesa	1	3	2	6						+
Ramblar 5	1	-	-	1						+
Ramblar 7	32	22	9	63						+
Ramblar 3B	11	56	10	77						+
Ramblar 4A	1	1	6	8						+
Ramblar 1	-	8	15	23						+
Navarrete	-	4	-	4						+
Alcocer 3B	1	7	9	17						+
Autol	1	7	-	8						+
Bergosa	-	3	3	6						+

Fig. 70. Tipos de unión lingual entre el hipo- y el posterolófido en los M_{1,2} de *Pseudotheridomys* y *Ligerimys*.

ponden en el tiempo a un intervalo que comprende parte del Oligoceno superior y parte del Mioceno inferior. El límite entre estas dos épocas está basado (como la mayor parte de los límites de las unidades estratigráficas mayores) en un estratotipo que comprende un episodio de transgresión marina. La datación de este límite dista mucho de ser precisa. Continuamente se realizan propuestas que modifican la cronología de este límite; una de las últimas es la de Rögl & Steininger (1983) que sitúan este límite en -23 m.a.

A la hora de correlacionar este límite cronoestratigráfico con una secuencia continental surgen dos problemas. En primer lugar la escasez de sedimentos datados por métodos absolutos, y en segundo lugar la imposibilidad de ver reflejados eventos tales como transgresiones o regresiones marinas en las cuencas continentales (sin entrar, en principio, en el problema que supone considerar sincrónicos estos fenómenos).

Como criterio faunístico para establecer el límite Oligoceno-Mioceno en los medios continentales se ha usado, habitualmente, la extinción de un grupo de roedores fósiles, los Theridomyidae. Huguene y Truc (1976) muestran que las últimas faunas con theridomyidos son equivalentes al 'Aquitaniense ante-estrotipo' en Provenza, y por lo tanto de edad oligocena. Este criterio presenta, sin embargo, problemas de diacronismo por interpretar 'ausencia' como 'extinción'. Por otro lado en las faunas continentales no se ha detectado ninguna ruptura brusca de composición ni diversidad de

Morfotipos posición cresta longitudi- nal M _{1,2}					N	P pschaubi P parvulus P lacombai L antiquus L fahlbuschi L off. magnus L magnus L freudenthali L palomae L florancei L ellipticus
	Localidades					
Buñol	33	103	8	62	206	
Olmo Redondo 8	13	17	-	8	38	
Olmo Redondo 5	13	4	-	1	18	
Vorgas 1A	72	119	5	25	221	
Villafeliche 2A	8	18	1	3	30	
San Roque 2	-	7	2	-	9	
San Roque 1	-	17	-	-	17	
" "	4	3	-	-	7	
Olmo Redondo 3	1	1	-	-	2	
Olmo Redondo 2	1	6	-	-	7	
Moratilla (x)	3	3	5	-	11	
" "	3	56	14	-	73	
Bañon 11A	3	44	-	-	47	
Bañon 2	7	16	-	2	25	
Bañon 5	15	25	-	1	41	
La Dehesa	2	9	1	-	12	
Ramblar 5	-	1	1	-	2	
Ramblar 7	22	50	-	5	77	
Ramblar 3B	26	52	-	2	80	
Ramblar 4A	3	6	-	-	9	
Valhondo 3A	1	6	-	-	7	
Valhondo 1	-	2	-	-	2	
Ramblar 1	16	9	-	3	28	
Navarrete	1	1	-	3	5	
Alcocer 3B	16	6	-	16	38	
Aulol	2	7	-	3	12	
Bergasa	7	-	-	1	8	

Fig. 71. Posición de la unión central entre meso- e hipolófidio en los M_{1,2} de *Pseudotheridomys* y *Ligerimys*. (X) = sólo se han contabilizado los que presentan mesolófidio completo.

la fauna entre Oligoceno y Mioceno que justifiquen el establecimiento claro de un límite. Nos encontramos, por tanto, con yacimientos que, sin duda se pueden incluir en el Oligoceno superior y otros que corresponden claramente al Mioceno inferior, existiendo entre éstos, otros yacimientos de posición intermedia y de imposible asignación a una u otra época. Proponemos para estos casos, la utilización del término faunas del tránsito Oligoceno-Mioceno (Fig. 75).

Divisiones cronoestratigráficas continentales

A la hora de precisar más sobre la distribución de las especies hemos utilizado exclusivamente términos definidos para los medios continentales. Para referirnos a las faunas del Oligoceno superior, se ha usado la edad de mamíferos propuesta en el Congreso de Munich (ver Fahlbusch, 1976), Arverniense; para el intervalo Oligoceno-Mioceno y Mioceno temprano se usa la edad de Mamíferos Ageniense (s. str.) tal y como la utilizan Daams et al. (1986), puesto que carecen de definición formal.

Para las faunas correspondientes al Mioceno inferior se han usado las unidades cronoestratigráficas formales: Ramblense, definido formalmente como piso en el área de Daroca-Calamocha (Daams et al., 1986) y Aragoniense, piso definido por Daams et al. (1977) en la Cuenca de Calatayud-Teruel, cuyo límite inferior ha sido redefinido por Daams et al. (1986) al establecerse el límite superior del nuevo piso Ramblense infrayacente.

M ₃ Morfotipos anterolofido								N	<i>P. schaubi</i>	<i>P. parvulus</i>	<i>P. lacombai</i>	<i>L. antiquus</i>	<i>L. fahlbuschi</i>	<i>L. aff. magnus</i>	<i>L. magnus</i>	<i>L. freudenthali</i>	<i>L. palomae</i>	<i>L. florancei</i>	<i>L. ellipticus</i>
Localidades																			
Buñol	-	-	-	-	-	-	-	41											+
Olmo Redondo 8	-	-	1	-	-	-	-	14											+
Olmo Redondo 5	-	-	-	-	-	-	-	7											+
Vargas 1A	-	-	-	2	-	-	-	83											+
Villafeliche 2A	-	-	-	4	-	-	-	5											+
San Roque 2	-	-	-	1	-	-	-	3											+
San Roque 1	-	1	-	7	-	-	-	7											+
Olmo Redondo 3	-	-	-	-	-	-	-	1											+
Olmo Redondo 2	-	-	-	1	-	-	-	5											+
Moratilla	-	-	-	2	-	-	-	37											+
"	-	-	-	1	-	-	-	18											+
Bañon 11A	-	-	-	4	-	-	-	19											+
Bañon 2	1	1	-	5	-	-	-	7											+
Bañon 5	-	-	-	3	-	-	-	18											+
"	-	1	-	4	-	-	-	3											+
La Dehesa	-	-	-	3	-	-	-	10											+
Ramblar 7	-	1	-	18	-	-	-	7											+
Ramblar 3B	-	-	-	13	-	-	-	31											+
Ramblar 4A	-	-	-	2	-	-	-	27											+
Vaihondo 1	-	1	-	1	-	-	-	7											+
Ramblar 1	-	-	-	6	-	-	-	1											+
Navarrete	-	-	-	1	-	-	-	8											+
Alcocer 3B	-	-	-	7	-	-	-	1											+
Aulol	2	3	-	-	-	-	-	10											+
Bergasa	-	3	-	3	-	-	-	7											+

Fig. 72. Cuadro de distribución del desarrollo y contactos del anterolofido en los M₃ de *Pseudotheridomys* y *Ligerimys*.

M ₃ Morfortipos mesolófidio								N	Pschudi Pparvulus Placombai L. antiquus L. fahibuschi L. aft. magnus L. magnus L. freudenthali L. palomae L. florancei L. ellipicus
Localidades									
Buñol	33	6	-	-	-	-	1	40	+
Olmo Redondo 8	15	-	-	-	-	-	-	15	+
Olmo Redondo 5	9	-	-	-	-	-	-	9	+
Vargas 1A	70	16	-	-	-	-	-	86	+
Villafeliche 2A	-	-	9	-	1	-	-	10	+
San Roque 2	-	-	1	-	-	-	4	5	+
San Roque 1	1	-	4	-	-	-	18	23	+
Olmo Redondo 3	-	-	-	-	-	-	1	1	+
Olmo Redondo 2	-	1	1	-	-	-	5	7	+
Moratilla	-	-	-	-	-	-	40	40	+
Bañon 11A	4	-	15	-	-	-	-	19	+
Bañon 2	2	-	12	-	-	-	10	24	+
Bañon 5	3	-	4	-	6	-	15	28	+
"	-	-	-	-	4	-	1	5	+
La Dehesa	11	-	6	-	-	-	-	17	+
Rambiar 7	-	-	1	-	1	-	-	9	+
Rambiar 3B	-	19	8	-	-	-	6	33	+
Rambiar 4A	20	-	10	-	-	-	21	51	+
Valhondo 1	1	2	-	-	2	-	2	7	+
Rambiar 1	14	1	-	-	-	-	-	1	+
Navarrete	1	-	-	-	-	-	-	15	+
Alcoer 3B	11	-	-	-	-	-	-	1	+
Aulol	7	-	-	-	-	-	-	7	+
Bergasa	7	-	-	-	-	-	-	7	+

Fig. 73. Cuadro de distribución del desarrollo del mesolófidio en los M₃ de *Pseudoheridomys* y *Ligerimys*.

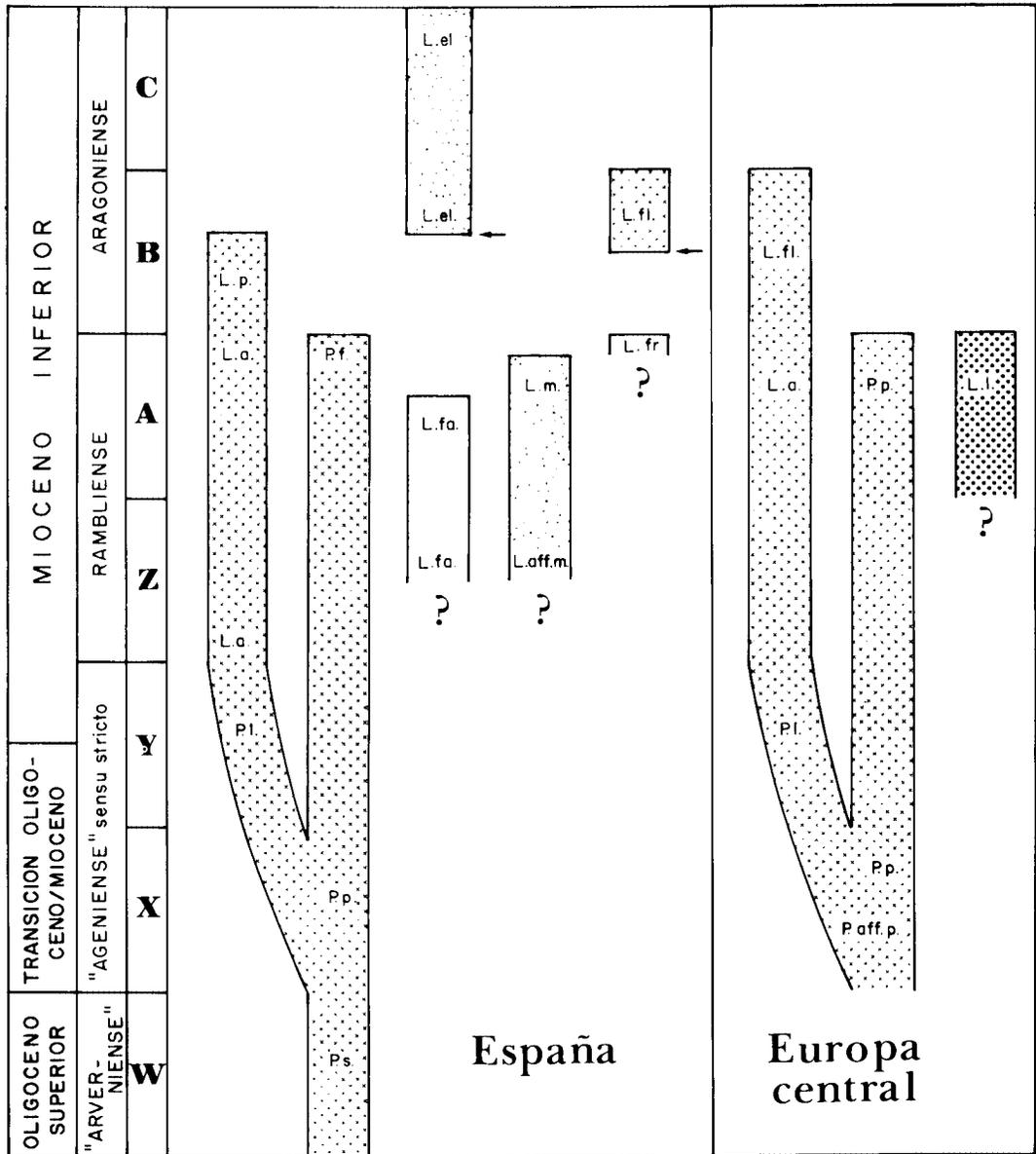


Fig. 74. Propuesta filogenética para *Pseudotheridomys* y *Ligerimys* en España y Alemania. (*P. s.* = *P. schaubi*; *P. aff. p.* = *P. aff. parvulus* de Weissenburg 6; *P. p.* = *P. parvulus*; *P. l.* = *P. lacombai*; *P. f.* = *P. feffari*; *L. a.* = *L. antiquus*; *L. fa.* = *L. fahlbuschi*; *L. fl.* = *L. florancei*; *L. fr.* = *L. freudenthali*; *L. el.* = *L. ellipticus*; *L. m.* = *L. magnus*; *L. p.* = *L. palomae*).

Biozonación y biocronología

Las escalas bioestratigráficas en cuencas continentales están basadas, principalmente, en las faunas de micromamíferos fósiles. Para el intervalo de tiempo que nos ocupa (Oligoceno superior – Mioceno inferior) existen subdivisiones que se complementan: la escala biocronológica propuesta por Daams & van der Meulen (1984) para el Oligoceno

EPOCAS	Pisos conti- nentales	Biozonación local	Especies de Eomyidae		<i>Rh. transiens</i>	<i>Rh. schlosseri</i>	<i>Rh. oscensis</i>	<i>R. molinae</i>	<i>R. manca</i>	<i>P. schaubi</i>	<i>P. parvulus</i>	<i>P. lacombai</i>	<i>P. fejfari</i>	<i>L. aniquus</i>	<i>L. fahlbuschi</i>	<i>L. aff. magnus</i>	<i>L. magnus</i>	<i>L. freudenthali</i>	<i>L. sp. indet.</i>	<i>L. palomae</i>	<i>L. florancei</i>	<i>L. ellipticus</i>			
			Localidades																						
MIOCENO INFERIOR	ARAGONIENSE	C	Buñol																						
			Olmo Redondo 8																						
			" Vargas 1A 5																						
		B	Villafeliche 2A																						
				San Roque 2																					
				" " 1																					
				Olmo Redondo 3																					
				" " 2																					
				" " 1																					
		RAMBLIENSE	A	Moratilla																					
Bañon 11																									
" 2																									
				" 5																					
			La Dehesa																						
		Z	Ramblar 5A																						
			" 7																						
			" 3B																						
			" 4A																						
			Valhondo 3A																						
			" 1																						
			Ramblar 1																						
			Navarrete																						
Transición OLI- GOCENO-MIOC.	"AGENIENSE" s.str.	Y ₂	Alcocer 3B																						
			Carretil																						
		Y ₁	Moheda																						
			Cetina																						
			Quel 1																						
OLI- GOC.	ARV.	W	Santa Cilia																						
			Autol 1																						
			Moncalvillo																						
			Bergasa																						

Fig. 75. Distribución de las diferentes especies de *Rhodanomys*, *Ritteneria*, *Pseudotheridomys* y *Ligerimys* durante el Oligoceno superior y Mioceno inferior de España. Cuadro en blanco = cf.

superior, tránsito Oligoceno-Mioceno y Mioceno inferior y la secuencia bioestratigráfica de Daams & Freudenthal (1981) para el Mioceno inferior y medio, del área de Daroca-Calamocho.

La subdivisión realizada para el Oligoceno superior y Mioceno inferior por Daams & van der Meulen (1984) carece de base estratigráfica, y está fundamentada en criterios exclusivamente biocronológicos, especialmente, en la evolución de representantes de la familia Eomyidae. Ya en las discusiones previas, mantenidas en el capítulo de sistemática, hemos señalado el valor biocronológico de la línea filogenética *Rhodanomys* - *Ritteneria*; sus tendencias evolutivas, que se encajan en un modelo gradualista, hacen

que, al contar con una población medianamente representada (unos 20 ejemplares p. ej.), se pueda llegar a establecer el nivel evolutivo de la misma y se pueda inferir su posición relativa con respecto a las localidades ya estudiadas.

Las subdivisiones realizadas por Daams & van der Meulen (1984) son denominadas mediante una letra X, Y y Z. Los autores holandeses caracterizan la zona X por la presencia de *Rhodanomys*, siendo el yacimiento riojano de Autol 1 el único, hasta aquel momento, incluido en esta zona. En base a este criterio, y también por la similitud en el resto de la fauna (ver Daams et al., 1986) el yacimiento de Moncalvillo se puede incluir en esta misma zona. El yacimiento de Santa Cilia, en donde está presente un *Rhodanomys* (*Rh. oscensis*) más evolucionado que el de Autol 1 y Moncalvillo (*Rh. schlosseri*) también se puede incluir en la misma unidad X, pero representa un nivel más reciente que las otras dos localidades.

Con respecto al yacimiento de Bergasa que también contiene un *Rhodanomys* (el más antiguo de la línea: *Rh. transiens*) entre su fauna, no se incluye en la zona X, ya que representa un nivel bastante más antiguo que las localidades anteriores. En un trabajo en prensa se propone una nueva unidad, denominada W, para esta localidad del Oligoceno superior (Alvarez Sierra, Daams, Lacomba, López Martínez & Sacristán Martín, 1987).

La zona Y de Daams & van der Meulen (1984) está basada en la presencia de *Ritteneria*. Los autores incluyen en esta zona a la localidad de Cetina de Aragón. En base a este criterio los yacimientos de Quel 1, Moheda, Carretil y Alcocer 3B deben integrarse en esta misma zona. Hemos de precisar que Cetina, Quel 1 y Moheda presentan la misma especie de *Ritteneria*: *R. molinae* que suponemos el ancestro de la especie encontrada en Carretil y en Alcocer 3B: *R. manca*; en base a este criterio se podría efectuar una subdivisión en la zona Y que separase estos dos grupos de faunas.

En la zona Z aparecen ya los primeros representantes del género *Ligerimys* y los Gliridae presentan mayor diversidad y abundancia que en la zona Y. La totalidad de los yacimientos en base a los que se ha definido esta zona se encuentran en el área de Calatayud-Teruel y de todos ellos se han estudiado los representantes de la familia Eomyidae. Se han incluido también los datos de Valhondo 3A (localidad de esta misma área que no había sido incluida por los autores holandeses, ya que en aquel momento se carecía de datos sobre este yacimiento). En esta zona se reconocen 3 especies de *Ligerimys*: *L. antiquus*, *L. aff. magnus* y *L. fahlbuschi* entre las cuales no se ha podido establecer una relación filogenética precisa.

El resto de las localidades estudiadas se incluyen, en su mayor parte, en la biozonación propuesta (y complementaria de las subdivisiones anteriores) por Daams & Freudenthal (1981). Estos autores realizan la subdivisión del área tipo del Aragoniense (Cuenca de Calatayud-Teruel), definiendo zonas, denominadas cada una de ellas mediante una letra, A para la más antigua, G la más reciente. 15 de las 32 localidades estudiadas se incluyen en las zonas A, B y C (ver Fig. 75) de los autores holandeses.

En la zona A, cuya definición es completada en el trabajo de Daams & van der Meulen (1984) está caracterizada, según estos autores, por la presencia en alta proporción de dos especies de *Ligerimys*, y por la presencia (aunque no muy abundante) de varias especies de Gliridae. Las localidades de Bañón 2, 5, 11A y Moratilla 1 son incluidas en esta zona. Después del estudio sistemático de los Eomyidae de estos yacimientos podemos precisar la existencia de tres especies de *Ligerimys*: *L. antiquus* que se hereda de la zona anterior (zona Z), *L. magnus* probable descendiente de *L. aff. magnus* de Ramblar 3B y Ramblar 4 y *L. freudenthali* de origen dudoso. También existe en esta zona una especie de *Pseudotheridomys*: *P. feffari* presente en Bañón 11A y Moratilla 1.

Daams et al. (1986) incluyen las zonas Z y A en su nuevo piso continental, Ramblense. La base de la zona A era considerada como el límite inferior del Aragoniense, hasta la fecha determinado por la entrada de *Anchiterium*. En el trabajo de Daams et al. (1986) se propone un cambio para este límite, *Anchiterium* es un taxón poco frecuente en los yacimientos y por ello bioestratigráficamente poco útil. La nueva proposición para el límite inferior del Aragoniense es la aparición de los cricetidos modernos (*Democrice-ton*); criterio que sirve también de caracterización de la zona B.

En esta zona el porcentaje de presencia de los Eomyidae desciende considerablemente y el porcentaje de Gliridae aumenta con respecto a la zona A (ver Daams & Freudenthal, 1981, fig. 1). Volvemos a encontrar tres especies de *Ligerimys* en dicha zona B: *L. palomae* (Olmo Redondo 2, San Roque 1 y San Roque 2) probable descendiente de *L. antiquus* presente en las zonas Z y A; *L. florancei* (Villafeliche 2A y Olmo Redondo 3) al que hemos considerado como un inmigrante de centroeuropa; y *L. cf. ellipticus* en San Roque 1.

Por último en la zona C, en la que los Cricetidae se diversifican y aumentan su importancia numérica, los Eomyidae vuelven a ser abundantes. Las localidades incluidas en esta zona Vargas 1A, Olmo Redondo 5 y 8 presentan todas una única especie de *Ligerimys*, *L. ellipticus*. Esta especie puede tomarse como un buen nivel de referencia biocronológico; este taxón que podría ser un inmigrante parece desplazar al resto de las especies de *Ligerimys*, constituyendo, cuando es abundante, el único Eomyidae presente en los yacimientos. La localidad valenciana de Buñol presenta una composición faunística muy semejante a la de las localidades de la zona C de Calatayud-Teruel. Comparten cuatro géneros de Cricetidae: *Megacricetodon*, *Eumyarion*, *Fahlbuschia* y *Democrice-ton*; tres géneros de Gliridae: *Armantomys*, *Pseudodryomys*, *Microdryomys*, y una elevada proporción del Eomyidae *L. ellipticus* con respecto al total de la fauna. Por este motivo ha sido incluido Buñol en esta zona.

El yacimiento de Rubielos de Mora (Cuenca de Calatayud-Teruel) que presenta *Pseudotheridomys* de características similares a *P. feffari* de Moratilla 1 y Bañón 11A (zona A) es un yacimiento que ha suscitado mucha polémica en cuanto a su datación se refiere (ver de Bruijn & Moltzer, 1974; López Martínez, 1977; Agustí, 1981, 1983). Rubielos de Mora presenta una asociación de fauna muy peculiar en España: la presencia de *Neocometes* le acerca más a los yacimientos centroeuropeos como Erkertshofen, Dolnice 1-3 y Neudorf, que a otros yacimientos españoles.

Los Eomyidae encontrados en Rubielos de Mora fueron utilizados como criterio de datación por de Bruijn & Moltzer (1974) y Agustí (1981, 1983). Debido a la falta de información sobre los Eomyidae en España estos autores relacionaron el material de Rubielos de Mora (actualmente identificado como *P. feffari* y *Ligerimys* sp.) con las localidades alemanas de Bissingen y Wintershof-West (zona MN3 correlacionable con la zona A) en las que también se encuentra una asociación de estos dos géneros, pero en las que las especies son diferentes: *L. antiquus* y *P. parvulus*, y por tanto la comparación no tiene ningún resultado positivo.

P. feffari de Rubielos de Mora es semejante al encontrado en Moratilla 1 y Bañón 11A (zona A) pero *Ligerimys* sp. de Rubielos de Mora no podemos asignarle con fiabilidad un nombre específico, debido a la escasez del material. *P. feffari* se ha encontrado en la zona A pero no descartamos la posibilidad de encontrarlo en localidades que representen unos niveles más recientes.

López Martínez (1977) en base al estudio evolutivo presentado por *Lagopsis* cf. *peñai* en Rubielos de Mora, en comparación con *L. peñai* de Villafeliche 2A y de Buñol, propone la siguiente sucesión de yacimientos: Villafeliche 2A, Buñol y Rubielos de

Mora. Las características de *Lagopsis* cf. *peñai* de Rubielos de Mora son muy particulares; por sus rasgos morfológicos es en todo punto comparable a *L. peñai* de Villafeliche 2A y Buñol; sin embargo su talla, en general, es demasiado grande (rasgo evolucionado) con respecto a Villafeliche y a Buñol; de todas formas, la dentición de leche de Rubielos presenta unas medidas demasiado grandes (carácter primitivo) en comparación con la talla mostradas por el resto de los elementos dentarios. López Martínez (op. cit.) invoca la mayor talla de la dentición definitiva de *L. cf. peñai* para inferir una edad más reciente para Rubielos de Mora con respecto a las otras dos localidades citadas.

Teniendo en cuenta las características de la asociación de fauna encontrada en Rubielos de Mora, fundamentalmente los taxones que indican un biotopo húmedo: *Neocometes*, *Blackia*, *Glirudinus*, es posible que el mayor tamaño mostrado por la población de *Lagopsis* de Rubielos de Mora sea simplemente una respuesta adaptativa a unas condiciones ecológicas locales, pudiendo considerar a este *Lagopsis* como un ecotipo de *L. peñai* (López Martínez, com. personal). Dado que sus características morfológicas son similares a *Lagopsis* de Ateca, Villafeliche y Buñol podemos colocar a Rubielos de Mora tanto en las zonas A, como B o C.

La presencia de *Neocometes*, un género centroeuropeo muy poco frecuente, relaciona la fauna de Rubielos con las de Erkertshofen, Dolnice 1-3 y Neudorf, faunas todas ellas de edad Aragoniense s.str. con *Democricetodon*; por ello consideramos poco probable que Rubielos de Mora se correlacione con la zona A (correlacionable con la MN3). La fauna de Rubielos contiene también *Glirudinus modestus* y *Pseudodryomys* aff. *ibericus*; ambos taxones desaparecen dentro de la zona C. Por ello la posición que consideramos más probable para Rubielos de Mora es en la zona B (base del Aragoniense s. str.) en donde aparecen también otros inmigrantes centroeuropeos como *L. florancei* y *Democricetodon*.

Por último, el caso del género *Pseudotheridomys*, utilizado en muchos trabajos por algunos autores como marcador biocronológico, debe considerarse a parte. En el estudio sistemático proponíamos una línea evolutiva de *P. schaubi* – *P. parvulus* – *P. lacombai* que daría origen a *L. antiquus*. Aunque esta hipótesis pueda ser utilizada para suponer la posición relativa de algunos yacimientos, no debe considerarse como un criterio biocronológico hasta no ser contrastado. *P. parvulus* p. ej. ha mostrado poseer una duración muy superior a la esperada (Alvarez Sierra, Daams & van der Meulen, 1987), y por tanto debe ser descartado como marcador de la zona MN2.

Paleoecología

En la última década se han comenzado a hacer estudios integrales de las faunas de Mamíferos de determinadas zonas, con el fin de interpretar los cambios faunísticos observados, supuestamente relacionados con cambios ambientales: temperatura, humedad, etc. (van de Weerd & Daams, 1978; Daams & van der Meulen, 1984; Mein, 1984; Hugueney, 1984, entre otros). Muchos de estos análisis están basados, fundamentalmente, en las faunas de micromamíferos y de manera especial en base a los roedores, ya que se tiene mayor volumen de información que de macromamíferos, gasterópodos, polen, etc.

A la hora de interpretar las comunidades de roedores fósiles desde el punto de vista paleoecológico los autores han utilizado diferentes métodos.

En el caso de familias de roedores que aún tienen representantes actuales que presentan semejantes características morfológicas, se atribuye para sus formas fósiles, biotopos y costumbres alimenticias similares a los de las formas actuales. Por ejemplo, en el caso de los castores fósiles se interpretan como animales asociados a cursos de agua corriente y oxigenada, cerca de los cuales existen habitats arbóreos; en el caso de las ardillas terrestres (*Xerini*), estas son propias de espacios abiertos; las ardillas voladoras (*Petauristine*) precisan de bosques muy bien desarrollados para vivir, etc.

Para grupos de micromamíferos de variada ecología, como los Gliridae, que presentan asimismo variada morfología dentaria, se realiza sobre su dentición un análisis funcional. En este sentido cabe destacar el trabajo de van der Meulen & de Bruijn (1982), en el que a partir de una clasificación realizada en base a la morfología dental de las especies de Gliridae llegan a poder establecer varios grupos en los que relacionan las diferentes morfologías distinguidas en biotopos concretos y hábitos de alimentación. Los datos de estos autores pueden extrapolarse, como modelos analógicos, a los representantes fósiles de la familia Gliridae.

En base a estas inferencias se suelen interpretar, desde el punto de vista paleoecológico, las asociaciones de microfauna presentes en los yacimientos. En ocasiones se observan oscilaciones, en el porcentaje de presencia, de determinados taxones que en muchos casos pueden relacionarse con cambios climáticos. Por ejemplo, el estudio efectuado por Daams & van der Meulen (1984) sobre las faunas del Oligoceno superior – Mioceno de España. Estos autores observan fluctuaciones de determinadas especies de Gliridae que se reemplazan a lo largo de estas épocas. Después de un estudio comparativo de la composición de las faunas acompañantes, suponen en conclusión que probablemente estas fluctuaciones eran debidas a cambios de la temperatura, pudiendo usarse estos Gliridae como criterios de referencia para deducir períodos cálidos o fríos (de forma siempre relativa) durante el Oligoceno superior – Mioceno. Estos autores proponen una curva de fluctuación de la temperatura para este período, que puede ser contrastada con otras. En este caso coincide, en líneas generales, con la propuesta por Muller (1984) en base a los datos de nanoplancton y de foraminíferos planctónicos para el Mediterráneo y Atlántico. También Huguency (1984) coincide básicamente con la de Daams & van der Meulen (op. cit.) para Francia, en el tránsito Oligoceno-Mioceno.

La familia Eomyidae no tiene representantes actuales, por tanto no podemos extrapolar datos de observación sobre fauna actual para su aplicación en los yacimientos. Aún así, van de Weerd & Daams (1978) y Daams & van der Meulen (1984) suponen que los Eomyidae son habitantes de zonas relativamente húmedas y boscosas. Llegan a esta suposición después de comprobar la relativa abundancia de los géneros *Pseudotheridomys* y *Ligerimys* en el Terciario de Centroeuropa, especialmente por los datos de Checoslovaquia donde los yacimientos de Micromamíferos del Mioceno inferior, en los que son muy abundantes *Pseudotheridomys* y *Ligerimys*, se encuentran en zonas lignitíferas de las que se conoce su composición de flora como propia de zonas húmedas y boscosas. En nuestra opinión este supuesto lógico es bastante probable, teniendo en cuenta los datos que estos autores presentan; sin embargo suponemos que es mejor utilizar este criterio con prudencia hasta que se conozca mejor el posible valor como indicadores paleoecológicos de los representantes de otros grupos de micromamíferos y se pueda confirmar con mayor seguridad la preferencia, por parte de *Pseudotheridomys* y *Ligerimys*, de biotopos húmedos y boscosos.

En la Fig. 76 se representa el porcentaje en el que se encuentran los distintos géneros aquí estudiados, en los diferentes yacimientos, con respecto al total de la fauna de roedores. Estos porcentajes se han calculado en base a los datos, que sobre estos yacimientos, han proporcionado Daams & Freudenthal (1981); Daams & van der

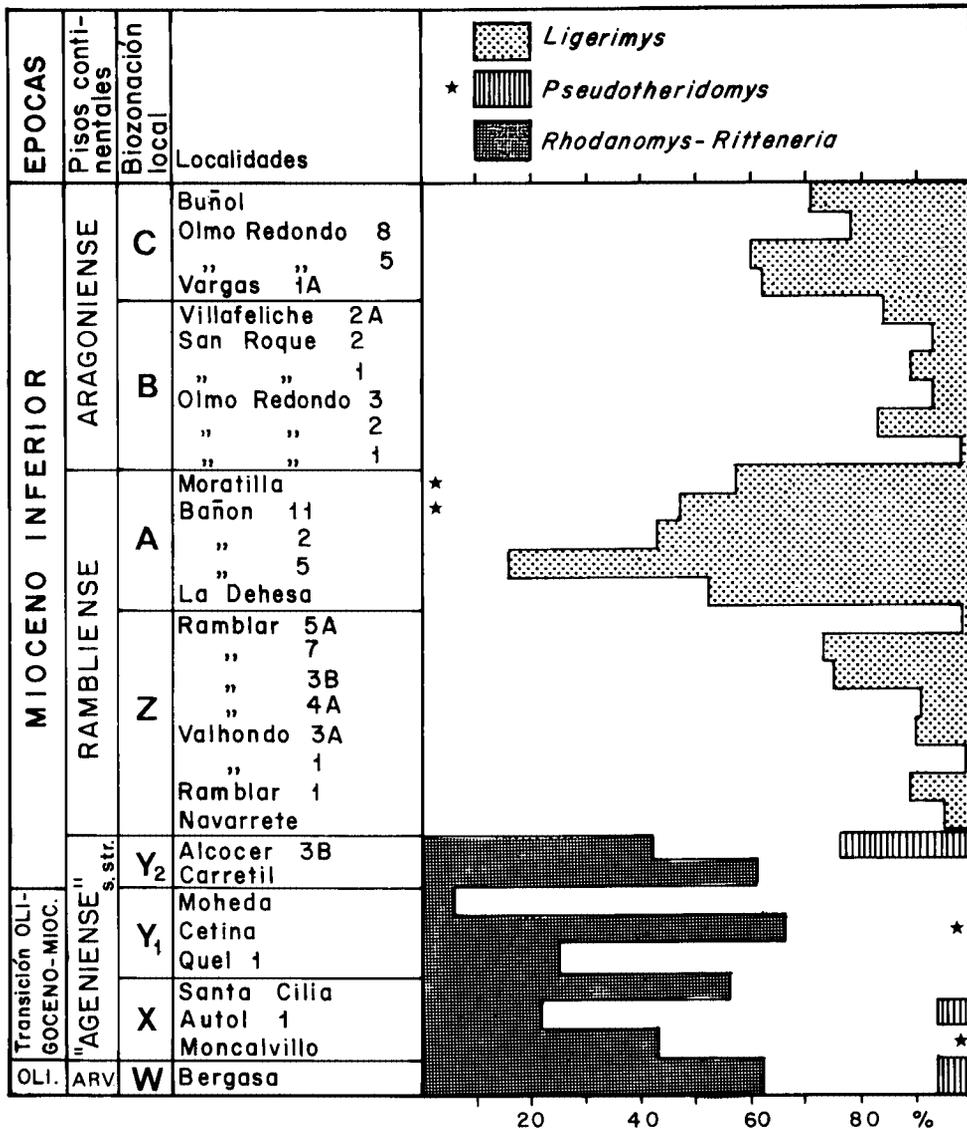


Fig. 76. Porcentaje de presencia de *Rhodanomys*, *Ritteneria*, *Pseudotheridomys* y *Ligerimys*, con respecto al total de fauna de roedores en las distintas localidades estudiadas.

(*) = presencia menor del 5 %. Los porcentajes se han calculado en base a los datos de Daams & Freudenthal (1981), Daams & Van der Meulen (1984), Daams et al. (1986) y Alvarez Sierra, Daams, Lacomba, López Martínez & Sacristán Martín (1987).

Meulen (1984); Cuenca Bescós (1983, 1985); Daams et al. (1986); y Alvarez Sierra, Daams, Lacomba, López Martínez & Sacristán Martín (1987). A la hora de calcular los porcentajes se ha utilizado solamente el número de M1,2. Observamos que *Pseudotheridomys* se encuentra representado en bajo porcentaje (menos del 10 %), salvo en Alcocer 3B que constituye un 24 % del total. El número de yacimientos (7 de 32) en los que se encuentra es también relativamente bajo. Teniendo en cuenta su amplia distribución

estratigráfica, es posible que esta baja proporción del género *Pseudotheridomys* venga determinada por la exigencia de condiciones ecológicas o de hábitos muy concretos, por parte de este taxón. No tenemos suficientes datos de la proporción en la que se encuentra *Pseudotheridomys* en otros yacimientos europeos, como para poder generalizar este hecho.

Con respecto a *Rhodanomys* y *Ritteneria*, observamos, con algunas fluctuaciones, se presentan en los yacimientos fundamentalmente lacustres en una proporción bastante alta, entre el 22 % en Autol 1 hasta el 66 % en Cetina de Aragón. Sólo en Moheda, *Ritteneria* representa menos del 10 % de la fauna total, lo mismo que en Fuenmayor (Martínez Sánchez, en prensa); ambos yacimientos tienen en común su situación en la llanura de inundación de un curso fluvial. Este factor podría haber influido en la baja concentración de los restos de *Ritteneria*, pero no de forma exclusiva, ya que otro yacimiento como Moncalvillo, se encuentra también en un medio fluvial (en el relleno de un canal meandriforme abandonado) y en cambio presenta gran abundancia de *Rhodanomys schlosseri*.

En cuanto al desarrollo del género *Ligerimys*, observamos en la Fig. 76 la existencia de dos máximos, uno se produce en la zona A y otro en la zona C.

En la zona Z y en la B se observa una brusca disminución del porcentaje de *Ligerimys* en los yacimientos. Según los datos de Daams & Freudenthal (1981) observamos una tendencia opuesta a la mostrada por *Ligerimys*, en dos géneros de Gliridae: *Armantomys* y *Praearmantomys*; los momentos de mayor auge de éstos (Z y B) coinciden con la disminución de presencia de *Ligerimys* en las faunas y los momentos de crisis para *Armantomys* y *Praearmantomys* (A y C) coinciden con la mayor abundancia de *Ligerimys*. En principio estas tendencias opuestas podrían indicarnos cambios en las condiciones ambientales que favorecen el desarrollo bien de *Ligerimys* o bien de *Armantomys* y *Praearmantomys*. Estos dos Gliridae, siguiendo la clasificación de van der Meulen & de Bruijn (1982) probablemente serían habitantes de zonas abiertas. Si esto es cierto, la propuesta de van de Weerd & Daams (1978) sobre la preferencia de los Eomyidae por ambientes boscosos, quedaría confirmada para el caso de *Ligerimys*.

En la familia Eomyidae observamos denticiones desde bunolofodontas a marcadamente lofodontas. La dentición bunodonta se presenta en mamíferos con una dieta omnívora en general; la dentición lofodonta es propia de los herbívoros.

La dentición de algunas especies de *Rhodanomys* y *Pseudotheridomys* es de tipo mixto, pudiendo considerarse como bunolofodonta. Sin embargo presenta una superficie de desgaste plana propia de los mamíferos fitófagos.

Todas las especies de *Ritteneria* y *Ligerimys* son marcadamente lofodontas. En el caso de *Ritteneria manca* observamos que las crestas en los dientes que han sufrido poco desgaste, son muy finas, y a medida que nos acercamos a la base de la corona se vuelven más anchas; los valles tienen una forma muy marcada en V. Estas características podrían sugerir una adaptación secodontia con crestas cortantes, pero en este caso las facetas de desgaste del diente deberían ser oblicuas a la superficie oclusal. Sin embargo, observamos que el desgaste en *R. manca* se produce de forma paralela a la superficie oclusal, tipo de desgaste propio de una dieta fitófaga. Rensberger (1975) estudia la función masticatoria de los herbívoros actuales bilofodontos (como es el caso de *R. manca*) de la familia Geomyidae. El autor relaciona la hipsodoncia con un tipo de dieta abrasiva y xerofítica; en el caso de *Ritteneria* podemos destacar, casi con seguridad, este tipo de dieta ya que se trata de una forma braquiodontia.

Bibliografía

- Adrover, R., 1972. Yacimiento de micromamíferos en Navarrete del Río (provincia de Teruel, España). (Nota preliminar). — Acta Geol. Hisp., 7, 6: 176-177.
- Adrover, R., 1978. Les rongeurs et lagomorphes (Mammalia) du Miocène inférieur continental de Navarrete del Río (province de Teruel, Espagne). — Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, 72: 3-47, 5 lám.
- Aguilar, J.-P., 1974. Les Rongeurs du Miocène inférieur en Bas-Languedoc et les corrélations entre échelles stratigraphiques marine et continentale. — Géobios, 7, 4: 345-398.
- Aguilar, J.-P., 1977. Les gisements continentaux de Plaisan et de la Nouvelle Faculté de Médecine (Hérault); leur position stratigraphique. — Géobios, 10, 1: 81-101, 2 lám.
- Aguilar, J.-P., 1981. Evolution des Rongeurs Miocènes et Paléogéographie de la Méditerranée occidentale. — Thèse Univ. Sci. Tech. Languedoc, 1-203, 7 lám.
- Agustí, J., 1982. Roedores miomorfos del Neógeno de Cataluña. — Centro Publ. Inst. Ext. Univ. Barcelona: 1-293, 3 lám.
- Agustí, J., 1983. Roedores (Mammalia) del Mioceno inferior de Can Martí Vell (Vallès-Penedès, Cataluña, España). — Est. Geol., 39, 5-6: 417-430.
- Agustí, J., P. Anadon, S. Arbiol & L. Cabrera, 1985. Biozonación mediante Roedores (Mammalia) del tránsito Oligoceno-Mioceno en el Sector Sureste de la Cuenca del Ebro. — Paleontología i Evolució, 18: 131-149.
- Alvarez Sierra, M.A., & R. Daams, 1987. *Pseudotheridomys fejfari*, a new species of Eomyidae (Rodentia) from the Lower Miocene of North Teruel (Spain). — Scripta Geol., 83: 19-26, 1 pl.
- Alvarez Sierra, M.A., R. Daams, J.I. Lacombe, N. López Martínez & M.A. Sacristán Martín, 1987. Succession of micromammal faunas in the Oligocene of Spain. — Int. Symp. Mamm. Biostr. Paleocol. European Paleogene, Mainz, 1987: 9 pp.
- Alvarez Sierra, M.A., R. Daams & A.J. van der Meulen, 1987. The Mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). Part VII: The Eomyidae. — Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., B, 90, 1: 47-56.
- Alvarez Sierra, M.A., E. García Moreno & N. López Martínez, 1985. Biostratigraphy and paleoecological interpretation of the Middle-Upper Miocene successions in continental sediments of the Duero Basin, Northern Spain. — Abstracts VIII R.C.M.N.S. Congress, Budapest, 1985: 66-68.
- Baudelot, S., 1969. Sur une faune de petits Mammifères récoltés dans le Miocène de la Romieu (Gers). — C.R. somm. Soc. Géol. France, 6: 224-225.
- Baudelot, S., & L. de Bonis, 1968. Contribution à l'étude des Rongeurs de l'Aquitaniens moyen et supérieur de l'Agenais. — Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 104, 1-2: 160-164.
- Baudelot, S., & P. Olivier, 1978. Les Rongeurs (Mammalia, Rodentia) de l'Oligocène terminal de Dieupentale (Sud-Ouest de la France: Tarn-et-Garonne). — Géobios, 11, 1: 5-19.
- Bonis, L. de, 1973. Contribution à l'étude des Mammifères de l'Aquitaniens de l'Agenais. Rongeurs - Carnivores - Perissodactyles. — Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., C, 28: 1-192, 14 lám.
- Bruijn, H. de, 1967. Gliridae, Sciuridae y Eomyidae (Rodentia, Mammalia) miocenos de Calatayud (provincia de Zaragoza, España) y su relación con la bioestratigrafía del área. — Bol. Inst. Geol. Min. España., 78: 187-373, 11 lám.
- Bruijn, H. de, & J.G. Moltzer, 1974. The Rodents from Rubielos de Mora; the first evidence of the existence of different biotopes in the Early Miocene of Eastern Spain. — Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., B, 77, 2: 129-145.
- Brunet, M., M. Huguency & Y. Jehenne, 1981. Cournon-les-Soumérois: un nouveau site à vertébrés d'Auvergne; sa place parmi les faunes de l'Oligocène supérieur d'Europe. — Géobios, 14, 3: 323-359.
- Cicha, I., V. Fahlbusch & O. Fejfar, 1972. Die biostratigraphische Korrelation einiger jungtertiärer Wirbeltierfaunen Mitteleuropas. — N. Jb. Geol. Pal., Abh., 140, 2: 129-145.
- Crusafont, M., O. Riba & J. Villena, 1966a. Nota preliminar sobre un nuevo yacimiento de vertebrados Aquitanienses en Santa Cilia (Río Fórmiga; provincia de Huesca) y sus consecuencias geológicas. — Not. Com. Inst. Geol. Min. España, 83: 7-13.
- Crusafont, M., J. Truyols & O. Riba, 1966b. Contribución al conocimiento de la estratigrafía del Terciario continental de Navarra y Rioja. — Not. Com. Inst. Geol. Min. España, 90: 53-76.
- Čtyroký, P., O. Fejfar & F. Holý, 1964. Neue paläontologische Funde im Untermyozän des nordböhmischen Braunkohlenbeckens. — N. Jb. Geol. Pal., Abh., 119, 2: 134-156.

- Cuenca Bescós, G., 1983. Nuevo yacimiento de vertebrados del Mioceno inferior del borde meridional de la Cuenca del Ebro. — *Estudios Geol.*, 39: 217-224.
- Cuenca Bescós, G., 1985. Los Roedores (Mammalia) del Mioceno inferior de Autol (La Rioja). — *Inst. Estudios Riojanos, Ciencias de la Tierra, Logroño*, 2: 1-96.
- Cuenca, G., R. Daams, M. Freudenthal, V. Gabaldon, J.I. Lacomba, N. López, A. Sacristán & C. Vega, 1983. La sucesión de Micromamíferos en el Mioceno inferior de España. El proyecto Ramblense. — *COL-PA*, 38: 7-12.
- Daams, R., 1976. Miocene Rodents (Mammalia) from Cetina de Aragón (prov. Zaragoza) and Buñol (prov. Valencia), Spain. — *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, B, 79, 3: 152-182, 5 lám.
- Daams, R., 1981. The dental pattern of the Dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdryomys* and *Peridyromys*. — *Utrecht Micropal. Bull., Spec. Publ.*, 3: 1-115, 5 lám.
- Daams, R., & M. Freudenthal, 1981. Aragonian: the stage concept versus Neogene Mammal Zones. — *Scripta Geol.*, 62: 1-17.
- Daams, R., M. Freudenthal & M.A. Alvarez Sierra, 1987. Ramblian; A new stage for continental deposits of Early Miocene age. — *Geol. en Mijnb.*, 65: 297-308.
- Daams, R., M. Freudenthal & A. van de Weerd, 1977. Aragonian, a new stage for continental deposits of Miocene age. — *Newsl. Stratigr.*, 6, 1: 42-55.
- Daams, R., J.I. Lacomba & N. López Martínez, 1986. Nuevas faunas de Micromamíferos del Terciario continental de la Depresión Intermedia (provincia de Cuenca, España centro-oriental). — *Estudios Geol.*, 42: 181-196.
- Daams, R., & A.J. van der Meulen, 1984. Paleoenvironmental and paleoclimatic interpretation of micromammal faunal successions in the Upper Oligocene and Miocene of North Central Spain. — *Paléobiol. Continentale*, 14, 2: 241-257.
- Dehm, R., 1935. Über Tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. — *Abh. Bayer. Akad. Wissensch., math.-naturw. Abt.*, 29: 1-86, 5 lám.
- Dehm, R., 1937. Neue Tertiäre Spaltenfüllungen im südlichen Fränkischen Jura. — *Centralbl. Miner. Geol. Pal.*, B, 1937: 349-369.
- Dehm, R., 1939. Über neue Tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. — *Centralbl. Miner. Geol. Pal.*, B, 1939, 4: 113-124.
- Dehm, R., 1950. Die Nagetiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. — *N. Jb. Miner. Geol. Pal.*, Abh., B, 91: 321-428.
- Depéret, M.Ch., & H. Douxami, 1902. Les Vertébrés Oligocènes de Pymont-Challonges (Savoie). — *Mém. Soc. Pal. Suisse*, 29,1: 1-90, 6 lám.
- Díaz Molina, M., & N. López Martínez, 1979. El Terciario continental de la Depresión Intermedia (Cuenca). *Bioestratigrafía y Paleogeografía*. — *Estudios Geol.*, 35: 149-167.
- Engesser, B., 1979. Relationships of some Insectivores and Rodents from the Miocene of North America and Europe. — *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, 14: 1-68.
- Engesser, B., & M. Hugueney, 1982. Les Mammifères de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur des profils de la Findreuse et du Fornant en Haute-Savoie et de la Paudèze près de Lausanne. — *Docum. Lab. Géol. Lyon, H.S.*, 7: 59-75.
- Engesser, B., N. Mayo & M. Weidmann, 1984. Nouveaux gisements de Mammifères dans la Molasse subalpine vaudoise et fribourgeoise. — *Mém. Suisses Pal.*, 107: 1-39.
- Fahlbusch, V., 1968. Neue Eomyidae (Rodentia, Mammalia) aus einer Aquitanen Spaltenfüllung von Weissenburg in Bayern. — *Mitt. Bayer. Staatssamml. Pal. hist. Geol.*, 8: 219-245, lám. 14-15.
- Fahlbusch, V., 1969. *Pseudotheridomys pusillus* n. sp., ein neuer Eomyide (Rodentia, Mammalia) aus dem Oligozän Süddeutschlands. — *N. Jb. Geol. Pal., Mh.*, 1969, 11: 673-679.
- Fahlbusch, V., 1970. Populationsverschiebungen bei tertiären Nagetieren; eine Studie an oligozänen und miozänen Eomyidae Europas. — *Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., N. F.*, 145: 1-136, 11 lám.
- Fahlbusch, V., 1973. Die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen den Eomyiden (Mammalia, Rodentia) Nordamerikas und Europas. — *Mitt. Bayer. Staatssamml. Pal. hist. Geol.*, 13: 141-175, 5 lám.
- Fahlbusch, V., 1976. Report on the International Symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary. — *Newsl. Stratigr.*, 5, 2-3: 160-167.
- Fahlbusch, V., 1978. Pliozäne und Pleistozäne Eomyidae (Rodentia, Mammalia) aus Polen. — *Acta Zool. Cracov.*, 13, 2: 13-27, 2 lám.
- Fahlbusch, V., 1979. Eomyidae – Geschichte einer Säugetierfamilie. — *Pal. Z.*, 53, 1-2: 88-97.
- Fahlbusch, V., 1983. Mikroevolution – Makroevolution – Punktualismus. Ein Diskussionsbeitrag am Beispiel miozäner Eomyiden (Mammalia, Rodentia). — *Pal. Z.*, 57, 3-4: 213-230.

- Fejfar, O., 1974. Die Eomyiden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia) des Miozäns der Tschechoslowakei. — *Palaeontographica*, A, 146: 100-180, 1 lám.
- Filhol, M.H., 1879. Etude de Mammifères fossiles de Saint-Gérand-Le Puy (Allier). — *Ann. Sci. Géol. Paris*, 10, 3: 1-253, 30 lám.
- Freudenberg, H., 1941. Die oberoligocänen Nager von Gaimersheim bei Ingolstadt und ihre Verwandten. — *Palaeontographica*, 92, A: 99-164, 4 lám.
- Hartenberger, J.L., 1966. Les rongeurs du Vallésien (Miocène supérieur) de Can Llobateres (Sabadell, Espagne): Gliridae et Eomyidae. — *Bull. Soc. Géol. France*, 7, 8: 596-604.
- Hugueney, M., 1969. Les rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Branssat (Allier). — *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 34: 1-227, 5 lám.
- Hugueney, M., 1974. Gisements de petits Mammifères dans la région de Saint-Gérand-Le-Puy (stratigraphie relative). — *Rev. Sci. Bourbonnais*, 1974: 52-68.
- Hugueney, M., 1984. Evolution du paléoenvironnement dans le Tertiaire de Limagne (Massif Central, France) à partir des faunes de Mammifères. — *Géobios, Mém. spec.*: 385-391.
- Hugueney, M. & D. Kissling, 1972. Nouveaux gisements de Mammifères de l'Oligocène supérieur de Suisse Occidentale. — *Géobios*, 5, 1: 55-66.
- Hugueney, M. & P. Mein, 1968. Les Eomyidés (Mammalia, Rodentia) néogènes de la région lyonnaise. — *Géobios*, 1: 187-204.
- Hugueney, M. & G. Truc, 1976. Corrélations stratigraphiques et paléogéographie des formations marines et continentales à la limite Oligocène-Miocène dans la SE de la France. — *Géobios*, 9, 3: 363-365.
- Janossy, D., 1969. Új Eomyida (Rodentia, Mammalia) a bódvaszolas; osztramosi köföttő 3. Pelethelyének alsópleisztocén faunájából. [A new Eomyid (Rodentia, Mammalia) from the Lower Pleistocene of Hungary]. — *Oslenyntani Vitak [Pal. Disc.]*, 13: 5-40.
- Janossy, D., 1970. Ein neuer Eomyide (Rodentia, Mammalia) aus dem Ältestpleistozän ('Oberes Villafrankium', Villányium) des Osztramos (Nordostungarn). — *Ann. Hist.-nat. Mus. Natl. Hungar.*, 62: 99-113.
- Lavocat, R., 1951. Révision de la Faune de Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. — *Sci. Avenir, Paris*: 1-153, 26 lám.
- Lavocat, R., 1952. Sur une portion de crâne appartenant au genre *Ritteneria* Stehlin & Schaub. — *Eclog. Geol. Helv.*, 45, 2: 337-338.
- López Martínez, N., 1977. Revisión sistemática y bioestratigráfica de los Lagomorpha (Mammalia) del Terciario y Cuaternario de España. — Tesis Doctoral inédita, Universidad Complutense Madrid: 1-469, 24 lám.
- Martínez Sánchez, J., en prensa. Estudio de los Micromamíferos del Mioceno inferior de Fuenmayor (La Rioja). — Tesis de Licenciatura, Universidad Complutense Madrid: 1-112 pp.
- Mein, P., 1975. Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés. — Report on Activity of the R.C.M.N.S. Working Groups. (1971-1975): 78-81.
- Mein, P., 1979. Rapport d'activité du groupe de travail de vertébrés. Mise à jour de la biostratigraphie du Néogène basée sur les mammifères. — *Ann. Geol. Pays Hellén., H. S.*, 3: 1367-1372.
- Mein, P., 1984. Composition quantitative des faunes de Mammifères du Miocène moyen et supérieur de la région Lyonnaise. — *Paléobiol. Continentale*, 14, 2: 339-346.
- Meulen, A.J. van der, & H. de Bruijn, 1982. The mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). Part 2: The Gliridae. — *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, B, 85, 4: 485-524, 3 lám.
- Meurisse, M., J. Michaux & B. Sigé, 1969. Un remplissage karstique à Micromammifères du Miocène inférieur à la Serre de Vergès près St.-Arnac (Pyrénées-Orientales). — *C.R. somm. Soc. Géol. France*, 5: 166-167.
- Mojon, P.O., B. Engesser, J.P. Berger, H. Bucher & M. Weidmann, 1985. Sur l'âge de la Molasse d'Eau douce inférieur de Boudry NE. — *Eclog. Geol. Helv.*, 78, 3: 631-667.
- Muller, C., 1984. Climatic evolution during the Neogene and Quaternary evidenced by marine microfossil assemblages. — *Paléobiol. Continentale*, 14, 2: 359-369.
- Pomel, A., 1853. Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier. — J. B. Baillière édit., Paris: 1-193.
- Rensberger, J.M., 1975. Function in the cheek tooth evolution of some hypsodont geomyid rodents. — *J. Pal.*, 49, 1: 10-22.
- Rögl, F. & F.F. Steininger, 1983. Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. Die neogene Paläogeographie und Palinspastik des zirkum-mediterranen Raumes. — *Ann. Naturhist. Mus. Wien.*, 85: 135-163.
- Schlosser, M., 1884. Die Nager des Europäischen Tertiärs. — *Palaeontographica*, 31, 3, 7: 19-162.

- Schlosser, M., 1926. Die Säugetierfauna von Peublanc (Dep. Allier). — Soc. Sci. Natur. Croatica, 38/39 (1925-26): 372-394, 2 lám.
- Stehlin, H.G., & S. Schaub, 1951. Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. — Schweiz. Pal. Abh., 67: 1-385.
- Thaler, L., 1966. Les rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. — Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., C, 17: 1-295, 27 lám.
- Thaler, L., 1972. Datation, zonation et Mammifères. — Mém. B.R.G.M., 77, 1: 411-424.
- Tobien, H., 1939. Die Insektenfresser und Nagetiere aus der aquitanen Spaltenfüllung bei Tomerdingen (Ulmer Alb). — Ber. Naturf. Gesellsch. Freiburg, 36: 159-180, 1 lám.
- Vianey-Liaud, M., 1979. Evolution des rongeurs à l'Oligocène en Europe Occidentale. — Palaeontographica, A, 166, 4-6: 136-236.
- Viret, J., 1929. Les faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne Bourbonnaise. — Ann. Univ. Lyon, N.S., 47: 1-328, 31 lám.
- Viret, J., & J. Hürzeler, 1937. Sur l'âge de la faune de Mammifères de Pyrimont-Challonges. — Bull. Soc. Géol. France, 5, 7: 129-140.
- Weerd, A. van de, & R. Daams, 1978. Quantitative composition of rodent faunas in the Spanish Neogene and paleoecological implications. — Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., B, 81, 4: 448-473.
- Wilson, R.W., 1960. Early Miocene Rodents and Insectivores from Northeastern Colorado. — Univ. Kansas Pal. Contrib. Vertebrata, 7: 1-92.

Manuscrito recibido el 21 de septiembre de 1987.