



Universidad
Zaragoza

Trabajo Fin de Máster

Perisodáctilos (Mammalia) de la Formación
Sobrarbe (Eoceno medio, cuenca de Aínsa,
Huesca): sistemática y contexto geológico

Perissodactyls (Mammalia) of the Sobrarbe
Formation (middle Eocene, Aínsa basin, Huesca):
systematics and geological context

Autor/es

Nahia Jimenez de Vicuña Calvo

Director/es

Ainara Badiola Kortabitarte

Ester Díaz Berenguer

Ponente

José Ignacio Canudo Sanagustín

Titulación del autor

Grado en Geología

Facultad de Ciencias / Universidad de Zaragoza

2024

Resumen

En esta memoria se incluye el estudio sistemático de una mandíbula de perisodáctilo del Eoceno hallado en el año 2018 en el yacimiento de Casa Monclús 3 o M3 (cuenca de Aínsa, Huesca). Se trata de uno de los pocos mamíferos terrestres que se ha encontrado en la Formación Sobrarbe, junto con los escasos restos de roedores y de primates. El material estudiado se ha asignado a un mamífero tapiromorfo de la familia Lophiodontidae. Ésta última incluye a formas extintas parecidas a los tapires actuales que vivieron en Europa occidental desde principios del Eoceno hasta el final del Eoceno medio (tránsito Bartonense-Priabonense). Asimismo, se estudia también la contextualización geológica del hallazgo paleontológico, situando el yacimiento M3 en una columna estratigráfica dentro de la Fm. Sobrarbe. Los resultados obtenidos en Paleontología sistemática indican que el lofiodontido podría pertenecer a una especie de *Lophiodon* distinta a las descritas en Europa y en la península ibérica. A la espera de encontrar dentición superior y/o la revisión *in situ* de las colecciones fósiles de algunas especies europeas, la mandíbula estudiada se clasifica, provisionalmente, como *Lophiodon* sp. Los resultados geológicos revelan que M3 es el yacimiento paleontológico de vertebrados más antiguo de la Fm. Sobrarbe y que se encuentra en un subambiente deltaico diferente al yacimiento Castejón de Sobrarbe 41 o CS41 en el que se ha encontrado el sirenio *Sobrarbesiren cardieli*. Este trabajo amplía la distribución de las faunas de lofiodontidos en la península ibérica, siendo el fósil estudiado el primer lofiodontido encontrado en las cuencas prepirenaicas de Aragón y una de las escasas especies del Luteciense descritas en la península ibérica.

Abstract

This work includes the systematic study of an Eocene perissodactyl mandible found in 2018 in the Casa Monclús 3 or M3 fossil site (Aínsa basin, Huesca). It is one of the few terrestrial mammals that have been found in the Sobrarbe Formation, along with the scarce remains of rodents and primates. The studied material has been assigned to a tapiromorph mammal of the Lophiodontidae family. The latter includes extinct forms which were similar to extant tapirs and lived in Western Europe from the beginning of the Eocene to the end of the middle Eocene (Bartonian-Priabonian transition). Likewise, the geological context of the palaeontological site is also studied, placing M3 in a stratigraphic column within the Sobrarbe Formation. The results obtained in Systematic

Palaeontology indicate that the lophiodontid could belong to a different species of *Lophiodon* from those described in Europe and the Iberian Peninsula. Pending the discovery of the upper dentition and/or the *in situ* review of the fossil collections of some European species, the studied mandible is here provisionally classified as *Lophiodon* sp. The geological results reveal that M3 is the oldest vertebrate palaeontological site in the Sobrarbe Formation and is located in a deltaic subenvironment different from that of the Castejón de Sobrarbe 41 or CS41 site where the sirenid *Sobrarbesiren cardieli* has been found. This work expands the distribution of lophiodontid faunas in the Iberian Peninsula, being the studied fossil the first lophiodontid found in the pre-Pyrenean basins of Aragon and one of the few Lutetian species described in the Iberian Peninsula.

Índice

Resumen.....	3
Abstract.....	3
1. Introducción	6
1.1. Registro fósil de los perisodáctilos del Eoceno de Europa y la península ibérica	6
1.1.1. Registro fósil de lofidóntidos de Europa y la península ibérica	9
1.2. Registro de vertebrados fósiles de la Comarca de Sobrarbe	15
2. Hipótesis y objetivos	19
3. Marco geográfico y geológico.....	20
4. Material y metodología.....	22
4.1. Material de estudio	22
4.2. Metodología	23
4.2.1. Trabajo de campo.....	23
4.2.2. Trabajo de laboratorio	24
4.2.3. Trabajo de gabinete.....	25
5. Resultados y discusión	32
5.1. Columna estratigráfica del yacimiento Casa Monclús 3.....	32
5.1.1. Descripción	32
5.1.2. Interpretación	34
5.2. Edad del yacimiento Casa Monclús 3	36
5.3. Paleontología sistemática	37
5.3.1. Descripción	38
5.3.2. Discusión.....	43
6. Conclusiones	52
7. Bibliografía.....	53

1. Introducción

En las campañas de prospección realizadas en 2018 por investigadores del grupo *Aragosaurus-IUCA* en colaboración con investigadores de la UPV/EHU, en los depósitos deltaicos del Eoceno de la cuenca de Aínsa (Comarca de Sobrarbe, Huesca) (Mochales et al., 2012; Díaz-Berenguer et al., 2018a; Díaz-Berenguer, 2020), se encontró una mandíbula casi completa de un mamífero perisodáctilo. El hallazgo fue preliminarmente asignado a un tapiromorfo de la familia *Lophiodontidae* Gill, 1872 (Díaz-Berenguer, 2020; Díaz-Berenguer et al., 2021). Se trata de uno de los pocos mamíferos terrestres que se ha encontrado en la Formación Sobrarbe, junto con escasos restos de roedores y de primates, uno de los escasos lofiodontidos del Luteciense (Eoceno medio) de la península ibérica, y el primer lofiodontido encontrado en las cuencas prepirenaicas de Aragón.

Dado su interés paleontológico, en este trabajo se plantea el estudio sistemático de esta mandíbula y la contextualización geológica del afloramiento en el que se encontró la misma (véanse más detalles en los objetivos del apartado 2).

1.1. Registro fósil de los perisodáctilos del Eoceno de Europa y la península ibérica

Los perisodáctilos y los artiodáctilos son mamíferos ungulados que caminan apoyados sobre el extremo de sus dedos, pero los primeros, a diferencia de los segundos, poseen un número impar de dedos, con el dedo central (tercero) más desarrollado, soportando la mayor parte del peso corporal. Los artiodáctilos, por el contrario, presentan un número par de dedos, con el tercero y cuarto más desarrollados que el resto (Alberdi y Cerdeño, 1995).

Entre las sinapomorfias del clado *Perissodactyla* se encuentran la forma de “silla de montar” del astrágalo, molares superiores con protofofo escalonado a la altura del paracónulo y que encaja con el metacónido de los molares inferiores, nasales aplanados lateralmente hacia el extremo posterior y que forman una sutura esencialmente transversal con los frontales, y un entocuneiforme que está rotado hasta casi una orientación horizontal (Hooker, 2005 y referencias).

Actualmente los perisodáctilos están representados únicamente por tres familias y 18 especies: *Tapiridae* (cinco especies de tapires), *Rhinocerotidae* (cinco especies de rinocerontes) y *Equidae* (ocho especies entre caballos, asnos y cebras). Por el contrario, el registro fósil demuestra una paleobiodiversidad mucho mayor del grupo en el pasado,

especialmente al comienzo de su historia, en el Eoceno, llegando a estar representado por 16 familias (Hooker, 2005; Rose, 2006).

Aunque las relaciones filogenéticas de los diferentes grupos de perisodáctilos están aún sin resolver de forma precisa, la mayoría de los análisis cladísticos (véase Hooker, 2005 y referencias) coinciden en que dentro del orden Perissodactyla existen al menos los subordenes Hippomorpha Wood, 1937 y Tapiromorpha Haeckel, 1873, y que dentro de Tapiromorpha se encuentran los infraórdenes Ceratomorpha Wood, 1937 y Ancylopoda Cope, 1889. Los perisodáctilos hipomorfos comprenden a équidos (Familia Equidae Gray, 1821) y formas afines extintas, los paleotéridos y los paquinolofinos (Familia Palaeotheriidae Bonaparte, 1850 y la subfamilia Pachynolophinae Pavlow 1887-1888, según Badiola et al., 2022). Los lofiodóntidos (Familia Lophiodontidae Gill, 1872), grupo de estudio de este trabajo, han sido tradicionalmente considerados perisodáctilos tapiroideos (e.g., Cuvier, 1822) e incluidos en el suborden Ceratomorpha, junto con los tapires y rinocerontes actuales (Radinsky, 1964). Sin embargo, en los análisis filogenéticos posteriores (e.g., Hooker, 1989; Froehlich, 1999; Hooker y Dashzeveg, 2004), los lofiodóntidos han sido considerados perisodáctilos tapiromorfos, pero incluidos en el suborden Ancylopoda, junto con los extintos chalicotéridos (Hooker, 2005: fig. 13.4).

Los perisodáctilos aparecen abruptamente a comienzos del Eoceno en los continentes septentrionales, probablemente con origen asiático o indio (e.g., Rose et al., 2014; Bai et al., 2018). Rápidamente se convirtieron en los animales ungulados más comunes entre la fauna holártica y hacia el final del Eoceno inferior se habían diferenciado todos los principales clados (Cuesta, 2003). Durante el Eoceno, en Europa occidental, los perisodáctilos más comunes eran los hipomorfos y tapiromorfos. Los primeros representados, en su mayoría, por paleotéridos y paquinolofinos (superfamilia Equoidea Gray, 1821), y los segundos por lofiodóntidos (Badiola et al., 2018). Los paquinolofinos fueron formas pequeñas con dentición braquiodonta y en general bunodonta, y con cuatro dedos en las extremidades anteriores y tres en las posteriores. Además, a diferencia de los paleotéridos, presentaban la zona lumbar ligeramente arqueada (Franzen, 2010). Tras el notable declive que experimenta el grupo durante el Eoceno superior, los paquinolofinos en Europa se extinguen antes del final del Eoceno (Badiola et al., 2022 y referencias). Los paleotéridos aparecieron en la primera mitad del Eoceno medio y fueron los equoideos más abundantes y diversos del Eoceno, extinguiéndose

los últimos taxones en el Oligoceno inferior (Badiola et al., 2022 y referencias). Eran animales de talla mediana y grande, con una dentición semi-hipsodonta y lofodonta, y presentaban, a diferencia de los paquinolofinos y los équidos, las extremidades anteriores más altas que las traseras (Franzen, 2010) (Figura 1). Los lofiodóntidos, estrictamente europeos, fueron también grandes herbívoros y aparecieron por primera vez a principios del Eoceno inferior (Ypresiense, MP 7, Biochrom'97 Aguilar et al., 1997), experimentando una rápida diversificación durante el Eoceno medio hasta su desaparición al final del Bartonense (MP 16, final del Eoceno medio) (e.g., Cuesta, 2003; Robinet et al., 2015) (Figura 1). Durante su historia evolutiva, de quince millones de años, estuvieron representados por cinco géneros y al menos 20 especies (más detalles en el siguiente subapartado).

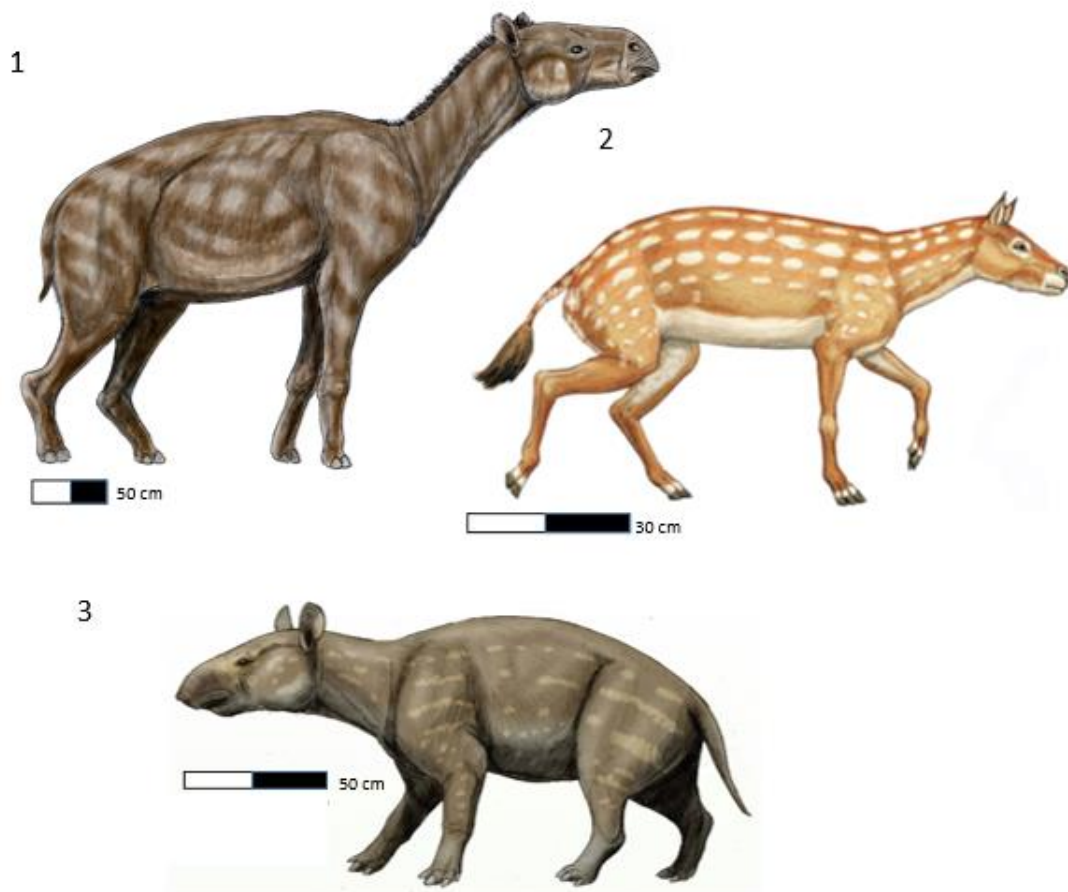


Figura 1: Las faunas de perisodáctilos eocenos de Europa occidental. **1-2:** hipomorfos, representando al paleotérido *Palaeotherium* Cuvier, 1804 (1) y al ecuioideo basal *Hyracotherium*, de aspecto similar a los paquinolofinos (2). **3:** tapiromorfo, representando por el lofiodóntido *Lophiodon* (modificado de Wikipedia).

A partir del final del Eoceno inferior, la evolución de los mamíferos terrestres de Europa tuvo lugar en condiciones insulares y su fauna era claramente distinta a sus contemporáneas de Norteamérica y Asia (Badiola et al., 2009, 2022 y referencias). Europa era un archipiélago formado por tres islas principales que cubrían lo que actualmente es Europa Central, las islas británicas y la península ibérica, en las que se concentraban la mayor parte de las faunas de mamíferos de Europa occidental. Muchos de estos mamíferos endémicos de Europa se extinguieron al comienzo del Oligoceno en un evento conocido como “Grande Coupure” (Stehlin, 1910).

Durante la transgresión marina del Eoceno inferior, un brazo de mar del Golfo de Bizkaia se conectó con el Tetis Mediterráneo y provocó el aislamiento de la región ibérica occidental del noreste peninsular (Badiola et al., 2022). Ésta última parece haber estado más relacionada con la Isla Centroeuropea, ya que contiene una asociación fósil de mamíferos típicamente europea y están ausentes las formas endémicas de la región occidental de Iberia (cuencas de Almazán, Duero, Oviedo y Miranda-Treviño) (Badiola et al., 2009, 2022). Las reconstrucciones paleogeográficas indican que la placa ibérica no conectó con la Eurasiática hasta el Luteciense superior (Meulekamp et al., 2000a, 2000b). Este aislamiento pudo haber provocado el endemismo de la fauna de mamíferos del Eoceno medio de la región occidental de Iberia. Este carácter endémico persiste durante el Eoceno superior, aunque, según los datos paleogeográficos y paleontológicos, en esta época existía conexión geográfica entre las placas europea e ibérica (más detalles en Badiola et al., 2022). Con respecto a los perisodáctilos, hasta la fecha, se han identificado siete géneros y 19 especies de eucioideos y al menos tres especies de lofiodontidos que no se conocen en otras áreas europeas (e.g., Cuesta, 2003; Badiola et al., 2022 y referencias; Perales-Gogenola et al., 2021, 2022, 2023).

1.1.1. Registro fósil de lofiodontidos de Europa y la península ibérica

La distribución estratigráfica de la familia Lophiodontidae va desde principios del Eoceno inferior (Ypresiense, MP 7) hasta el final del Eoceno medio (Bartoniense, MP 16), tanto en la península ibérica como a nivel europeo (Figura 2). En el Eoceno inferior están representados los géneros *Lophiaspis* Depéret, 1910 y *Eolophiodon* Robinet, Remy, Laurent, Danilo y Lihoreau, 2015, y durante el Eoceno medio experimentan una rápida diversificación, con la presencia de otros tres géneros, *Atalanodon* Dal Piaz, 1929, *Lophiodon* Cuvier, 1822 y *Paralophiodon* Dedieu, 1977. Al final del Eoceno

medio disminuyen en diversidad y no llegan a superar el límite Bartoniense-Priaboniense (Tablas 1 y 2 y Figura 2).

El género *Atalanodon* y *Eolophiodon* están representados por una sola especie, *A. monterini* Dal Piaz, 1929, de la que se sabe muy poco (Cuesta, 1991), y *Eo. laboriense* Robinet, Remy, Laurent, Danilo y Lihoreau, 2015. *Lophiaspis* incluye tres especies, las cuales podrían formar una línea filogenética *Ls. maurettei*- *Ls. baicherei*- *Ls. occitanicus*, todas definidas por Deperet, 1910 (Cuesta, 1991). Dentro del género *Paralophiodon* principalmente se distinguen otras tres especies, *P. buxowillanum* Desmarest, 1822, *P. leptorhynchum* Filhol, 1888, y *P. isselense* Fischer, 1829. El género que más especies incluye es *Lophiodon*, el cual alberga desde formas de talla pequeña hasta formas grandes, denominadas especies gigantes (parecidas en talla a rinocerontes actuales). *Lophiodon* posiblemente habitaba en las inmediaciones de las zonas pantanosas alimentándose de hojas (Smith et al., 2004). Los fósiles de las distintas especies provienen de España, Francia, Alemania, Bélgica, Gran Bretaña y Suiza, pero sobre todo de los dos primeros (Aguilar et al., 1997; Remy, 2015; Robinet et al., 2015; Vautrin et al., 2021).

En la península ibérica (Tabla 2) se han encontrado numerosas especies adscritas a los géneros *Lophiaspis*, *Paralophiodon* y *Lophiodon*. Algunas de las especies del Eoceno medio, como las especies del prepirineo catalán *Lophiodon corsaensis* Checa, 1997 y *Lophiodon baroensis* Checa, 1997 de la subcuenca de Ager y la especie gigante *Lophiodon sanmoralense* Cuesta, 1994 de la cuenca de Almazán (Antunes et al., 1997), son exclusivas de la península ibérica. Las especies de *Paralophiodon*, al menos *P. aff. isselense* también podría pertenecer a una especie distinta de las europeas. El conocimiento de las asociaciones fósiles de lofiodontidos ibéricos es aún escaso para concretar si presentan un carácter endémico y para estudiar la extensión geográfica y cronológica de este posible endemismo.

Tabla 1: Especies de lofiodontidos de Europa y su distribución temporal y geográfica. Abreviaturas: **ELMA**, European Land Mammalian Ages; y **MP**, Mammalian Paleogene reference level (véase más detalles en Material y Metodología). Abreviaturas institucionales: **AMU**: Université Aix-Marseille, Marsella, Francia; **FSL**: Faculté des Sciences de Lyon, Lyon, Francia. **GM**: Geiseltalmuseum, Halle, Alemania; **HMLD**: Hessisches Landesmuseum Darmstadt, Alemania; **MFNB**: Museum für Naturkunde Berlin, Berlin, Alemania; **MHN.AIX**: Muséum d'Historie Naturelle d'Aix en Provence, Provence, Francia; **MHNT**: Muséum d'Historie naturelle de Toulouse, Toulouse, Francia; **MNHN**: Muséum national d'Historie naturelle, Paris, France; **NHMW**: Naturhistorisches Museum, Vienna, Austria; **NMB**:

Naturhistorisches Museum Basel, Basilea, Suiza; UCMP: University of California Museum of Paleontology, Berkeley, California, U.S.A; UM: Université de Montpellier, Montpellier, France.

ESPECIE	EDAD	ELMA	MP	GEOGRAFÍA	INSTITUCIÓN	BIBLIOGRAFÍA
<i>Lophiaspis maurettei</i>	Eoceno inferior	Neustriense	7	Francia	FSL, UM, MNHN, MHN.AIX, AMU	Vautrin et al. (2021) y referencias
cf. <i>Lophiaspis maurettei</i>	Eoceno inferior	Neustriense	8+9	Francia	MNHN UCMP	Vautrin et al. (2021) y referencias
<i>Lophiaspis baicherei</i>	Eoceno inferior	Neustriense	8+9	Francia	FSL	Vautrin et al. (2021) y referencias
<i>Eolophiodon laboriense</i>	Eoceno inferior	Neustriense	8+9	Francia	MHNT, UM y colecciones privadas	Robinet et al. (2015) Vautrin et al. (2021)
<i>Lophiaspis occitanicus</i>	Eoceno inferior y medio	Grauviense y ¿Robiaciense	10 ¿14 ^(*) y ¿15 ^(*)	Francia	FSL, UM	Vautrin et al. (2021) y referencias
<i>Lophiodon remense</i>	Eoceno inferior-medio	Grauviense-Geiseltaliense	10-13	Francia Alemania Bélgica	FSL, NMB, GM	Cuesta (1991), Aguilar et al. (1997), Smith et al. (2004), Vautrin et al. (2021) y referencias
<i>Lophiodon medium</i>	Eoceno medio	Geiseltaliense	11	Francia Bélgica	MNHN, NMB	Cuesta (1991), Aguilar et al. (1997), Remy (2015), Vautrin et al. (2021) y referencias
<i>Lophiodon tapirotherium</i>	Eoceno medio	Geiseltaliense-Robiaciense	11-14	Francia Suiza Alemania	MNHN, NMB	Cuesta (1991) Aguilar et al. (1997), Remy (2015), Vautrin et al. (2021) y referencias
<i>Paralophiodon buxowillanum</i>	Eoceno medio	Geiseltaliense	12-13	Alemania	GM	Aguilar et al. (1997), Remy (2015), Vautrin et al. (2021) y referencias
<i>Paralophiodon isselense</i>	Eoceno medio	Robiaciense	13-14	Francia	MNHN, FSL	Cuesta (1991), Remy (2015) y referencias
<i>Lophiodon eygalayense</i>	Eoceno medio (Lute-ciense superior)	?	?	Francia	MNHN	Labarrere y Montenat (2011), Vautrin et al. (2021)
<i>Lophiodon tapiroides</i>	Eoceno medio	Geiseltaliense-Robiaciense	13-14	Francia Suiza	UM, NMB, MNHN	Remy (2015), Vautrin et al. (2021) y

						referencias
<i>Lophiodon cuvieri</i>	Eoceno medio	Geiseltaliense-Robiaciense	13-14	Francia Alemania	MNHN, NMB, GM	Aguilar et al. (1997), Remy (2015) y referencias, Vautrin et al. (2021)
<i>Lophiodon parisiense</i>	Eoceno medio	Geiseltaliense-Robiaciense	13-14	Francia	MNHN	Cuesta (1991), Remy (2015) y referencias
<i>Paralophiodon leptorhynchum</i>	Eoceno medio	Geiseltaliense-Robiaciense	13 ¿15?	Francia Portugal	FSL, UM	Cuesta (1991), Antunes et al. (1997), Remy (2015), Vautrin et al. (2021) y referencias
<i>Lophiodon rhinocerodes</i>	Eoceno medio	Robiaciense	14	España Suiza Francia	MNHN, NMB, FSL	Cuesta (1991), Aguilar et al. (1997), Remy (2015), Vautrin et al. (2021) y referencias
<i>Lophiodon lautriciense</i>	Final del Eoceno medio	Robiaciense	16	Francia Suiza Gran Bretaña	UM, MFNB, HLMD, NHMW, MNHN, MHNT	Remy (2015), Vautrin et al. (2021) y referencias
<i>Lophiodon thomasi</i>	Final del Eoceno medio	Robiaciense	16	Francia	Colección privada del Sr. Thomas	Cuesta (1991)

(*) La presencia de *Lophiaspis occitanus* a partir del MP11 es dudosa, al igual que la distribución temporal de *Paralophiodon leptorhynchum* ya que es necesaria una revisión de la edad de las localidades francesas del Eoceno medio en las que estas especies se han descrito (Vautrin et al., 2021 y referencias).

Tabla 2: Especies de lofiodóntidos de la península ibérica y su distribución temporal y geográfica. Abreviaturas: **ELMA**, European Land Mammalian Ages; y **MP**, Mammalian Paleogene reference level (véase más detalles en Material y Metodología). Abreviaturas institucionales: **ICP**: Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Sabadell, España; **NM**: Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, Madrid, España; **USAL**: Universidad de Salamanca (Sala de las Tortugas), Salamanca, España.

ESPECIE	EDAD	ELMA	MP	GEOGRAFÍA	INSTITUCIÓN	BIBLIOGRAFÍA
<i>Lophiaspis maurettei</i>	Eoceno inferior	Neustriense	7 y ¿10 ^(*) ?	Portugal (cuena de Mondego) y Prepirineo catalán (subcuena de Ager)	ICP, SV (**)	Antunes et al. (1997) Checa (1997)
<i>Lophiaspis baicherei</i>	Final del Eoceno	Grauviense	10	Prepirineo catalán	ICP	Checa (1997) Antunes et

	inferior					al. (1997)
<i>Lophiaspis</i> cf. <i>occitanicus</i>	Final del Eoceno inferior	Grauviense	10	Prepirineo catalán (subcuenca de Trempe-Grauss)	ICP	Checa (1997) Antunes et al. (1997)
<i>Lophiodon</i> <i>corsaensis</i>	Final del Eoceno inferior	Grauviense	10	Prepirineo catalán (subcuenca de Ager)	ICP	Checa (1997) Antunes et al. (1997)
<i>Lophiodon</i> <i>baroensis</i>	Final del Eoceno inferior	Grauviense	10	Prepirineo catalán (subcuencas de Ager, Isàvena y Trempe-Grauss)	ICP	Checa (1997) Antunes et al. (1997)
<i>Lophiodon</i> cf. <i>remensis</i>	Final del Eoceno inferior	Grauviense	10	Prepirineo catalán (subcuencas de Ager, Isàvena y Trempe-Grauss)	ICP	Checa (1997) Antunes et al. (1997)
<i>Lophiodon</i> cf. <i>tapirotherium</i>	Eoceno medio	Geiseltaliense	13-14	Cuenca del Duero	USAL	Cuesta (1994)
<i>Lophiodon</i> <i>rhinocerodes</i>	Eoceno medio	Geiseltaliense	14	Prepirineo catalán (subcuenca de Isàvena)	ICP	Checa (1997)
<i>Paralophiodon</i> aff. <i>isselensis</i>	Eoceno medio	Geiseltaliense	13-14	Cuenca del Duero	NM, USAL	Cuesta (1994)
<i>Paralophiodon</i> cf. <i>leptorhynchum</i>	Eoceno medio	Geiseltaliense	13-14	Cuenca de Mondego, Portugal		Antunes (1986)
<i>Lophiodon</i> <i>sanmoralense</i>	Final del Eoceno medio	Robiaciense	16	Cuenca del Duero	USAL	Cuesta (1994)

(*) Según Vautrin et al. (2021), la especie de Les Saleres (subcuenca de Ager) es un *Lophiodon* indeterminado (*Lophiodon* sp.) y su asignación a *Lophiaspis maurettei* no está bien argumentada.

(**) Según Vautrin et al. (2021) el material asignado a *Lophiaspis maurettei* del yacimiento de Silveirinha (Portugal) tiene las siglas SV3-337, pero su lugar de depósito no se especifica.

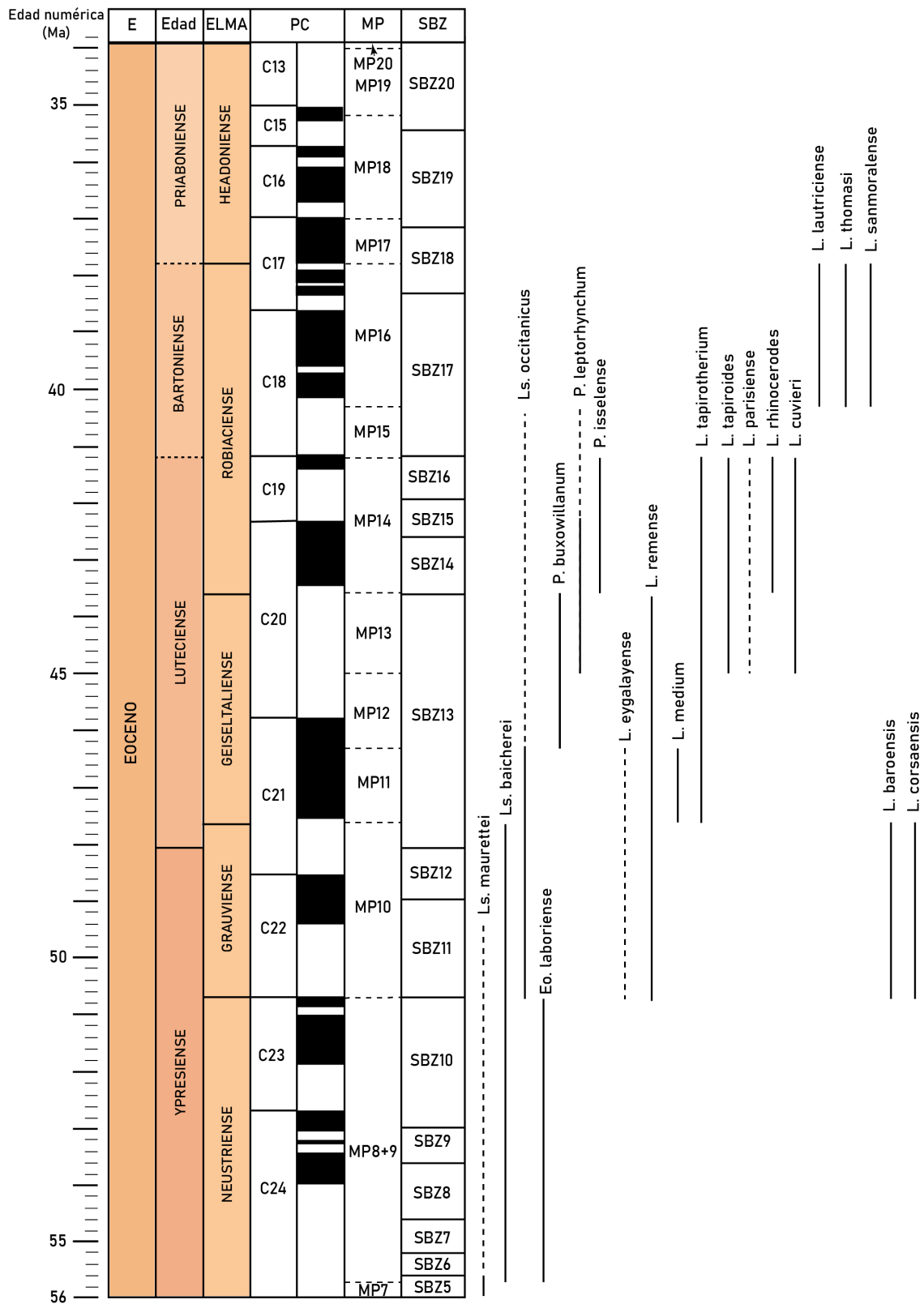


Figura 2: Distribución de las especies de lofidóntidos de Europa occidental. La parte de la figura que incluye las edades y unidades biocronológicas está modificada de Ortega et al. (2022) y están calibradas con la Tabla Cronoestratigráfica Internacional (Vardenbergue et al., 2012). Abreviaturas: **E**, Época; **ELMA**, European Land Mammalian Ages; **MP**, Mammal Paleogene reference levels; y **SBZ**, Shallow Benthic Zones. Las líneas discontinuas indican distribución temporal dudosa.

1.2. Registro de vertebrados fósiles de la Comarca de Sobrarbe

El Geoparque de Sobrarbe-Pirineos (geoparque mundial UNESCO) fue creado en 2006. Su extensión coincide geográficamente con la Comarca de Sobrarbe, localizada en la provincia de Huesca (Aragón, España). La Comarca de Sobrarbe se caracteriza, entre otras cosas, por su rico patrimonio paleontológico. Geológicamente se sitúa en la cuenca de Aínsa, una pequeña cuenca sintectónica eocena (más detalles en el apartado de 3 Marco geográfico y geológico). Los fósiles son abundantes en las rocas sedimentarias del Geoparque, que abarcan un intervalo temporal desde el Cámbrico hasta la actualidad (Canudo et al., 2021). En el Paleozoico se han encontrado fósiles de invertebrados y algunos conodontos. En las rocas del Cretácico, el registro fósil es escaso, siendo el grupo de los bivalvos rudistas el que más abunda. Son importantes también los yacimientos de vertebrados fósiles del Pleistoceno como, por ejemplo, la Cueva de Osos de Tella, donde se han recuperado miles de restos del oso *Ursus spelaeus* Rosenmüller 1794 (Torres et al., 1998; Rabal-Garcés, 2013). Pero sin lugar a duda, en la Comarca de Sobrarbe, el Eoceno es el intervalo con el registro fósil más significativo y diverso (Canudo et al., 2021). A continuación, se expone la diversidad taxonómica (véase Tabla 3 para el resumen de los macrovertebrados).

Dignos de mención son los macroforaminíferos bentónicos del grupo de los numulítidos que han sido utilizados para las dataciones relativas de los depósitos Eocenos de la cuenca de Aínsa; por ejemplo, *Nummulites messiniae*, Schaub, 1981 un fósil índice del Luteciense inferior descrito en la localidad de Formigales (Schaub, 1981). Se han encontrado y descrito numerosos fósiles de invertebrados; cabe mencionar, por ejemplo, los crustáceos decápodos. Uno de ellos es el autóctono *Harpactoxanthopsis quadrilobata* Desmarest, 1822 (Garrido, 1943). Pero también abundan los moluscos, equinodermos, algas rojas y corales, mientras que la presencia de briozoos es anecdótica (Canudo et al., 2021).

Aragosaurus-IUCA de la Universidad de Zaragoza es un grupo de investigación cuyo objetivo es la reconstrucción de los ambientes del pasado a partir del registro geológico, mineralógico y paleontológico, fundamentalmente en España. Investigadores pertenecientes a este grupo, en colaboración con otros investigadores (principalmente de la Universidad del País Vasco), han dedicado numerosos trabajos al estudio del registro fósil de vertebrados del Eoceno recuperados en la Comarca de Sobrarbe, gracias a lo

cual se ha podido comprobar la riqueza paleontológica del lugar (Díaz-Berenguer et al., 2021). Aunque son muchos los fósiles de invertebrados encontrados en Sobrarbe, son los vertebrados fósiles los que hacen único al Geoparque Sobrarbe-Pirineos. En la Formación Sobrarbe se ha registrado una gran diversidad de tortugas (Pérez-García et al., 2013, 2021). Se han encontrado caparazones parciales y completos en varios yacimientos, así como otros elementos esqueléticos. Solamente uno de los taxones recuperados corresponde a una forma terrestre (Pérez-García et al., 2013). Carettochelyidae Gill, 1889 y Trionycidae Gray, 1825 son dos de los clados acuáticos de Cryptodira Cope, 1868 que se han podido identificar (Pérez-García et al. 2013). Los primeros están representados por *Allaeochelys* sp., mientras que los tryonícidos corresponden a especies indeterminadas (Pérez-García et al., 2013). También, se han identificado dos miembros de tortugas del grupo Pleurodira Cope, 1865, que corresponden a representantes de la dispersión de dos linajes africanos a Europa (Eoceno inferior): *Eocnochelus* Pérez-García, De Broin y Murelaga, 2017, el linaje de tortugas litorales, y *Neochelys* Bergounioux 1954, el linaje de tortugas de agua dulce cuyos registros se limitan al Eoceno (Pérez-García, 2017 y referencias). En el Geoparque se han identificado las especies *Neochelys* cf. *salmanticensis*, representada por un caparazón parcial (Pérez-García et al., 2013) y *Eocnochelus eremberti* De Broin, 1977, gracias al descubrimiento del caparazón más completo que se conoce de esta especie en Sobrarbe (Pérez-García et al., 2021). En el yacimiento de Castejón de Sobrarbe 41 (o CS41) se han encontrado cerca de 300 fragmentos de cáscaras de huevo por kilogramo de roca procesada, que han sido atribuidos al ootaxon Testudoolithidae Hirsch, 1996 (Moreno-Azanza et al., 2021). En este yacimiento también se han encontrado restos de reptiles escamosos, así como de peces condriictios y osteíctios (Díaz-Berenguer, 2020).

Otros fósiles de vertebrados del Eoceno encontrados en la Comarca de Sobrarbe son los de cocodrilomorfos. Los restos más comunes son los dientes aislados que se encuentran en los sedimentos de la Formación Sobrarbe. En el yacimiento CS41 se han reconocido varios taxones: Tomistominae indet., *Asiatosuchus* sp. y cf. *Diplocynodon* (Díaz-Berenguer, 2020 y referencias). Pero sin duda, el fósil de cocodrilomorfo más significativo y conocido del Geoparque es el popularmente conocido como “Cocodrilo de Ordesa-Vio”, encontrado en las calizas de la Formación Goriz (Eoceno inferior). Se

ha recuperado el cráneo y las hemimandíbulas de este cocodrilo marino que aún no ha sido descrito formalmente (Costa et al., 1993).

Respecto a los mamíferos fósiles figuran restos de primates, roedores (Díaz-Berenguer, 2020) y los fósiles de mamíferos más importantes y significativos de todo el Geoparque: los sirenios, un grupo de mamíferos que en la actualidad es exclusivamente acuático (Berta et al., 2015; Díaz-Berenguer, 2020; Díaz-Berenguer et al., 2018a, 2018b, 2020; Canudo et al., 2021).

El Eoceno fue una época de diversificación y colonización de los mares tropicales por parte de los sirenios (Domning et al., 2010). Hasta hace poco tiempo, casi la totalidad del registro fósil de sirenios del Eoceno de Europa estaba asignado a la familia Dugongidae Gray, 1821, con la excepción de restos aislados de afinidad incierta (Díaz-Berenguer et al., 2018a, Díaz-Berenguer, 2020 y referencias incluidas). En la península ibérica, la presencia de sirenios del Eoceno se reduce a los depósitos de las cuencas prepirenaicas (Díaz-Berenguer et al., 2020 y referencias incluidas). El Geoparque de Sobrarbe-Pirineos se ha convertido en un lugar incomparable para el estudio de la diversidad y evolución de los primeros representantes de sirenios. En la cuenca de Aínsa, en los depósitos de llanura deltaica de la Formación Sobrarbe, se han encontrado numerosos yacimientos con restos de sirenios del Luteciense (Díaz-Berenguer et al., 2020). Entre todos ellos el más importante es el mencionado yacimiento Castejón de Sobrarbe 41 (CS41), por ser el yacimiento tipo del sirenio basal *Sobrarbesiren cardieli* Díaz-Berenguer, Badiola, Moreno-Azanza y Canudo, 2018a. *Sobrarbesiren* es el sirenio más antiguo del oeste de Europa, el primero en no pertenecer a la familia Dugongidae del continente y el primero de los sirenios cuadrúpedos de Eurasia (Díaz-Berenguer et al., 2018a). Además de lo mencionado, *Sobrarbesiren* es un ejemplar único que ayuda a comprender el proceso adaptativo que han experimentado estos vertebrados para la transición de la vida en el medio terrestre al medio acuático (Díaz-Berenguer et al., 2020). Pero la Formación Sobrarbe no es la única que contiene restos fósiles de sirenios. En la Formación Boltaña - Grupo Hecho¿? (Ypresiense superior - Luteciense inferior) se ha encontrado un esqueleto de sirenio parcialmente articulado dentro de un bloque calcáreo con numerosos fósiles de invertebrados y dientes fósiles de condriictios (Díaz-Berenguer et al., 2021). Además, en la Formación San Vicente (Luteciense medio) se ha localizado un punto fosilífero que contiene fragmentos de vertebras y costillas de sirenios (Díaz-Berenguer et al., 2021).

Por último, y no menos importante, cabe destacar la mandíbula casi completa con dentición de un perisodáctilo que preliminarmente fue asignado a un lofiodontido que se estudia en este trabajo. El fósil fue recuperado en un pequeño barranco en el 2018, en un nivel de limos entre lutitas grises oscuras denominadas como yacimiento Casa Monclús 3 (M3), en la Formación Sobrarbe (Informe de la actuación paleontológica 128/2018, Díaz-Berenguer, 2020) (Figura 3). Como se ha mencionado al principio del apartado de Introducción, se trata de un descubrimiento importante, ya que es el primer lofiodontido descubierto en las cuencas prepirenaicas de Aragón (en concreto en la cuenca de Aínsa), y de una edad Eoceno medio (Luteciense) del que existe aún poco registro de mamíferos en la península ibérica. El resto de las faunas de lofiodontidos ibéricos provienen de las cuencas prepirenaicas de Cataluña y de la región ibérica occidental (de las cuencas de Duero y Almazán), con escasos restos también en Portugal (en la cuenca de Mondego) (más detalles en el apartado anterior). El estudio de esta mandíbula, sin duda, permitirá, además de ampliar el registro fósil de los perisodáctilos lofiodontidos de la península ibérica, conocer mejor las comunidades faunísticas de los depósitos deltaicos del Eoceno de Sobrarbe.

Tabla 3: Macrovertebrados del Eoceno más representativos de la Comarca de Sobrarbe.

Sauropsida	Testudines	Pleurodira	<i>Eocnochelus eremberti</i>	Eoceno medio	Perez-García et al. (2021)
			<i>Neochelys cf. salmanticensis</i>	Eoceno medio	Perez-García et al. (2013)
		Cryptodira	<i>Allaeochelys</i> sp.	Eoceno medio	Perez-García et al. (2013)
			<i>Trionyx</i> sp.	Eoceno medio	Perez-García et al. (2013)
			Testudinidae indet.	Eoceno medio	Perez-García et al. (2013)
	Crocodylia		Cocodrilo de Ordesa Vio	Eoceno inferior	Sin publicar formalmente
		Gavialoidea	Tomistominae indet.	Eoceno medio	Díaz-Berenguer (2020)
		Crocodyloidea	<i>Asiatosuchus</i> sp.	Eoceno medio	Díaz-Berenguer (2020)
		Alligatorioidea	cf. <i>Diplocynodon</i>	Eoceno medio	Díaz-Berenguer (2020)
Veterovata			Testudoolithidae indet.	Eoceno medio	Moreno-Azanza et al. (2021)
Mammalia	Carnivora		<i>Urusus spelaeus</i>	Pleistoceno	Torres et al. (1998)
	Sirenia		<i>Sobrarbesiren cardieli</i>	Eoceno medio	Díaz-Berenguer et al. (2018a)
	Perissodactyla		Lophiodontidae indet.	Eoceno medio	Este trabajo



Figura 3: A: Mandíbula de lofiodontido (MPZ 2024/310) en el momento de su descubrimiento, B: Mandíbula en el proceso de excavación. C: Yacimiento Casa Monclús 3 (M3) indicado con una flecha roja, a su lado la Dra. Ainara Badiola. Fotografías proporcionadas por la Dra. Ester Díaz Berenguer.

2. Hipótesis y objetivos

Las hipótesis iniciales que se plantean en este trabajo fin de máster son:

- 1- El yacimiento Casa Monclús 3 se encuentra en materiales deltaicos de la Fm. Sobrarbe.
- 2- La mandíbula de perisodáctilo (MPZ 2024/310) encontrada en el yacimiento Casa Monclús 3 (Comarca de Sobrarbe, Huesca) pertenece a una especie nueva de perisodáctilo de la familia Lophiodontidae.

Para la confirmación o descarte de estas hipótesis los objetivos concretos planteados en este trabajo son:

- 1- Ubicar estratigráficamente el yacimiento Casa Monclús 3 para su localización estratigráfica en la Fm. Sobrarbe.
- 2- Realizar un estudio sistemático de la mandíbula para su clasificación y ampliar el conocimiento de las faunas de lofiodontidos de Europa y la península ibérica.

3. Marco geográfico y geológico

El yacimiento paleontológico Casa Monclús 3 (M3) se encuentra al oeste de la localidad de Mediano dentro del término municipal de Aínsa-Sobrarbe, Comarca de Sobrarbe, Huesca, noreste de España.

Geológicamente el yacimiento M3 se encuentra en la cuenca de Aínsa, una pequeña cuenca sintectónica de *foredeep* ubicada al suroeste de la Unidad Surpirenaica Central en la Zona Surpirenaica (Dreyer et al., 1999; Mochales et al., 2012) (Figura 4). La cuenca de Aínsa tiene un tamaño aproximado de 25 km de ancho por 40 km de largo y se encuentra limitada por dos anticlinales: el de Boltaña al oeste y el de Mediano al este, ambos dirección N-S (Dreyer et al., 1999; Mochales et al., 2012).

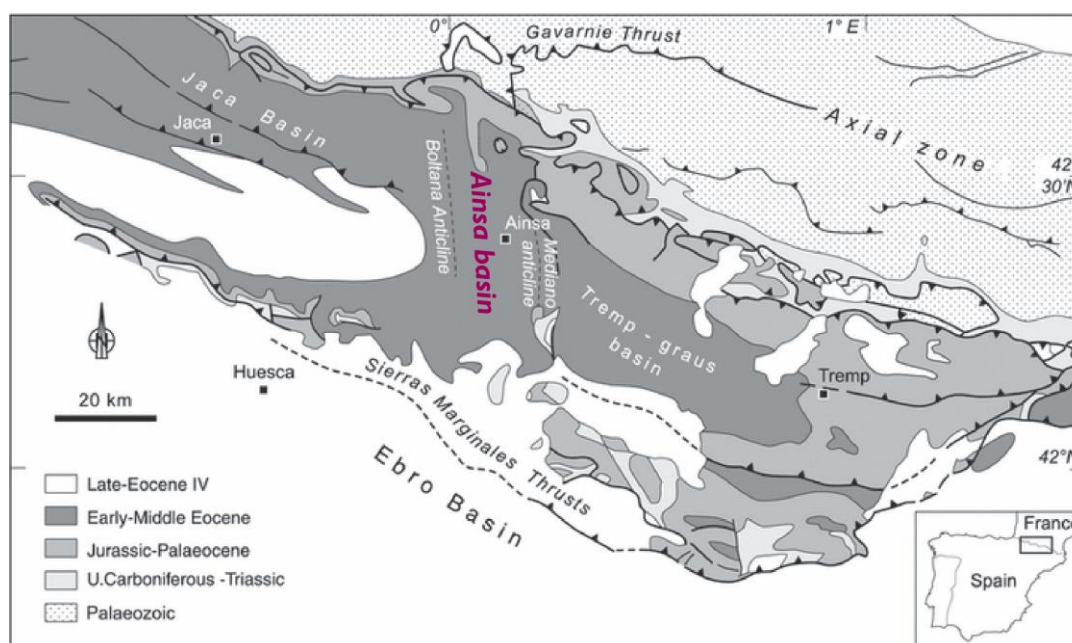


Figura 4: Mapa geológico simplificado de la Zona Surpirenaica con la localización de la cuenca de Aínsa (Callot et al., 2009).

Durante el Eoceno la cuenca de Aínsa formaba parte de un estrecho y profundo golfo, entre la península ibérica y Europa, abierto al Océano Atlántico y delimitado por relieves asociados al orógeno pirenaico. A finales del Ypresiense comenzó la fragmentación de la cuenca Surpirenaica dividiéndola en dos: al oeste la cuenca de Jaca-Pamplona y al este la cuenca Surpirenaica oriental (Barnolas y Gil Peña, 2001). La cuenca eocena de Aínsa representa la parte más oriental de la cuenca de Jaca-Pamplona (Dreyer et al., 1999).

Los sedimentos del Eoceno en la cuenca de Aínsa abarcan desde el Ypresiense (Eoceno inferior) hasta el Priaboniense (Eoceno superior) y forman un paquete de 5 km

de espesor (Dreyer et al., 1999). En el Luteciense (Eoceno medio) se emplaza en la cuenca el Complejo Deltaico de Sobrarbe (CDS de aquí en adelante). La sedimentación en esta época evolucionó desde depósitos de rampa distal carbonatada y abanicos marinos profundos (Formación San Vicente; Van Lunsen, 1970), a ambientes marinos someros (Formación Sobrarbe; De Federico, 1981) seguido de una regresión (Formación Escanilla; Garrido-Mejías, 1968) (Dreyer et al., 1999) (Figura 5). A lo largo de su desarrollo el delta progradó hacia el NNW (Dreyer et al., 1999).

Según Dreyer y colaboradores (1999), considerando las relaciones genéticas y las interdigitaciones, el CDS está formado por una sucesión compuesta por el techo de la Fm. San Vicente, seguido de la Fm. Sobrarbe y parte del Miembro Mondot de la Fm. Escanilla. El CDS está compuesto por varias secuencias transgresivo-regresivas, las cuales conducen a una regresión global y al desarrollo de ambientes continentales por encima de esta unidad (Dreyer et al., 1999). El modelo sintetizado de la evolución del CDS lo componen las facies margosas de plataforma y las turbiditas de la Fm. San Vicente, las facies de llanura y frente deltaico de la Fm. Sobrarbe y, por último, las facies de llanura aluvial de la Fm. Escanilla (Dreyer et al., 1999).

El material estudiado en el yacimiento M3 proviene de la Fm. Sobrarbe, (Díaz-Berenguer et al., 2021). De manera sintética, el tramo basal de la formación se compone de areniscas masivas arcillosas y carbonatadas con bioclastos y bancos de *nummulites*, interpretados como depósitos de frente deltaico, y areniscas de grano grueso con laminación de paralela a oblicua, interpretadas como barras de desembocadura; mientras que a techo, la unidad se compone de una alternancia de margas y limos grises y marrones con areniscas bioturbadas, interpretadas como facies de llanura deltaica (Razin et al., 2008).

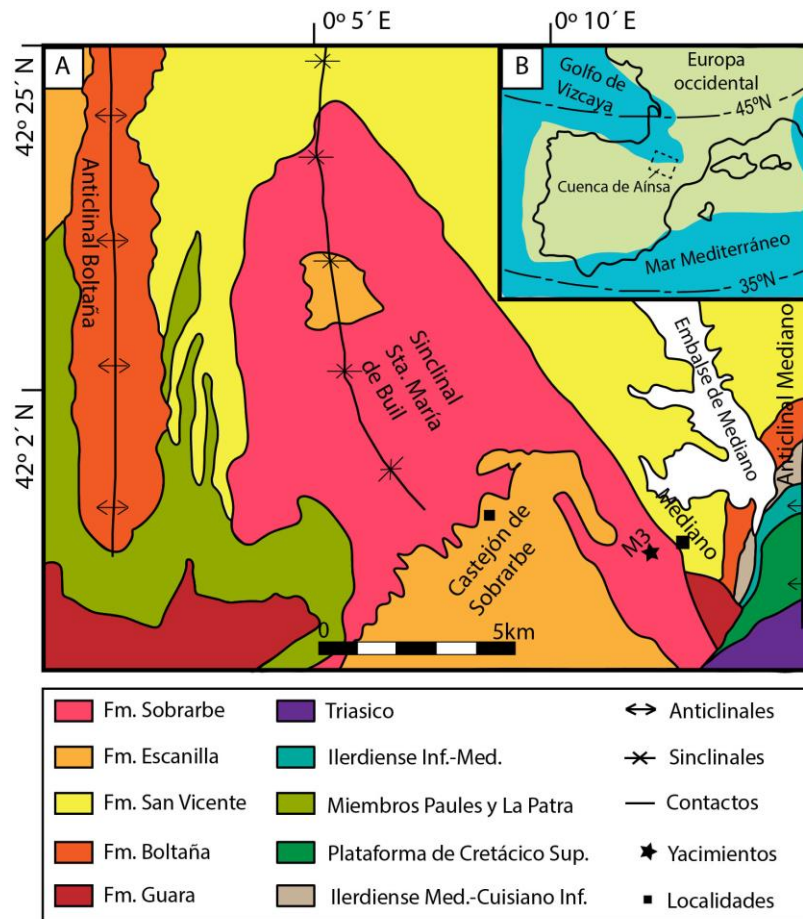


Figura 5: Localización geográfica y geológica del yacimiento paleontológico Casa Monclús 3 (M3). A: Mapa geológico de la cuenca de Aínsa con la localización del yacimiento M3. B: Mapa paleogeográfico de la península ibérica durante el Luteciense. Modificada de Moreno-Azanza et al. (2021).

4. Material y metodología

4.1. Material de estudio

El material objeto de este estudio es una mandíbula de mamífero perisodáctilo de talla grande (MPZ 2024/310; Fig. 14), recuperada en el yacimiento Casa Monclús 3 (Comarca de Sobrarbe, Huesca), en los depósitos paleógenos de la Fm. Sobrarbe de la cuenca de Aínsa (véase más detalles en el Marco geográfico y geológico). El ejemplar conserva las dos hemimandíbulas con las series completas (excepto el p2 izquierdo), algunos dientes anteriores (dos incisivos derechos), junto con los alveolos de los incisivos restantes y los caninos, y la sínfisis, aunque fracturada. En ambas la rama ascendente está fragmentada, pero casi completa, conservando ambos procesos coronoides. Se trata de un material inédito que se estudia por primera vez en el presente

trabajo. El ejemplar está depositado en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza (MCNUZ).

4.2. Metodología

4.2.1. Trabajo de campo

Levantamiento de la columna estratigráfica:

La localización geográfica y geológica general del yacimiento Casa Monclús 3 (M3) se ha mencionado en algunos trabajos (Informe de actuación paleontológica 128/2018; Díaz-Berenguer, 2020), pero hasta el momento no se había levantado la columna estratigráfica del afloramiento en el que se localiza este yacimiento para conocer su situación dentro de la Fm. Sobrarbe.

Para el levantamiento de la columna estratigráfica se ha seguido la siguiente metodología:

- Revisión de la bibliografía existente sobre el marco geológico de la cuenca de Aínsa, en general, y de las formaciones que componen el Complejo Deltaico de Sobrarbe, en particular. Para el estudio de la geología de la cuenca de Aínsa se han consultado, entre otros, los trabajos de Dreyer et al. (1999), Barnolas y Gil-Peña (2001) y Mochales et al. (2012), siendo el primero el más utilizado. Además, se han consultado trabajos sobre las formaciones San Vicente, Sobrarbe y Escanilla. Principalmente la Fm. Sobrarbe, por ser la unidad estratigráfica donde se encontró el fósil estudiado, y las formaciones restantes por ser las unidades entre las cuales se encuentra la Fm. Sobrarbe.

- Estudio del mapa geológico y la foto aérea para localizar y contextualizar los materiales en los que se ha encontrado el fósil y preparar el trabajo de campo. Éste último ha estado centrado, en el levantamiento de la columna estratigráfica para situar el yacimiento M3 en la misma. Antes de desplazarse al campo, se han consultado, por un lado, el visor Sigpac (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación) y, por otro lado, los mapas geológicos (Hoja nº 250-Grauss de MAGNA 1:50.000 y el mapa geológico continuo de España 1:50.000; igme.maps.arcgis.com IGME_Geode_50) (Robador, 1994 y Robador et al., 2024), junto con el visor Geoveo del IGME (Instituto Geológico y Minero de España) para estudiar la zona y localizar los materiales en los que se encuentra incluido el yacimiento M3 (Figura 6).

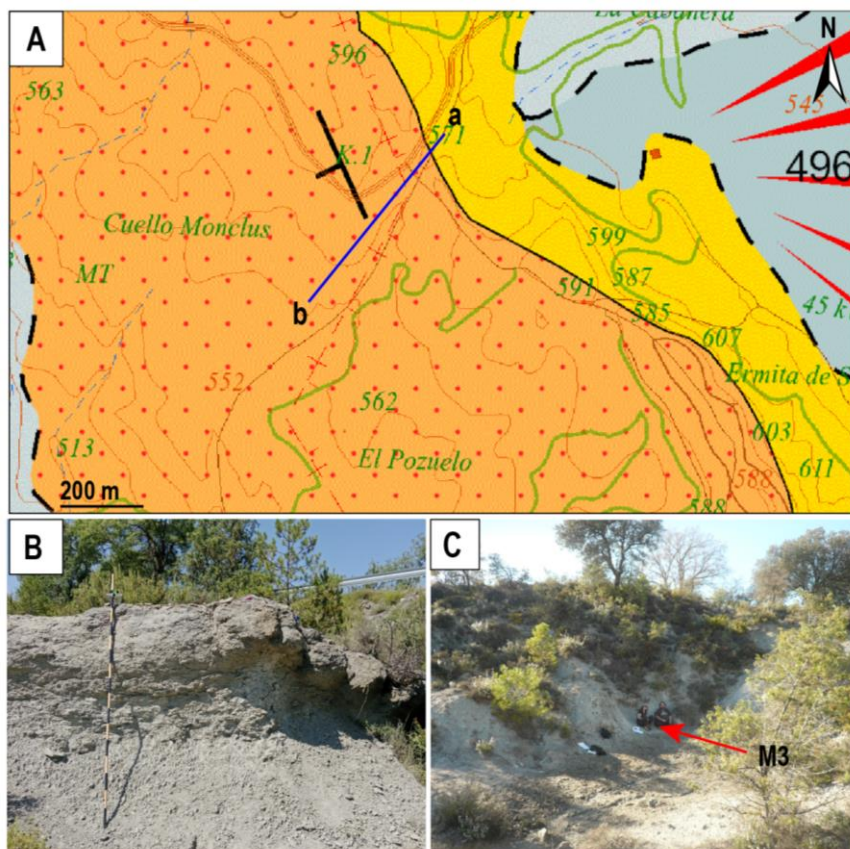


Figura 6: A) Mapa geológico (Visor Geoveo) con el recorrido seguido para el levantamiento de la columna estratigráfica marcado con una línea azul. La letra a) marca la base de la sección y la letra b) el techo; B) uno de los niveles de calizas y margas con nummulites de la sección; y C) Fotografía del yacimiento M3. Con una flecha roja se indica la zona donde se encontró la mandíbula estudiada en este trabajo.

- *In situ* en el campo, se ha levantado una columna estratigráfica de 48 metros. Para ello se ha seguido un recorrido paralelo a la pista de tierra cercana al yacimiento (Figura 6, A). Se han utilizado una brújula para medir la dirección y el buzamiento de los estratos y una vara de Jacob para medir sus potencias. El martillo y la lupa también han sido indispensables para determinar la litología de las rocas aflorantes.

4.2.2. Trabajo de laboratorio

Preparación del ejemplar

El nivel fosilífero se encuentra cerca del suelo y debido a las numerosas raíces que rodeaban el fósil, éste fue trasladado al laboratorio engasado en un bloque. Las labores de extracción del fósil y su preparación fueron realizadas por la Dra. Ainara Badiola. Primero se procedió a la retirada del engasado de la pieza. La matriz sedimentaria que cubría el fósil se retiró con la ayuda de punzones de madera y cepillos que fueron

constantemente mojados con agua y/o acetona. Fue necesaria también la utilización de tijeras para cortar las numerosas raíces que contenía el sedimento y el fósil, principalmente entre las fracturas, y su posterior limpieza, consolidación y unión de las partes fracturadas por las raíces. Con la ayuda de un algodón con acetona se retiró el barro para dejar la superficie ósea limpia. La zona ósea descubierta se roció con consolidante Paraloid B-72, con base de acetona concentrado al 5%, para estabilizarlo y evitar su fractura durante la manipulación. Para el pegado de algunos de los fragmentos se utilizó Paraloid B-72 con base de acetona concentrado al 30% y la ayuda de un punzón de madera. Durante todo el proceso, se realizaron fotografías para controlar la posición de la pieza y no perder información tafonómica de interés.

La limpieza del sedimento que aún se apreciaba entre las fracturas y que contenía la dentición, impidiendo ver con claridad la morfología oclusal de los dientes, se ha realizado este año por la autora de este trabajo, bajo la supervisión de la Dra. Ester Díaz-Berenguer (Figura 7). La preparación de la mandíbula aún no ha terminado, pero se ha realizado la limpieza necesaria de la dentición y de algunas partes de la mandíbula para el correcto avance de este trabajo.



Figura 7: Proceso de limpieza de la pieza y resultados finales.

4.2.3. Trabajo de gabinete

Estudio de la columna estratigráfica:

Se han analizado los datos obtenidos en el campo y se han identificado y descrito diferentes intervalos atendiendo a asociaciones de facies. Para la interpretación de las

mismas se han utilizado principalmente los trabajos de Dreyer et al. (1999) y Moreno-Azanza et al. (2021). La columna estratigráfica se ha editado con el software Adobe Illustrator 2019.

Estudio sistemático:

Para la identificación taxonómica del fósil se ha consultado la bibliografía existente sobre los perisodáctilos del Eoceno de Europa, en general, y de lofiodontidos, en particular. Para el material comparativo, además de las descripciones e ilustraciones de los trabajos científicos, se ha contado con el material fotográfico de algunos de estos mamíferos (*Lophiodon tapirotherium*, *Lophiodon* cf. *tapirotherium*, *Lophiodon sanmoralense*, *Paralophiodon* aff. *isselense*) depositados en distintos museos y universidades europeas, proporcionado por la Dra. Ainara Badiola. Un listado detallado de las ejemplares y especies consultados, así como el lugar de depósito del material, se detalla en las Tablas 1 y 2.

La propuesta sistemática que se sigue en este trabajo para la clasificación de los perisodáctilos lofiodontidos es la de Hooker (1989), que se ratifica más tarde en Hooker (2005 y referencias). Este autor incluye a la familia Lophiodontidae dentro del infraorden Ancylopoda y del suborden Tapiromorpha. Este es el resultado también en algunos de los últimos estudios filogenéticos (Vautrin et al., 2021). Dentro de los lofiodontidos se incluyen cinco géneros, *Lophiaspis*, *Lophiodon*, *Atalonodon*, *Paralophiodon* y *Eolophiodon* (véanse más detalles en las Tablas 1 y 2). Del género *Atalonodon*, representado por sola una especie, se sabe muy poco, y el género *Paralophiodon* está siendo objeto de crítica en los últimos trabajos filogenéticos realizados que sugieren una revisión del mismo (Robinet et al., 2015; Vautrin et al., 2021). En este trabajo se han tenido en cuenta los cinco géneros y las especies que se reconocen en los últimos trabajos, descartando las que entraron en sinonimia como, por ejemplo, algunas especies del género *Lophiodon* (e.g., *L. sardus* se asignó a *L. occitanicus*) o las que están escasamente documentadas (e.g., *L. glandicus* y *P. compactus*). Véanse más detalles en Cuesta (1991: pags. 62, 71 y 73).

El estudio sistemático de la pieza se ha realizado mediante la descripción osteológica de la mandíbula y de la dentición, basada en las observaciones hechas en el propio fósil.

Antes del estudio sistemático, en primer lugar, se han identificado en la mandíbula estudiada cada tipo de diente que aparece en las hileras dentarias de los mamíferos (los

incisivos, el canino, y los premolares y molares) y se ha consultado la fórmula dentaria de los perisodáctilos lofiodontidos. En la dentición de los mamíferos se utilizan las abreviaturas M y m para referirnos a los molares superiores e inferiores, respectivamente. De la misma forma, I e i para los incisivos, y P y p para los premolares, refiriéndose las letras mayúsculas a los dientes superiores y las minúsculas a los inferiores. En este trabajo se ha estudiado únicamente dentición inferior, por lo que las abreviaturas con las mayúsculas no se han utilizado. Los números que acompañan a estas letras indican la posición de los dientes en la serie dental. Así, m1 corresponde al primer molar inferior y P3 al tercer premolar superior. En la Figura 8 se exponen las series dentarias yugales de un mamífero lofiodontido.

El siguiente paso ha sido estudiar las partes anatómicas (cúspides, crestas, estilos, cíngulos, etc.) de los dientes de perisodáctilos eocenos, en general, y de lofiodontidos, en particular, siguiendo la nomenclatura dentaria específica que aparece en la bibliografía (e.g., Cuesta, 1991; Vautrin et al., 2021) (Figuras 9 y 10). Los nombres de los músculos y partes óseas de la mandíbula que se mencionan en este trabajo, se basan en las descripciones de animales actuales incluidas en el Atlas de Anatomía de Barone (1976) y en trabajos específicos sobre lofiodontidos (e.g., Robinet et al., 2015). A continuación, se han consultado las descripciones de los diferentes géneros y especies de lofiodontidos, que junto con la nomenclatura consultada (véanse detalles en las Figuras 9 y 10), se ha procedido a la identificación de las distintas partes anatómicas y caracteres morfológicos en la pieza de estudio y se ha comenzado con la descripción de la misma.

Se han tomado también medidas en la dentición y en la mandíbula, siguiendo la metodología observada en algunos trabajos de mamíferos y/o lofiodontidos del Eoceno (e.g., Hooker, 1986: 54; Vautrin et al., 2019: 53 fig. 1, 56 tabla 3) (Figuras 11 y 12). Las medidas se tomaron con un calibre digital Mitutoyo Absolute Digimatic. Se han anotado las medidas de la longitud (L) y anchura (W) máximas en los premolares y también la anchura del lóbulo anterior (W1) y posterior (W2) de los molares m1 y m2, y del hipoconúlido (W3) del m3 (Figura 11). Las medidas que se han podido tomar en la mandíbula han sido la longitud del diastema postcanino (DL), la altura del proceso coronoides (CPH), la altura del proceso ascendente (APH) y la altura del cuerpo mandibular (DH y m3H) (Figura 12).

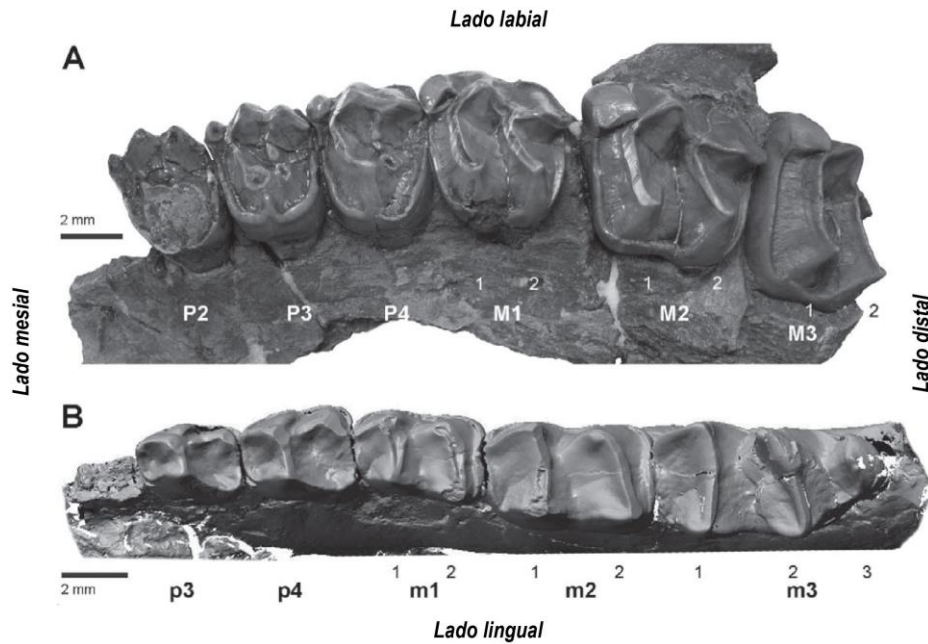


Figura 8: Vistas oclusales de las series yugales superior (A) e inferior (B) del lofiodóntido *Lophiodon lauriciense*. Modificada de Koeniqswald (2014).

El índice de molarización de los premolares (PMI) se ha obtenido mediante la siguiente fórmula: $PMI = (Lp2-p4/Lm1-m3) * 100$ (Franzen, 1968), que relaciona la longitud de la serie premolar con la longitud de la serie molar. Cuanto más alto es el valor del índice mayor es el desarrollo de los premolares y mayor grado de molarización muestran los premolares. La estimación de la masa corporal se ha obtenido siguiendo la fórmula de Legendre (1986): $Ln X = a Ln Y + Ln b$, donde X es la masa corporal en gramos, Y el área de la corona del m1 (L x W máximos) y a (1,564) y Ln b (3,267) corresponden a constantes utilizados por Legendre (1986) para los perisodáctilos y artiodáctilos. Los resultados reflejados en las Tablas 6 y 7 se han multiplicado por 100 para indicar la masa corporal en kilogramos.

Los datos biométricos del espécimen estudiado y de otros lofiodóntidos obtenidos a partir de las fuentes bibliográficas, se han procesado para obtener gráficos y tablas que se han realizado con el software Microsoft Excel. Cuando se han tenido disponibles los datos, se han tenido en cuenta los valores mínimos, máximos y el promedio, para conocer la variación intraespecífica de cada especie. De los especímenes que no presentaban las series yugales completas, las longitudes de las series yugales en esa especie se ha obtenido haciendo la suma de los dientes aislados de esa serie (véanse detalles en las Tablas 6 y 7). En el caso contrario, en los especímenes que se conocían

las series yugales completas, se ha podido medir la longitud de esa serie y esta medida se ha indicado con un asterisco.

Para realizar o editar las figuras propias a lo largo de todo el trabajo se ha utilizado el software libre GIMP y el software Adobe Illustrator 2019.

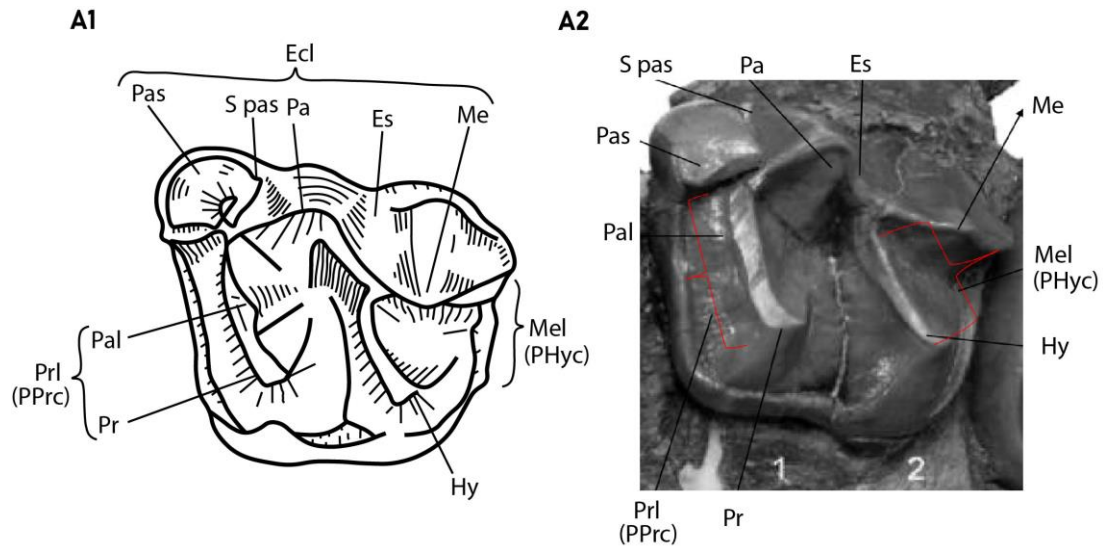


Figura 9: Nomenclatura dentaria de los molares superiores en los perisodáctilos del grupo de los lofiodontidos. A1: dibujo de un m1 o m2 izquierdo (Cuesta, 1991). A2: Fotografía del m2 izquierdo de *Lophiodon lauriciense* (modificado de Koeniqswald, 2014: fig. 4). Abreviaturas: **Ecl**, ectolof; **Es**, mesostilo; **Hy**, hipocono; **Me**, metacono; **Mel**, metalof; **Pal**, paracónulo; **Pas**, Parastilo; **PHyc**, Prehipocrista; **Pr**, protocono; **Prl**, protolof; **PPrc**, preparacrista; y **S pas**, surco parastílico.

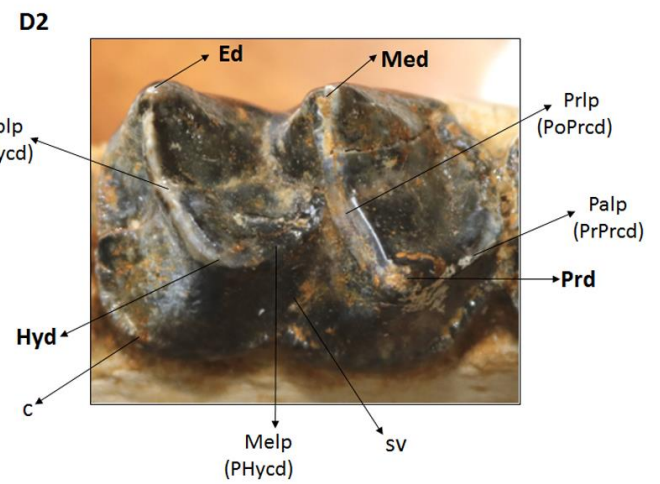
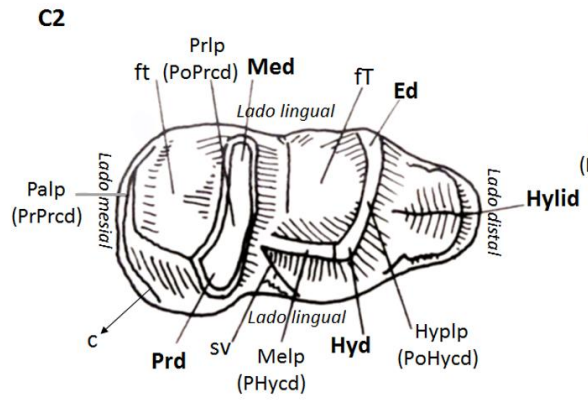
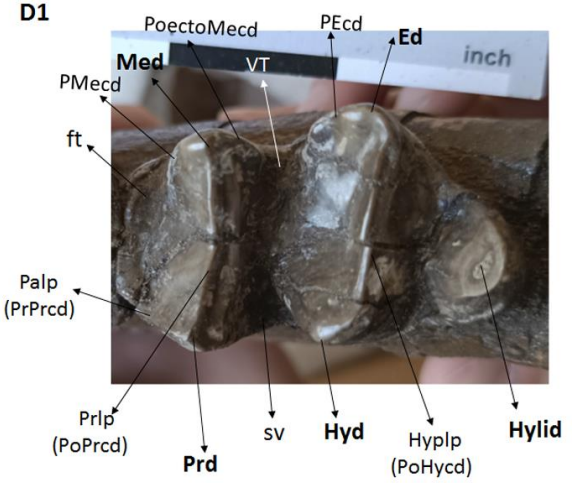
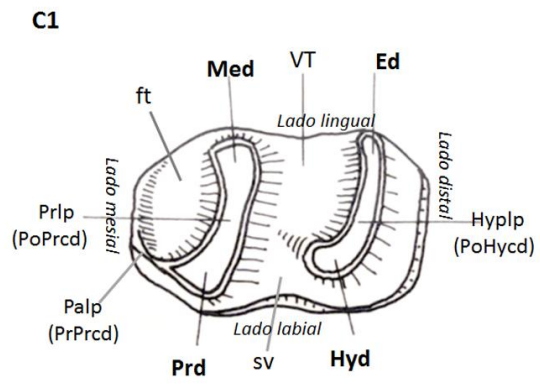
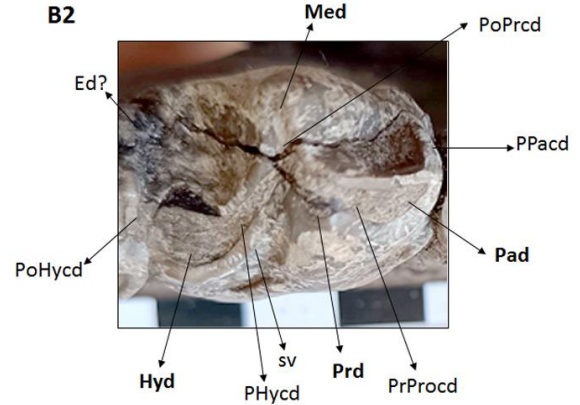
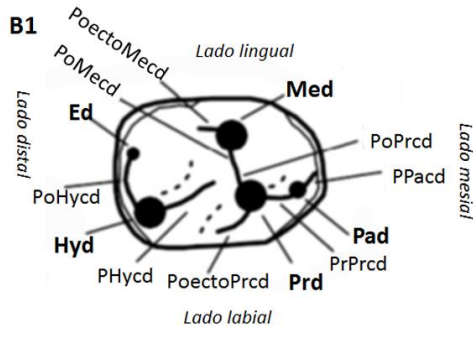
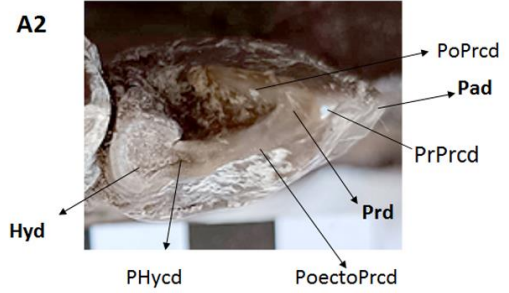
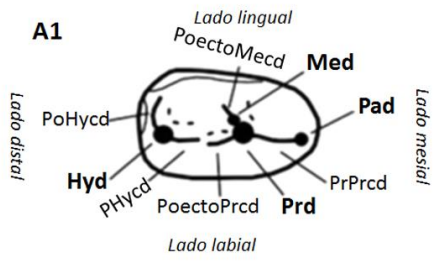


Figura 10: Nomenclatura dentaria inferior en los perisodáctilos del grupo de los lofiodontidos. A-B: premolares y C-D: molares. A1: dibujo de un p2 derecho (modificado de Vautrin et al., 2021: fig. 2C). A2: Fotografía del p2 derecho del lofiodontido estudiado. B1: dibujo de un p3 o p4 derecho (modificado de Vautrin et al., 2021: fig. 2D). B2: fotografía de un p3 derecho del lofiodontido estudiado. C1: dibujo de un m1 o m2 izquierdo de *Lophiodon* (modificado de Cuesta, 1991: fig. III, F); C2: dibujo de un m3 izquierdo de un *Paralophiodon* (modificado de Cuesta, 1991: fig. III, G). D1: fotografía de un m3 izquierdo del lofiodontido estudiado. D2: fotografía de un m2 derecho de *Paralophiodon* aff. *isselense* (STUS 9292) de Casaseca de Campean (cuenca del Duero). Fotografía: A. Badiola. Abreviaturas: **c**, cíngulo; **Ed**, entocónido; **ft**, fosa trigonidiana; **ft**, fosa talonidiana; **Hyd**, hipocónido; **Hyld**, hipoconúlido; **Hyplp**, hipolófido; **Med**, metacónido; **Melp**, metalófido; **Pad**, paracónido; **Palp**, paralófido; **PEcd**, Preentocrístida; **PHycd**, prehipocrístida; **PMecd**, premetacrístida; **PoectoMeecd**, postectometacrístida; **PoectoPrctd**, postectoprotocrístida; **PoHycd**, posthipocrístida; **PoMeecd**, postmetacrístida; **PoPrctd**, postprotocrístida; **PPacd**, preparacrístida; **Prd**, protocónido; **Prlp**, protolófido; **PrPrctd**, preprotocrístida; **sv**, surco vestibular; y **VT**, valle talonidiano.

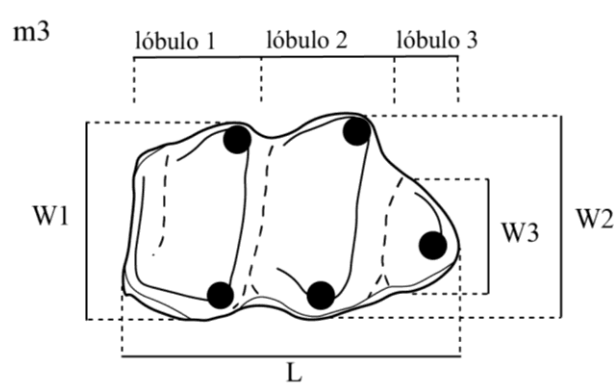


Figura 11: Toma de medidas en m3, L longitud máxima, W1 anchura máxima del primer lóbulo, W2 anchura máxima del segundo lóbulo y W3 anchura máxima del tercer lóbulo.

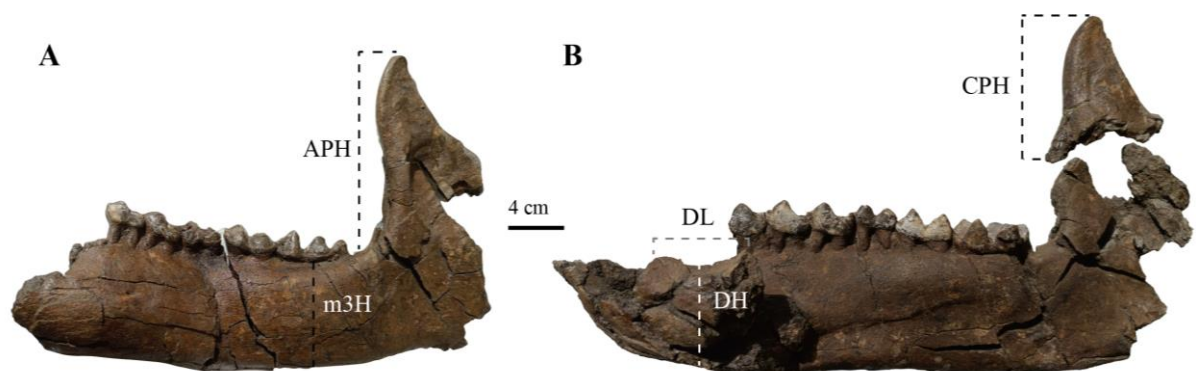


Figura 12: Toma de medidas en las dos hemimandíbulas estudiadas (MPZ 2024/310). A: Vista labial de la hemimandíbula izquierda. B: Vista lingual de la hemimandíbula derecha y labial de la parte anterior de la hemimandíbula izquierda. Abreviaturas: **APH**, altura del proceso ascendente; **CPH**, altura del proceso

coronoides; **DH**, altura del cuerpo mandibular bajo el diastema postcanino; **DL**, longitud del diastema postcanino; y **m3H**, altura del cuerpo mandibular bajo el m3. Medidas basadas en Vautrin et al. (2019).

Escala biocronológica:

En este trabajo se ha utilizado la última tabla cronoestratigráfica internacional o ICC (International Chart del año 2023) para la consulta de las edades geológicas (e.g., Speijer et al., 2020). Para las dataciones relativas de los depósitos continentales del Paleógeno, se ha desarrollado escalas biocronológicas de mamíferos específicas para Europa, las denominadas edades ELMA (European Large Mammalian Ages). En el Eoceno se distinguen las edades Neustriense, Grauviense, Geiseltaliense, Robiaciense y Headoniense, que están correlacionadas con los pisos marinos Ypresiense, Luteciense, Bartonense y Priabonense, respectivamente. Desde un punto de vista bioestratigráfico, para la correlación de la fauna de mamíferos, se han definido los niveles de referencia del Paleógeno o MP (Mammal Paleogene, MP) (Schmidt-Kittler, 1987, actualizado en Aguilar et al., 1997), que están calibrados con las edades de mamíferos ELMA de Europa y la Tabla Cronoestratigráfica Internacional (Vandenberghe et al., 2012: fig.28.10) (véase la Figura 2 en el subapartado 1.1.1. de la Introducción).

5. Resultados y discusión

5.1. Columna estratigráfica del yacimiento Casa Monclús 3

5.1.1. Descripción

La columna estratigráfica de Casa Monclús 3 (M3) mide 48 m (Figura 13). La misma se ha realizado en la parte inferior y media de la Formación Sobrarbe (véase la Figura 6 del apartado de Material y Metodología). La dirección y el buzamiento de los estratos son N 170° E/20° WSW.

El primer intervalo del perfil levantado (**metros 0 a 11**) se compone de más de 11 metros de alternancia de calizas y margas grises que forman tres secuencias estratocrecientes. Las calizas son estratos decimétricos de packstone de *nummulites* sin estructuras sedimentarias y con base irregular. Las margas muestran laminación horizontal y abundantes *nummulites*. Además, tanto las calizas como las margas contienen abundantes fósiles de restos vegetales, bivalvos, gasterópodos, equinodermos e icnofósiles.

El segundo intervalo (**metros 11 a 26**) se compone de niveles de areniscas y niveles blandos parcialmente cubiertos. Las areniscas presentan base y techo irregulares, siendo algunos estratos canaliformes. Hacia techo las areniscas presentan estratificación cruzada y ripples, y algunas contienen nódulos duros muy cementados de tamaño centimétrico a decimétrico. Respecto al contenido fósil, los *nummulites* siguen presentes, pero en cantidades mucho menores que en el intervalo anterior. Los restos vegetales (de tamaño aproximado de 1 mm), por el contrario, se hacen más abundantes hacia techo del intervalo.

El tercer intervalo (**metros 26 a 31**) está formado por areniscas con laminación horizontal, y bivalvos y gasterópodos de tamaño inferior a 1 cm. Se observan acumulaciones aisladas de clastos de cuarzo de alrededor de 5 mm. La parte superior se compone de areniscas con estratificación cruzada a techo. Destaca la abundante bioturbación, tanto horizontal como vertical, en algunos niveles en los que se observan también acumulaciones de tamaño centimétrico de arenas con coloración rojiza. Contienen bivalvos de pequeño tamaño y bioturbaciones.

El cuarto intervalo (**metros 31 a 39**) comienza con un paquete de lutitas arenosas de color gris con bivalvos, gasterópodos y bioturbaciones. Se observan lentejones de arena fina con restos de madera fósil y el paquete presenta laminación paralela. Las lutitas de tonalidad marrón aflorantes en el siguiente tramo alternan con niveles de arenisca de poco espesor, con laminación cruzada y ripples a techo. Se observan niveles ricos en ostreidos. Por encima aparece un nivel de arenisca de grano grueso con base erosiva y estratificación cruzada que lateralmente pasa a lutitas. Entre areniscas, aparece un paquete de limos de color gris oscuro de 1,5 m de potencia sin laminación, con cantos blandos naranjas de arena de grano medio y niveles milimétricos de carbón de escasa continuidad lateral. Presenta fósiles de mamíferos y testudinos.

El quinto y último intervalo (**metros 39 a 48**) está formado por una alternancia de lutitas grises y finos niveles de limos con laminación paralela, que finaliza en un nivel masivo de areniscas de grano medio con base irregular. Las lutitas dominan en la base de este intervalo y contienen un tramo de 1 metro rico en ostreidos de tamaño centimétrico.

El yacimiento Casa Monclús 3 se encuentra en la base del nivel de limos del intervalo 4. La mandíbula MPZ 2024/310 se encontró en el nivel de limos arenosos

oscuros, muy poco competentes, que contienen clastos blandos de color naranja y capas milimétricas de carbón.

5.1.2. Interpretación

La sucesión estratigráfica arriba descrita es característica de un ambiente deltaico. La secuencia en general es granodecreciente a partir del intervalo 3.

El primer intervalo formado por packstone de *nummulites* y margas ricas en *nummulites* corresponde a bancos de *nummulites*. Las calizas packstone son indicativas de ambientes energéticos. Las margas, en cambio, son indicadores de sedimentación en condiciones de baja energía. Esta asociación de facies indica cambios de energía bruscos, en los que las corrientes que forman las calizas packstone erosionan las margas subyacentes. Esta asociación de facies se corresponde con la FA 6 descrita por Dreyer y colaboradores (1999), que la interpretan como una zona de bajíos, en un área marina somera.

El siguiente intervalo compuesto de areniscas canaliformes y tabulares que forman una secuencia granodecreciente con bases y techos irregulares indican que las corrientes que sedimentan estas areniscas son energéticas y que tienen la capacidad para erosionar los sedimentos de los tramos cubiertos aparentemente menos competentes. Probablemente sean facies pertenecientes a los canales distributarios del frente deltaico.

El intervalo de areniscas con estructuras sedimentarias con abundante bioturbación y acumulaciones de arenas rojizas se interpretan como facies de frente deltaico. El grosor de los granos que forman las areniscas y las estructuras sedimentarias que muestran indican una alta energía de sedimentación. Los icnofósiles y fósiles marinos que presenta, junto con la asociación de facies descrita, indica influencia mareal. Estas observaciones coinciden con la descripción de la parte inferior de la FA 3 de Dreyer et al. (1999) interpretada como frente deltaico proximal.

El intervalo de lutitas con intercalación de areniscas y limos se interpreta como facies de transición a llanura deltaica. Las lutitas dominan en la base de este intervalo e indican condiciones de sedimentación de baja energía, en las que hay eventos de aporte de sedimentos más gruesos formando las areniscas. Los ripples de oleaje y las ostras indican un ambiente marino con lámina de agua. A techo del intervalo se encuentran los limos oscuros que contienen el yacimiento M3. El color oscuro es propio de un ambiente con poco drenaje dado por la acumulación de materia orgánica. Se interpreta

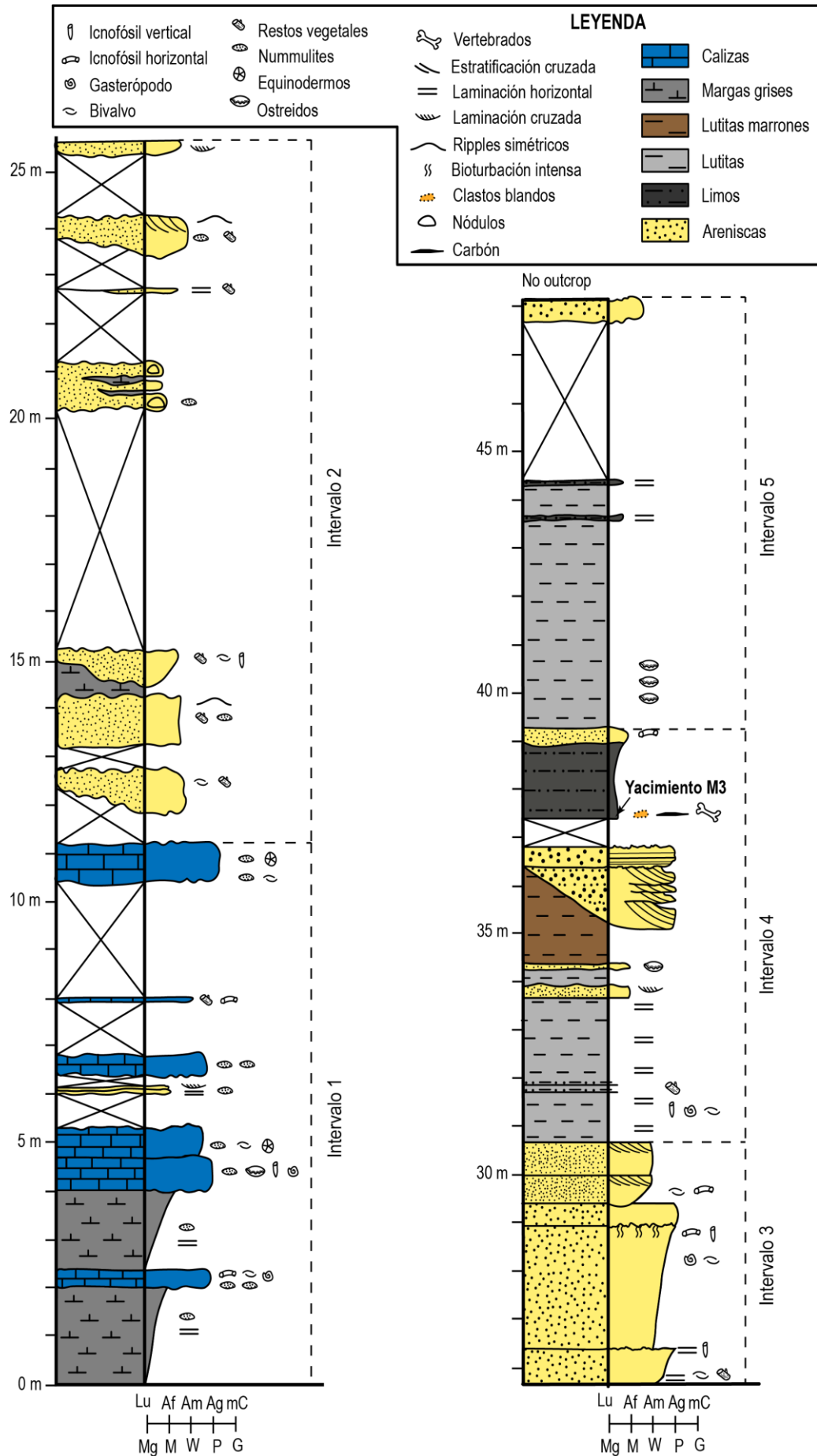


Figura 13: Columna estratigráfica de la sección del yacimiento Casa Monclús-3 (M3). Abreviaturas: **Af**, arenisca de grano fino; **Am**, arenisca de grano medio; **Ag**, arenisca de grano grueso; **G**, grainstone; **Lu**, lutita; **M**, mudstone; **mC**, microconglomerado; **Mg**, marga; **P**, packstone; y **W**, wackestone.

como un ambiente de energía baja poco drenado. La descripción de la parte superior de la FA 3 del trabajo de Dreyer y colaboradores (1999) es similar a esta y su interpretación es que forman parte de un área entre canales subaérea o subacuosa.

El intervalo de lutitas ricas en ostras y finos niveles de limos laminados indica una nueva profundización del área de depósito.

El tramo de limos del yacimiento Casa Monclús 3 (M3) probablemente correspondería a un área emergida entre canales. Aunque la mayoría de los vertebrados encontrados en la Fm. Sobrarbe son acuáticos o anfibios, no es de extrañar el hallazgo de la mandíbula de lofiodontido en este ambiente, ya que estos mamíferos habitaban zonas pantanosas (Smith et al., 2004).

5.2. Edad del yacimiento Casa Monclús 3

En los mapas del MAGNA, la cuenca de Aínsa se divide en cuatro hojas (Robador y Zamorano, 1991; Samsó et al., 2003, 2015; y Teixell et al., 1994) en las cuales la Fm. Sobrarbe aparece dividida en tres partes: inferior, media y superior, pero en cada una de las hojas se le asigna una edad diferente, que va desde el Luteciense medio al Bartonense. Lo mismo ocurre con el mapa geológico continuo de España 1:50.000 (Robador et al., 2024). Esto dificulta la asignación de la edad de los afloramientos con vertebrados encontrados en la Fm. Sobrarbe.

Según el trabajo de Díaz-Berenguer et al. (2021), todos los yacimientos de vertebrados de la Fm. Sobrarbe, incluido el de Castejón de Sobrarbe 41 (CS41), se sitúan en la parte superior de la Fm. Sobrarbe, cerca del contacto con la Fm. Escanilla. Según Mochales et al. (2012), basándose en datos magnetoestratigráficos correlacionados con biozonas de macroforaminíferos la Fm. Sobrarbe, CS41 tendría la edad de Luteciense medio (Eoceno medio) (Díaz-Berenguer, 2020). Se situaría en la biozona de macroforaminíferos SBZ15, cuya base se correlaciona con la parte superior del Cron normal 20 y su techo con la parte inferior del Cron inverso 19. Por lo tanto, el nivel de referencia de mamíferos del Paleógeno podría ser MP14 para el yacimiento CS41 (Véase la Figura 2 del subapartado 1.1.1. en Introducción).

No obstante, de acuerdo con la cartografía existente, el yacimiento Casa Monclús 3 no se situaría en la parte superior de la Fm. Sobrarbe, cerca del contacto con la Fm. Escanilla, sino en la parte media de la Fm. Sobrarbe, cerca de la parte inferior inferior. En la cuenca de Aínsa afloran bancos de *nummulites* de edades diferentes: uno del Luteciense medio y el otro, del Luteciense superior, cerca del contacto discordante con la Formación Escanilla (Dreyer et al., 1999). Este último aflora al norte de la cuenca en Santa Maria de Buil, a una decena de kilómetros al norte del área estudiada.

Según el estudio e interpretación de los datos geológicos realizados en este trabajo, el yacimiento M3 se localiza estratigráficamente por debajo del resto de yacimientos de vertebrados localizados en la Fm. Sobrarbe, por lo que su edad es anterior a la edad de CS41 y el resto de los afloramientos con vertebrados de esta formación. Para concretar la edad del yacimiento M3 es necesario realizar un estudio bioestratigráfico de los nummulites identificados en la sección estudiada. Los bancos de nummulites de la base podrían corresponder a los que Dreyer et al. (1999) sitúan en el Luteciense medio (Eoceno medio).

5.3. Paleontología sistemática

Orden PERISSODACTYLA Owen, 1848

Suborden TAPIROMORPHA Heackel, 1873

Infraorden ANCYLOPODA Cope, 1889

Familia LOPHIODONTIDAE Gill, 1872

Género tipo: *Lophiodon* Cuvier, 1822

Géneros incluidos: *Lophiaspis* Depéret, 1910, *Atalanodon* Dal Piaz, 1929, *Paralophiodon* Dedieu, 1977, *Eolophiodon* Robinet, Remy, Laurent, Danilo & Lihoreau, 2015.

Distribución: desde el Eoceno inferior (Neustriense, MP 7) hasta el final del Eoceno medio (Robiaciense, MP 16), Europa occidental.

Género *Lophiodon* Cuvier, 1822

Especie tipo: *Lophiodon tapiroides* Cuvier, 1812

Especies incluidas: *L. remense* Lemoine, 1878; *L. medium* Fischer, 1829; *L. baroensis* Checa, 1997; *L. corsaensis* Checa, 1997; *L. tapirotherium* Desmarest, 1822; *L. eygalayense* Labarrere y Montenat, 2011; *L. cuvieri* Watelet, 1864; *L. parisiense* Gervais, 1848-52; *L. rhinocerodes* Rüttimeyer, 1862; *L. sanmoralense* Cuesta, 1994; *L. thomasi* Deperet, 1906; *L. lautriciense* Noulet, 1851.

Distribución: Eoceno medio, desde el Ypresiense superior (Grauviense) al Bartonense (Robiaciense), MP10-MP16.

Diagnóstico del género (Fischer, 1964 según Cuesta, 1991): Lophiodontidae de talla media a grande. Fórmula dentaria 3-1-3-3. Diastema poscanino más o menos largo. Caninos muy robustos. Premolares más simples que los molares, mostrando ya en las especies más recientes una molarización parcial. Protocono de los premolares superiores con protofofo. Hipocono y metalofo cuando presentes mucho más débiles. Molares superiores con el metacono colocado lingualmente, extendido longitudinalmente y aplanado labialmente, con costilla del paracono saliente. Parastilo robusto, bien separado del protocono, no ascendiendo del cíngulo. Generalmente mesostilo en M1-3. La hinchazón del paraconulo muy poco marcada en el protofofo, apareciendo solo en el M1. Molares inferiores sin apenas cresta de conexión (metalófidio) entre los lófos transversales (hipolófidio y protolófidio). m3 con hipoconúlido robusto (véanse Figuras 9 y 10 en el apartado de Material y Metodología).

***Lophiodon* sp.**

Localidad y edad: Yacimiento Casa Monclús 3 (M3), Samitier, Comarca de Sobrarbe (Aragón, España). Cuenca de Aínsa, Formación Sobrarbe, Eoceno medio, Luteciense.

Material: MPZ 2024/310. Mandíbula con incisivos i1 e i2 derechos y las series p3-m3 izquierda y p2-m3 derecha. El resto de incisivos y los caninos están representados por sus alveolos.

5.3.1. Descripción

La mandíbula estudiada presenta algunas partes fracturadas y/o incompletas (Figura 14). En ambas hemimandíbulas la rama ascendente presenta varias fracturas y se han encontrado ambos procesos coronoides separados del resto de la rama ascendente. En la hemimandíbula izquierda ha sido posible colocar el proceso coronoides en su posición

anatómica, pero no en la derecha por su peor conservación. En ambas hemimandíbulas falta el proceso condilar y el extremo más distal de la incisura mandibular, y el ángulo mandibular está incompleto. No obstante, en la hemimandíbula izquierda se ha conservado la incisura vascular. El diastema poscanino está preservado (Tabla 4, Figura 14). Debido a los procesos tafonómicos, la hemimandíbula izquierda se encuentra torcida hacia la cara exterior, a la altura del m1. Excepto el p2 izquierdo, que sólo se conservan las raíces, están preservadas las series yugales y algunos incisivos (i1-i2 derechos) o alvéolos de estos dientes. Sin embargo, los dos alvéolos de los caninos son fragmentarios.

La sínfisis está deformada, pero es robusta, aparentemente rectilínea y bien desarrollada. Su extremo caudal llega al menos a la parte posterior del p2. Las ramas horizontales tienen el borde ventral plano. En su cara medial se observa una depresión en el cuerpo mandibular que indica una inserción muscular. Se trata de la línea milohioidea (Barone, 1976) (Figura 14). En la hemimandíbula izquierda se extiende desde la sínfisis hasta la parte posterior del m1 y se encuentra en la parte ventral de la rama, donde hay una grieta que corta su continuidad. En la hemimandíbula derecha abarca desde la sínfisis hasta la parte anterior del m3 y asciende por la rama hasta quedar a 30 mm del molar. El ejemplar presenta 3 forámenes mentonianos; uno en la parte mesial de la mandíbula, bajo el alveolo del canino izquierdo, el otro en la parte lateral de la hemimandíbula derecha en el lado ventral, debajo del p2, y el tercero en la cara lateral de la hemimandíbula izquierda, en la parte anterior del p4. El foramen mandibular se preserva en la cara medial de la hemimandíbula izquierda. El cuerpo mandibular aumenta de altura mesio-distalmente (véase DH y m3H de la Tabla 4 y Figura 14).

Los procesos ascendentes se encuentran separados del cuerpo mandibular. El eje del proceso ascendente de la mandíbula forma un ángulo aproximado de 90° con respecto a la rama horizontal. El proceso coronoides se acuña, acaba en una apófisis muy pequeña y puntiaguda, es estrecho latero-medialmente y corto mesio-distalmente. Tiene una altura de 109 mm y está verticalizado, y la apófisis se curva posteriormente.

La fórmula dentaria inferior es 3.1.3.3; es decir, cuenta con 3 incisivos, un canino, 3 premolares y 3 molares. Se preservan el i1 e i2 derechos. Los caninos y los i3 están solamente representados por sus alveolos y éstos están bastante deteriorados. Los

alveolos del i1 e i2 izquierdos son fragmentarios; se conserva su pared alveolar. Existe una marcada diferencia de tamaño entre los incisivos preservados. El i2 es claramente más grande que el i1. Su corona muestra una forma romboidal en vistas labial y lingual. Se observa una cúspide central alta, de la que descienden dos aristas o crestas cortantes hasta la base de la corona. El cingulo lingual está marcado, pero el labial está ausente (Figura 14).

La serie premolar está formada por tres premolares (p1 está ausente). Los premolares son dientes más pequeños que los molares y no son molariformes (Tabla 5; Figura 14). El talónido está más reducido que el trigónido, siendo esta característica más acentuada en el p2 que en los p3-p4. Debido a la deformación tafonómica en la hemimandíbula izquierda, los premolares están desplazados lingualmente respecto a los molares. El índice de molarización de los premolares (PMI) es de alrededor de un 66% (Tablas 6 y 7).

El **p2** únicamente está preservado en la hemimandíbula derecha (Figura 14). Se trata de un diente más pequeño que el p3 y p4, y su talónido está más reducido que en los premolares posteriores. Su contorno es ovalado en vista oclusal. El surco vestibular está débilmente marcado (Fig. 10, B1). Tiene un protocónido alto y puntiagudo, en una posición bastante adelantada en el trigónido, que ocupa la mayor parte de la corona. Del protocónido descienden dos crístidas; una anterior (la preprotocrístida), que desciende bruscamente y llega hasta el ángulo mesio-labial del diente, uniéndose con un pequeño cónido (paracónido), y otra posterior (formada por la postectoprotocrístida y prehipocrístida), que desciende hasta el borde disto-labial del diente y se une con una cúspide o cónido (el hipocónido). El hipocónido, aunque está desgastado, es más bajo y menos grueso que el protocónido. A la altura del talonido, en vista lingual, se observa una pequeña concavidad. El metacónido y el entocónido están ausentes. La fosa talonidiana es estrecha, pero está bastante marcada. Presenta cingulos labial y lingual completos, altos y bastante marcados.

El talónido del **p3** está más desarrollado que en el p2 y, por lo tanto, su contorno en vista oclusal es rectangular. El talónido es ligeramente más ancho que el trigónido (Tabla 5). En vista labial, se aprecia bien la separación entre el talónido y el trigónido y existe un incipiente del surco vestibular, pero no se trata de un diente molariforme. Están bien desarrollados el protocónido, paracónido, metacónido e hipocónido, pero el

entocónido es mucho más pequeño (Figuras 10, B2 y 14). El protocónido está desgastado y es ligeramente más bajo que el metacónido. Ambos son los cónidos más gruesos y altos de la corona y están unidos por una crístida (posprotocrístida) o lófido (protolófido) corto (en comparación con el de los molares) y desgastado. Del protocónido desciende una crístida (la preprotocrístida) desgastada hasta unirse con el paracónido, situado en el borde mesio-labial del diente. Se aprecia la crístida anterior del paracónido (la preparacrístida), que es cortante y desciende bruscamente hacia la cara lingual. El hipocónido es mucho más bajo que los cónidos anteriores, pero está bien desarrollado. Presenta una crístida anterior (la prehipocrístida) desgastada que se dirige hacia el trigónido, uniéndose con el protolófido (o la postprotocrístida). Están bien delimitadas las fosas trigonidiana y talonidiana. Ambas son más estrechas que en los molares. El cingulo labial es continuo, grueso, alto y marcado, mientras que el cingulo lingual es discontinuo, haciéndose visible en los extremos mesial y distal, y es más bajo y está menos marcado.

El **p4** es ligeramente más grande que el p3, pero muestra una morfología similar (Tabla 5; Figura 14). Su talónido es más grande que el del p3 y el entocónido, aunque sigue siendo el cónido más débil, está más desarrollado que en el p3. El entocónido está unido al hipocónido por un fino hipolófido (visible por su desgaste en la hemimandíbula derecha). La distancia entre el protocónido y el metacónido es mayor y, por lo tanto, la crístida que los une (la postprotocrístida) es más larga. Cingulo labial marcado, pero más débil en la cara lingual, sobre todo distalmente.

Los molares son braquiodontos y bilofodontos. En vista oclusal presentan un contorno rectangular y muestran el lóbulo posterior ligeramente más ancho que el anterior, principalmente en el m2 y m3 (Tabla 5). Se aprecian dos principales lófidios, el protolófido (la postprotocrístida en los premolares) y el hipolófido (la posthipocrístida en los premolares) dispuestos transversalmente (Figuras 10, D1 y 14). El metacónido y el protocónido están unidos por el protolófido y el hipocónido y el entocónido por el hipolofido. El protocónido y el hipocónido están adelantados respecto al metacónido y el entocónido y, por lo tanto, los lófidios transversales se disponen ligeramente oblicuos. En todos los molares el cingulo labial es continuo y prominente. Por el contrario, el cingulo lingual está ausente o es mucho más débil que en los premolares.

El **m1** es el diente más desgastado en ambas hemimandíbulas, sobre todo en la cara labial (Figura 14). Su tamaño es similar al del p4 (Tabla 5), con un contorno también rectangular, pero se trata de un diente más molarizado. A diferencia del m2 y el m3, en el m1 ambos lóbulos presentan un parecido desarrollo. Aunque los cónidos están bastante desgastados, el metacónido y el entocónido parecen más altos que el protocónido y el hipocónido. Debido al desgaste del diente, el valle talonidiano no se diferencia tan bien como en el m2 y m3.

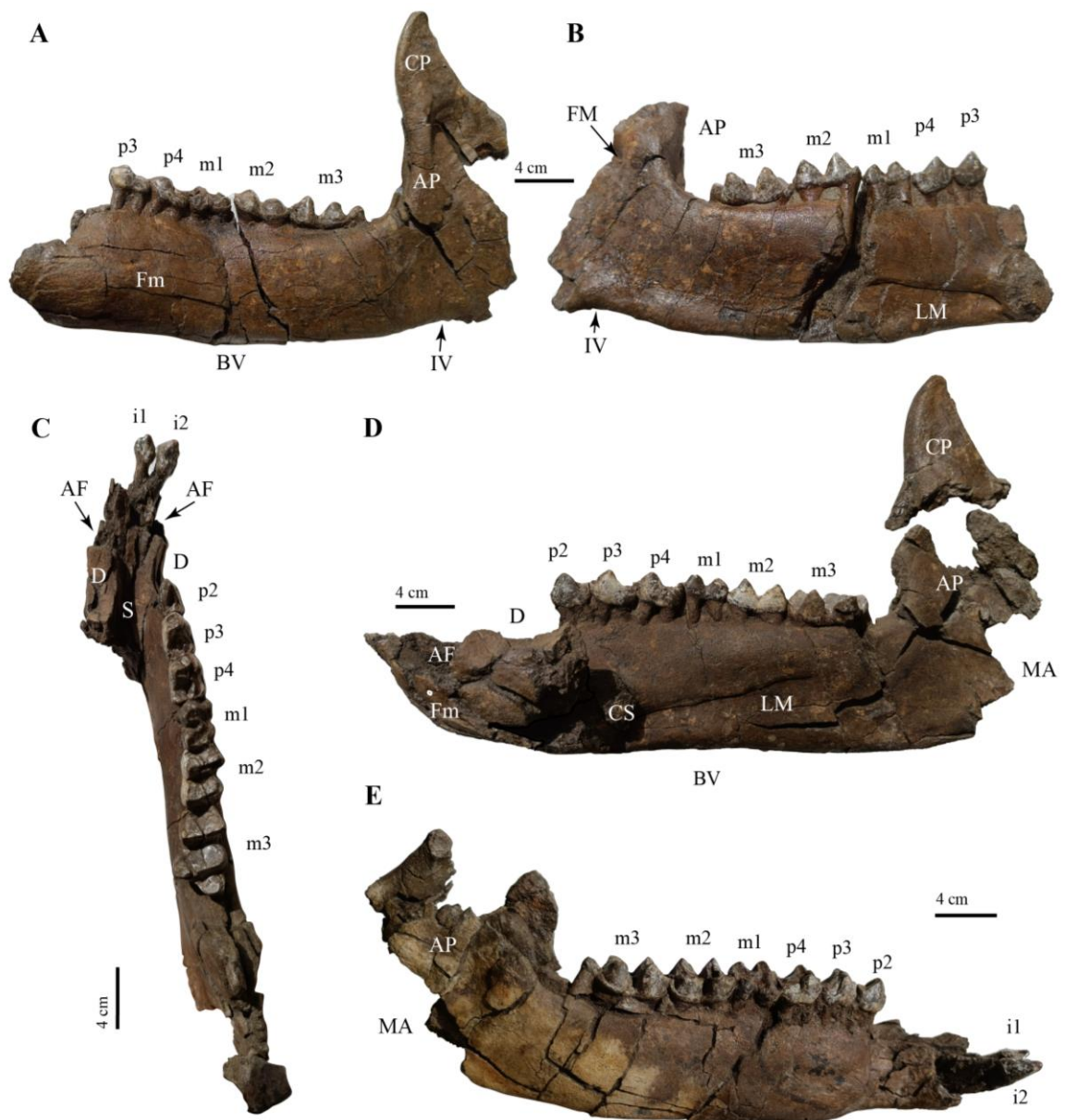


Figura 14: Mandíbula del perisodáctilo lofiodontido del yacimiento Casa Monclús 3 (cuena de Ainsa, Fm. Sobrarbe), Comarca de Sobrarbe (Huesca, España). **A-B**, hemimandíbula izquierda con la serie p2-

m3 en vistas labial (A) y lingual (B). **C-E**, hemimandíbula derecha con la serie c-p2-m3 y los incisivos i1-i2 y los alvéolos fragmentarios del resto de los dientes anteriores de las series derecha e izquierda, en vistas oclusal (C), lingual (D) y labial (E). Abreviaturas: **AF**, alveolos fragmentarios; **AP**, proceso ascendente; **BV**, borde ventral; **CP**, proceso coronoides; **CS**, extremo caudal de la sínfisis; **D**, diastema poscanino; **FM**, foramen mandibular; **Fm**, foramen mentoniano; **IV**, incisura vascular; **LM**, línea milohioidea; **MA**, ángulo mandibular; y **S**, sínfisis.

En el **m2** y el **m3**, el lóbulo posterior es algo más ancho que el anterior (Tabla 5). Estos dos últimos molares están menos desgastados, especialmente el m3, y se aprecia mejor la bilofodoncia (Figuras 10, D1 y 14). Los lófidios transversales, el protolófidio y el hipolófidio, son más delgados y/o cortantes. El protocónido y el hipocónido están adelantados respecto al metacónido y el entocónido, por lo que el protolófidio y el hipolófidio se disponen ligeramente oblicuos. El metacónido es más alto que el entocónido. En el m2, los cónidos labiales se encuentran más desgastados que los linguales. El metalófidio está ausente en los m2-m3. En el m2, entre el protolófidio y el hipolófidio se distingue bien un valle talonidiano, y la fosa trigonidiana es alargada transversalmente. El hipoconúlido del m3 está ligeramente desgastado. Aunque más estrecho que el lóbulo posterior, es ancho y alto, de contorno redondeado en vista oclusal, y se encuentra desplazado hacia la parte labial. Entre el hipolófidio y el protolófidio se encuentra el valle talonidiano, profundo, uniendo la cara lingual y la labial del diente. El valle entre el hipolófidio y el hipoconúlido es ligeramente más pequeño que el valle talonidiano, pero igualmente profundo y ancho. La fosa trigonidiana es alargada transversalmente como en el m2. En ambos molares (m2 y m3), existe un paralófidio (la preprotocrístida en los premolares) que desciende bruscamente desde el protocónido hacia la parte lingual de la corona, y una crístida anterior del entocónido (preentocrístida) y otra posterior del metacónido (postectometacrístida) incipientemente desarrolladas.

5.3.2. Discusión

Los caracteres morfológicos observados en el espécimen estudiado corresponden a los perisodáctilos tapiromorfos de la familia Lophiodontidae. La ausencia del metastílido en los molares inferiores es una de las sinapomorfias de los perisodáctilos tapiromorfos (Holbrook, 1999:344). Además, las características generales de MPZ 2024/310 se corresponden con las definidas para la dentición inferior de los lofidodontidos (según Cuesta, 1991). En nuestro ejemplar se observa: (1) un diastema

poscanino; (2) una fórmula dentaria de 3.1.3.3 (ausencia del primer premolar, sobre todo en la mandíbula); (3) la presencia de premolares no molariformes (aunque existe una moderada tendencia a la molarización en las especies tardías); y (4) molares braquiodontos y bilofodontos; esto es, con corona dentaria baja y con las cúspides externas (o labiales) e internas (o linguales) unidas por dos crestas o lófidios transversales, el protolófidio y el hipolófidio. El primero une el protocónido con el metacónido y el segundo el hipocónido con el entocónido (Figuras 10 y 14).

Tabla 4: medidas (en mm) tomadas en el ejemplar estudiado. Abreviaturas: **L**, longitud; y **H**, altura.

Parte anatómica	Lado	L (mm)	H (mm)
Diastema (DL)	izda	47.4	
Diastema (DL)	dcha	43.5	
Proceso ascendente (APH)	izda		140
Proceso coronoides (CPH)	izda		109
Cuerpo mandibular bajo el diastema (DH)	izda		52
Cuerpo mandibular bajo el m3 (m3H)	izda		77.3

La mandíbula estudiada corresponde a un lofiodontido de talla grande, por lo que se descarta su asignación a los géneros *Eolophiodon* y *Lophiaspis*. Estos dos últimos géneros muestran una talla mucho menor que el lofiodontido de Sobrarbe (Tabla 6). *Paralophiodon* también es un lofiodontido más grande que *Eolophiodon* y *Lophiaspis*, pero todas las especies descritas muestran una talla menor que el ejemplar estudiado (Tabla 6). Por otro lado, la morfología de los molares inferiores es típica del género *Lophiodon* y se diferencia de *Paralophiodon*, por la ausencia de la cresta de conexión (el metalófidio) entre los dos lófidios transversales (protolófidio e hipolófidio). En *Lophiodon* y en nuestro ejemplar, el metalófidio está ausente o poco desarrollado, sin unión con el lóbulo anterior. Por el contrario, en *Paralophiodon*, el metalófidio está bien desarrollado y suele estar conectado con el lóbulo anterior, impidiendo la comunicación entre el lado externo (o labial) y el interno (o lingual) del diente, quedando delimitada una fosa talonidiana en forma de una “V” abierta lingualmente (Dedieu, 1976, 1977a, 1977b; Cuesta, 1994) (Figuras 10, C2, D2). A diferencia de los m3 estudiados, en *Atalanodon* el hipocónido está ausente en el último molar. En los géneros *Eolophiodon* y *Lophiaspis* presentan un metalófidio bastante desarrollado que se dirige hacia la mitad del protolófidio y no se aprecia esto en la mandíbula MPZ 2024/310.

Tabla 5: Medidas (en mm) tomadas en la dentición del ejemplar estudiado. Abreviaturas: **ca**, medida aproximada; **e**, medida estimada; **L**, longitud máxima; **W1**, anchura máxima del primer lóbulo; **W2**, anchura máxima del segundo lóbulo; y **W3**, anchura máxima del tercer lóbulo.

Diente/Serie	Lado	L (mm)	W1 (mm)	W2 (mm)	W3 (mm)
p2	dcha	25.4	15.8		
p3	izda	27.4	19.3		
p3	dcha	27.5	20.7		
p4	izda	30.7	23		
p4	dcha	29.9	24.7		
m1	izda	31.4	ca 21.9	23.1	
m1	dcha	31.2	ca 23.2	ca 24.2	
m2	izda	39.6	26.7	27.3	
m2	dcha	40.4	27.2	28.1	
m3	izda	53.7	30.6	31.4	16.5
m3	dcha	53.85	32.1	e 31.7	16.8
p2-p4	dcha	82.8			
m1-m3	izqda	124.6			
m1-m3	dcha	125.5			
p2-m3	dcha	208.3			

Teniendo en cuenta la longitud de la serie p2-m3 y la masa corporal (en Kg) estimada para cada especie, se observa que el ejemplar estudiado es mayor que las especies del final del Eoceno inferior o principios del Eoceno medio (Luteciense) *L. corsaensis*, *L. baroensis*, *L. cf. remanense*, *L. aff. eygalayense* e incluso que las especies del Eoceno medio (Luteciense) *L. remense*, *L. eygalayense*, *L. cuvieri*, *L. tapirotherium* y *L. cf. tapirotherium*, pero menor que las especies gigantes del Luteciense y Bartonense *L. rhinocerodes*, *L. sanmoralense* y *L. lautriciense* (Tabla 7, Figuras 15-17). Respecto al índice de molarización de los premolares (PMI), se aprecia una tendencia a la molarización de las especies tardías del Luteciense superior y del Bartonense (Cuesta, 1994). El valor del PMI de la mandíbula estudiada es superior que en *L. lautriciense*, especie en la que se conocen, hasta el momento, los valores más altos (Tabla 7).

Tabla 6: Longitud (L, en mm) de series yugales e índice de molarización de los premolares (PMI) de algunos lofiodontidos. Abreviaturas: **m**, mínimo; **M**, máximo; y **n**, número de individuos. **1**: *Paralophiodon leptorhynchum*; **2**: *Paralophiodon buxowillanum*; **3**: *Paralophiodon isselense*; **4**:

Lophiaspis maurettei; **5**: *Eolophiodon laboriense* y **6**: MPZ 2024/310. Fuente de datos: Cuesta (1994 y referencias de la tabla 2), Checa (1997), Vautrin et al. (2019, 2021). Con una X se indican los datos que no se han encontrado en las fuentes bibliográficas. Véase la distribución estratigráfica y geográfica de cada taxón en las Tablas 1 y 2 del subapartado 1.1.1. de Introducción. La masa corporal (en Kg) se ha calculado siguiendo la metodología de Legendre (1986). Más detalles en el apartado de Material y Metodología.

		Lp2-m3	Lp2-p4	Lm1-m3	PMI	Lm1	Wm1	Masa (Kg)
1	n	3	3	3				
	m-M	125-136	41-48	84-88	48,8-54,5	x	x	x
	media	129	44	85	51,8			
2	n					2	1	
	m-M					23-23	15,8	
	media	139,8	46,6	93,2	50	23	15,8	265
3	n	3	4	3		10	10	
	m-M	140-147	46-50	96-100	47,9-50	25-30	17,5-22	351-673
	media	144	48	97,6	49,18	27,2	19,6	479
4	n					1	1	
	m-M					12	7,9	33
	media	71	26,3	44,7	58,83			
5	n					21	21	
	m-M					14,6-17,7	9,6-12,1	59-116
	media	100,14	34,19	66,15	51,68			88
6	n	1	1	1		2	2	
	m-M	208,3	82,8	125,5	65,97	31,2-31,4	21,9-23,2	708-782
	media					31,3	22,55	744

Atendiendo a los datos biométricos (Tabla 7 y Figuras 15-17) se descarta la pertenencia de MPZ 2024/310 a todas las especies menores que *L. tapirotherium* y también a las especies *L. rhinoceros* y *L. lautriciense*, por diferenciarse por mucho en talla con estas. Sin embargo, se puede observar que los molares de la especie *L. cf. tapirotherium* de Casaseca (cuena del Duero) son de talla similar a la de los molares de *Lophiodon* de Sobrarbe. No obstante, la masa corporal de *L. cf. tapirotherium* es menor que la calculada para la mandíbula MPZ 2024/310, con una diferencia de más de 200 kg. El m3 de *L. tapiroides* también tiene un tamaño similar al ejemplar estudiado, pero no se tienen más datos biométricos ni morfológicos de esta especie.

Morfológicamente la dentición de la mandíbula MPZ 2024/310 comparte con la dentición de las especies del Luteciense *L. tapirotherium* y *L. cf. tapirotherium* la posesión de cíngulos labiales continuos y bien marcados y cíngulos linguales menos marcados, y la presencia de un m1 notablemente más pequeño que m2 y m3 (Figura 18); y con la especie Bartoniense *L. sanmoralense*, la morfología y verticalidad del proceso coronoides.

Por otro lado, el espécimen estudiado también se diferencia de: *L. cuvieri* por tener cíngulos más marcados y altos en la dentición yugal inferior y por carecer de un talónido tan desarrollado en los premolares, principalmente en p2, donde no se observa el entocónido ni el metacónido; de *L. tapirotherium* (Figura 18) por tener una marcada cúspide central en los incisivos, por tener menos desarrollado el talónido de los premolares, con la ausencia del hipolófido, por la ausencia total de metalófido en los molares y por tener terminación anterior de la sínfisis mandibular; de *L. cf. tapirotherium* (Figura 18) de Casaseca por tener cíngulos discontinuos y menos marcados en los premolares y un talónido aparentemente más desarrollado, por la ausencia total de metalófido en los molares y por poseer un hipoconúlido más alto y desarrollado en el m3; de *L. sanmoralense* por el menor tamaño de sus molares (Tabla 7), por la ausencia de metalófido y por la morfología del hipoconúlido en el m3 (Figura 18).

Teniendo en cuenta el índice de molarización de los premolares (PMI, Tabla 7), en la mandíbula MPZ 2024/310 se aprecia el valor más alto de entre todas las especies de *Lophiodon* incluido *L. lautriciense*, lo que significa que, aunque sus premolares no son completamente molariformes y no muestran un talónido bien desarrollado, la serie premolar muestra un grado de molarización más elevada que el resto de las especies descritas hasta la fecha.

En resumen, las características del material estudiado son suficientes para asignarlo a la familia Lophiodontidae y al género *Lophiodon*. Las diferencias morfológicas y biométricas observadas entre el ejemplar estudiado y el material asignado a las distintas especies de *Lophiodon* probablemente son indicativas de una nueva especie de este género, pero se necesita encontrar la dentición superior para confirmar dicha hipótesis, ya que las series yugales superiores poseen más caracteres morfológicos diagnósticos en las especies de lofiodontidos. Por otro lado, la ausencia de ilustraciones y/o descripciones detalladas de la dentición inferior de algunas especies descritas en la

literatura científica de principios del siglo XIX, no ha impedido igualmente obtener una diagnosis diferencial fiable entre la mandíbula MPZ2024/310 y algunas especies de *Lophiodon*. Por otro lado, algunas especies están descritas únicamente con dentición inferior y/o pocos especímenes, por lo que no se conoce bien la variación intraespecífica de cada una de estas especies. Además, las diferenciadas descritas entre algunas especies se centran principalmente en la talla, aún sin conocer bien la variación biométrica en cada una de ellas. La excepción es *L. lautriciense* descrito en el yacimiento Bartonense de Robiac (Francia) en la que sí ha sido posible estudiar la variación intraespecífica (Remy, 2005 según los datos de Sudre, 1971) y se observa una considerable variación de la talla entre los diferentes individuos. La consulta *in situ* en las instituciones de los distintos especímenes hallados en cada especie podría ayudar a realizar un estudio más detallado de algunas de las especies, como la realizada por Sudre (1971) para la especie *L. lautriciense* y ampliar el estudio sistemático realizado en esta memoria.

Tabla 7: Longitud de series yugales (en mm) e índice de molarización de los premolares (PMI) de algunas especies del género *Lophiodon*. Abreviaturas: **n**, número de individuos; **m**, mínimo; **M**, máximo; **PMI**, índice de molarización de los premolares. **1**: *Lophiodon baroensis*; **2**: *Lophiodon cf. remense*; **3**: *Lophiodon remense*; **4**: *Lophiodon corsaensis*; **5**: *Lophiodon aff. eygalayense*; **6**: *Lophiodon eygalayense*; **7**: *Lophiodon tapirotherium*; **8**: *Lophiodon cf. tapirotherium*; **9**: *Lophiodon cuvieri* de Geiseltal; **10**: *Lophiodon cuvieri*; **11**: *Lophiodon cuvieri* Geiseltal holotipo; **12**: *Lophiodon tapiroides*; **13**: *Lophiodon rhinocerodes*; **14**: *Lophiodon lautriciense*; **15**: *Lophiodon sanmoralense*; y **16**: *Lophiodon* de Sobrarbe (MPZ 2024/310). Fuente de datos: Cuesta (1994 y referencias de las tablas 1 y 4), Checa (1997), Labarrere y Montenat (2011) y Godinot et al. (2018). Con una X se indican los datos que no se han encontrado en las fuentes bibliográficas. Con * se indican las medidas tomadas *in situ* en las series conservadas en las mandíbulas. Los valores sin asterisco corresponden a medidas calculadas a partir de la suma de los diferentes molares aislados descritos en ese taxón. Véase la distribución estratigráfica y geográfica de cada taxón en las Tablas 1 y 2 del subapartado 1.1.1. de Introducción.

		Lp2-m3	Lp2-p4	Lm1-m3	PMI	Lm1	Wm1	Masa (Kg)
1	n							
	m-M			62,4-72,3		14,9-17,5	9,7-11,3	62-102
	media					x	x	x
2	n					5	5	5
	m-M	133,2-144,9	49-53,4	84,2-91,5	58,2-58,4	20-24,4	12,7-14,7	151-260
	media	139,55	51,53	88,02	58,54	22,22	13,64	199
3	n	6	3	4		8	7	
	m-M	103,5-145	35-54,5	68,5-90,5	51,1-60,2	17,4-24,2	12-16,9	111-318

	media	127,7	46,5	80,8	57,54	19,7	13,9	1670
4	n							
	m-M					14,9-17,5	9,7-11,3	62-102
	media					x	x	x
5	n					9	9	
	m-M	143,1* 133,8-163,8	52,6* 49,6-60,6	90,5* 84,2-103,2	58,12* 58,7-58,8	22-26,5	15,3-16,9	235-367
	media	146,9	54,3	92,6	58,6	23,84	16,21	291
6	n	3	3	3		2	2	
	m-M	136-144,5	45-53,5	90-91	50-58,8	21**	16**	233**
	media	140,2	49,5	90,1	54,9			
7	n							
	m-M	127-147,5	46-56	80-94	57,5-59,6	21-24	15-18	212-347
	media	x	x	x		x	x	
8	n							
	m-M	189	65,5	123,5	53	29,5	20,5	588
	media							
9	n	1	1	1		1	1	
	m-M	164	59	107	55,1	26,2	17,8	391
	media							
10	n							
	m-M	173,5-205,5	60,5-81,5	113-124	53,5-65,7	29-30,5	x	x
	media							
11	n							
	m-M	192	71	121	58,7	x	x	x
	media							
12	n							
	m-M		78					
	media							
13	n			1		1	1	
	m-M		91-103	168		49	28	2117
	media	264,5	96,5		57,4			
14	n					82	82	
	m-M	239-303	89-112	150-191	58,6-59,3	38-48	23-32	1045-2525
	media	268	99,5	168,5	59	43,5	28,2	1777
15	n			1		1	1	
	m-M			150*		36	29	1383
	media							

16	n	1	1	2		2	2	
	m-M	208,3	82,8	124,7- 125,5		31,2-31,4	23,1-24,2	774-840
	media			125,1	66,2	31,3	23,65	807

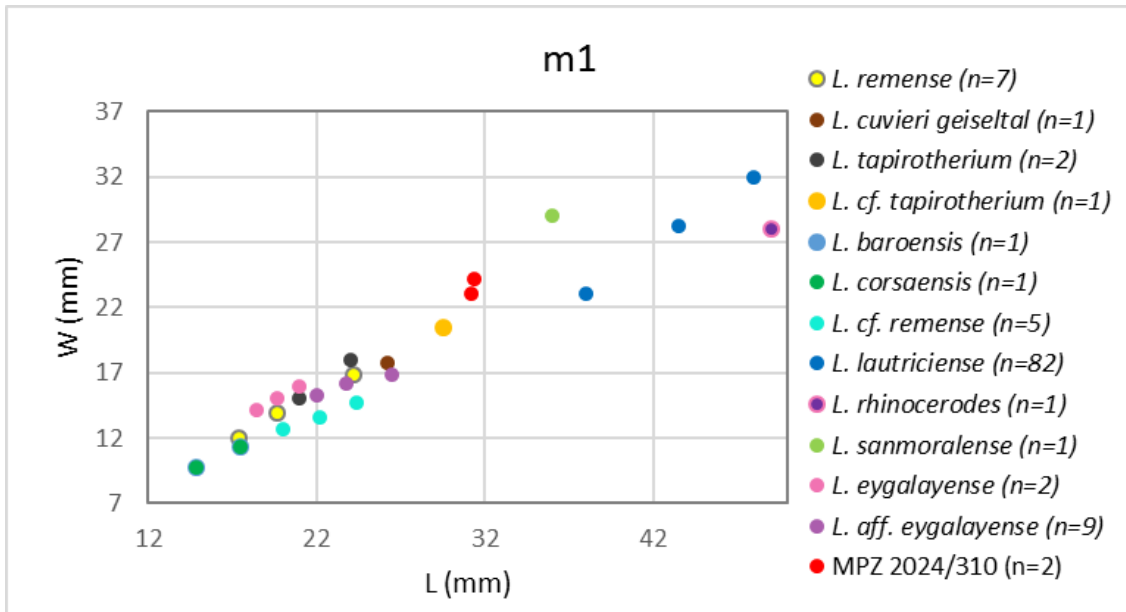


Figura 15: Gráfico de medidas de longitud (L) vs. anchura (W) de m1 de especies de *Lophiodon*. Abreviaturas: **n**, número de individuos. Representados los valores mínimos, máximos y las medias (cuando es posible). Fuente de datos: Cuesta (1994 y referencias de las tablas 1 y 4), Checa (1997), Labarrere y Montecat (2011) y Godinot et al. (2018).

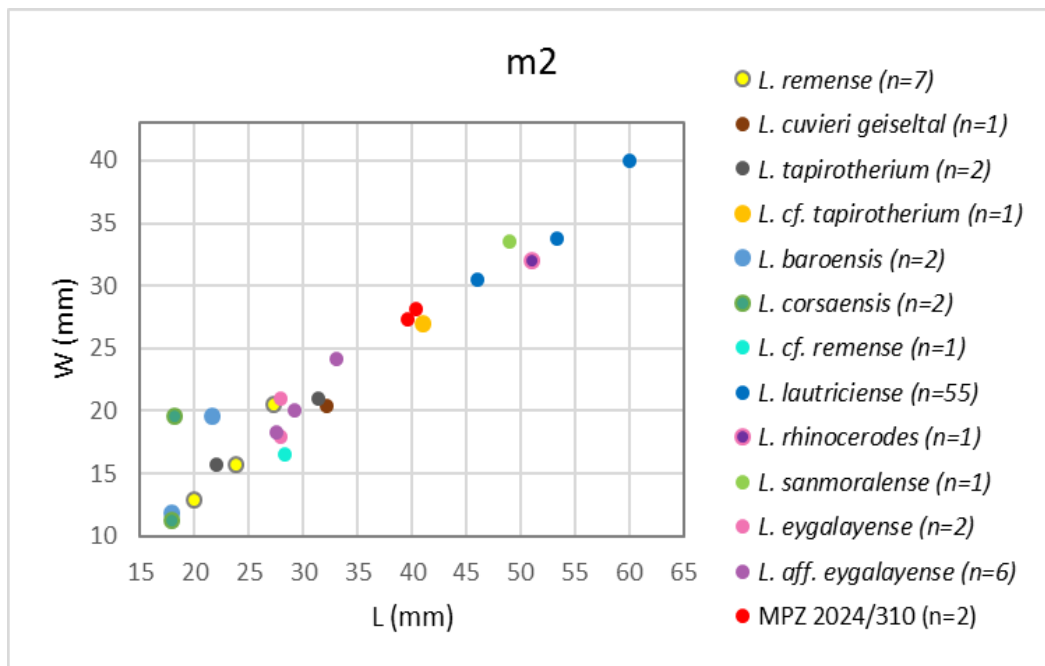


Figura 16: Gráfico de medidas de longitud (L) vs anchura (W) de m2 de especies de *Lophiodon*. Abreviaturas: **n**, número de individuos. Representados los valores mínimos, máximos y las medias

(cuando es posible). Fuente de datos: Cuesta (1994 y referencias de las tablas 1 y 4), Checa (1997), Labarrere y Montenat (2011) y Godinot et al. (2018).

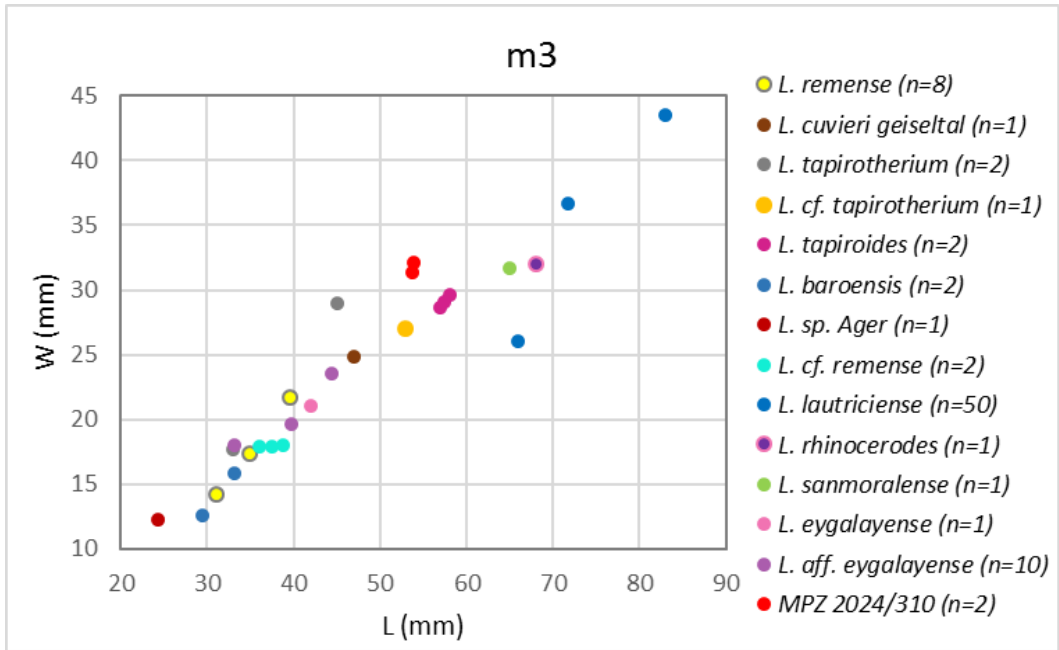


Figura 17: Gráfico de medidas de longitud (L) vs anchura (W) de m3 de especies de *Lophiodon*. Abreviaturas: **n**, número de individuos. Representados los valores mínimos, máximos y las medias (cuando es posible). Fuente de datos: Cuesta (1994 y referencias de las tablas 1 y 4), Checa (1997), Crochet et al. (1997), Labarrere y Montenat (2011) y Godinot et al. (2018).

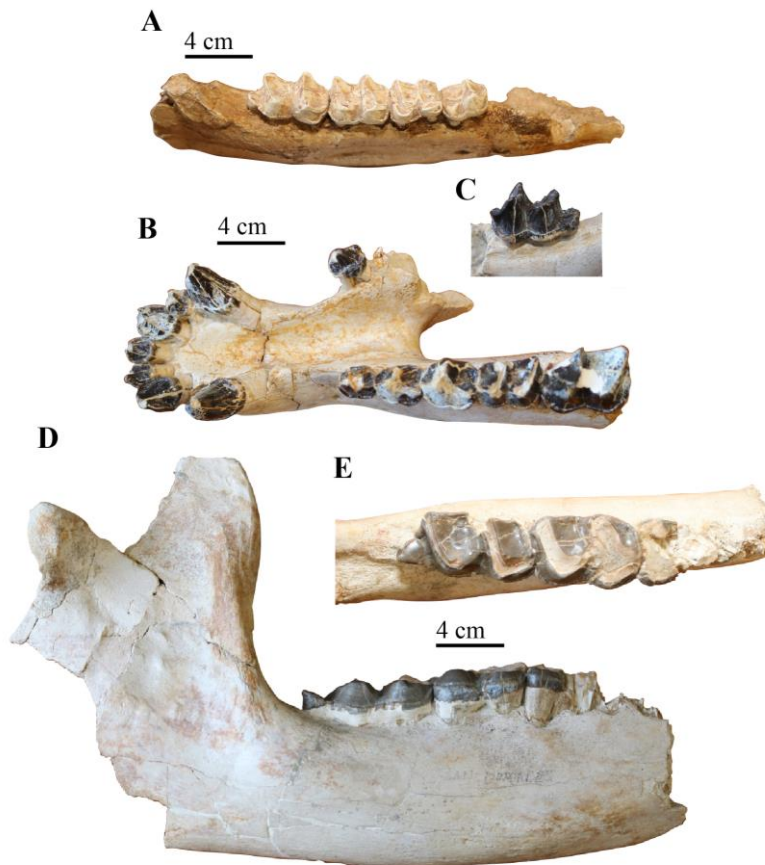


Figura 18: Fotografía de parte del material comparativo utilizado en el estudio sistemático de la mandíbula MPZ2024/310 estudiado en este trabajo. **A**, vista labio-oclusal de la dentición de la hemimandíbula derecha del holotipo de *Lophiodon tapirotherium*. **B**, vista oclusal de un fragmento de mandíbula y fragmento de hemimandíbula derecha con m1 fragmentario y la serie m2-m3 de *Lophiodon* cf. *tapirotherium* del yacimiento Casaseca de Campean (cuenca del Duero, Zamora). **D**, vista labial de la hemimandíbula derecha de *Lophiodon sanmoralense* del yacimiento de San Morales (cuenca del Duero, Salamanca). Fotografías proporcionadas por la Dra. Ainara Badiola.

6. Conclusiones

- El yacimiento Casa Monclús 3 (M3) se localiza en un nivel de limos arenosos oscuros, muy poco competentes, que contienen clastos blandos de color naranja y capas milimétricas de carbón.
- Los niveles en los que se encuentra el yacimiento se interpretan como un área emergida entre canales deltaicos en la parte media de la Formación Sobrarbe, cerca del límite con la parte inferior de esta formación.
- El yacimiento M3 se localiza estratigráficamente por debajo del resto de yacimientos de vertebrados fósiles hallados en la Fm. Sobrarbe. Se trata, hasta la fecha, del yacimiento con fósiles de vertebrados más antiguo de esta formación.
- La mandíbula MPZ 2024/310 pertenece a un perisodáctilo lofiodontido del género *Lophiodon*, que podría pertenecer a una nueva especie, pero a la espera del nuevo material dentario (especialmente superior) de este lofiodontido y la consulta de colecciones fósiles *in situ* en las instituciones, se ha clasificado, provisionalmente, como *Lophiodon* sp.
- El descubrimiento de la mandíbula MPZ2024/310 ampliar el registro fósil de lofiodontidos de la península ibérica, ya que, hasta ahora no se habían encontrado lofiodontidos las cuencas prepirenaicas aragonesas, concretamente en la cuenca de Aínsa, y el ejemplar estudiado corresponde a una de las escasas especies del Luteciense descritas en la península ibérica.

7. Bibliografía

Aguilar, J.-P., Agustí, J., Alexeeva, N., Antoine, P.-O., Antunes, M.T., Archer, M., Argenti, P., Aubry, M.-P., Azanza, B., Barbera Bota, X. et al. (1997): En: Syntheses and correlation tables (J. P. Aguilar, S. Legendre y J. Michaux, eds.). Actes du Congrès Biochrom'97. Vol. 21. Montpellier: EPHE-Institut de Montpellier. Mém Trav EPHE Inst Montpellier, 769–805 p.

Alberdi, M. T. y Cerdeño, E. (1995): Perisodáctilos. Paleontología: Mamíferos, 91-153.

Antunes, M. T. (1986): *Iberosuchus* et *Pristichampsus*, crocodiliens de l'Éocène. Données complémentaires, discussion, distribution stratigraphique. Ciências da Terra (UNL), Lisboa, 111-122.

Antunes, M. T., Casanovas, M. L., Cuesta, M. A., Checa, L., Santafé, J. V. y Agustí, J. (1997): Eocene Mammals from Iberian Peninsula. En: Actes du Congrès Biochrom'97 (J. P. Aguilar, S. Legendre y J. Michaux, eds.). Mémoires et Travaux de l'EPHE, Institut de Montpellier, Montpellier, 337-352.

Badiola, A., Checa, M. A., Cuesta, M. A., Quer, R., Hooker, J. J. y Astibia, H. (2009): The role of new Iberian finds in understanding European Eocene mammalian paleobiogeography. *Geologica Acta*, 7 (1-2): 243-258 p.

Badiola, A., Perales-Gogenola, L. y Díaz-Berenguer, E. (2018): La radiación cenozoica de los mamíferos: un viaje a los ecosistemas tropicales del Eoceno. En: Registro fósil de los Pirineos occidentales. Bienes de interés paleontológico y geológico. Proyección social. (A. Badiola, A. Gómez-Olivencia, y X. Pereda-Suberbiola, eds.). Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, 117-140 p.

Badiola, A., Perales-Gogenola, L., Astibia, H. y Pereda-Suberbiola, X. (2022): A synthesis of Eocene equoids (Perissodactyla, Mammalia) from the Iberian Peninsula: new signs of endemism. *Historical Biology*, 1-9.

Bai B., Wang Y-Q. y Meng J. (2018): The divergence and dispersal of early perissodactyls as evidence by early Eocene equids from Asia. *Communications Biology*, (1)115: 1-10.

Barnolas, A. y Gil-Peña, I. (2001): Ejemplos de relleno sedimentario multiepisódico en una cuenca de antepaís fragmentada: La Cuenca Surpirenaica. *Boletín Geológico y Minero*, 112: 17–38.

Barone, R. (1976): *Antomie comparée des mammifères domestiques*. Vigot Freres, Paris, Tomo 1, 761 p.

Berta, A., Sumich, J.L. y Kovacs, K.M. (2015): *Marine Mammals. Evolutionary Biology*, Third Edition, Academic Press, London, 726 p.

Callot, P., Odonne, F., Debroy, E.-J., Maillard, A., Dhont, D., Basile, C. y Hoareau, G. (2009): Three-dimensional architecture of submarine slide surfaces and associated soft-sediment deformation in the Lutetian Sobrarbe deltaic Complex (Ainsa, Spanish Pyrenees). *Sedimentology*, 56: 1226-1249.

Canudo, J. I., Badiola, A., Belmonte, A., Cardiel, J., Cuenca-Bescos, G., Díaz-Berenguer, E., Ferratges, F. A., Moreno-Azanza, M., Pérez-García, A., Pérez-Pueyo, M., Silva, R. y Zamora, S. (2021): A Window onto the Eocene (Cenozoic): The Paleontological Record of the Sobrarbe-Pirineos UNESCO Global Geopark (Huesca, Aragon, Spain). *Geoconservation Research*, 4(2): 561-572.

Checa, L. (1997): Los perisodáctilos (Mammalia, Ungulata) del Eoceno catalán. *Paleontología Evolutiva*. 30-31:149–234.

Costa, M., Galobart, A., Roger, E. y Schleich, H. (1993): Nota preliminar sobre el hallazgo de un fósil de cocodrilo en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. *Boletín Asociación Herpetológica Española*. 4: 27-30.

Crochet, J. Y., Hartenberger, J. L., Remy, J. A., Sudre, J. y Welcomme, J. L. (1997): Découverte de vertébrés continentaux de l'Eocène moyen et supérieur dans le bassin des Matelles (Hérault, Sud de la France) et redécouverte du «*Lophiodon*» des Matelles. *Géologie de la France*, 35-45.

Cuesta M. A. (1991): *Perisodáctilos del Eoceno de la Cuenca del Duero*. Tesis Doctoral. Univ. de Salamanca, 322 p.

Cuesta, M. A. (1994): Los Lophiodontidae (Perissodactyla, Mammalia) del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y León, España). *Studia Geologica Salmanticensia* 29: 23–65.

Cuesta, M. A. (2003): Mamíferos del Paleógeno de la Cuenca del Duero. En: Los Vertebrados fósiles en la Historia de la Vida (Jimenez-Fuentes, E., Civi-Llovera, J. eds.). Ediciones Universidad de Salamanca, Salamanca, 197-236.

Cuvier G. (1812): (1821-24). Recherches sur les ossemens fossiles, où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces. 1re édition, Paris, 4 volumes; (1821-24, 2e édition, Paris, 5 volumes).

Dedieu, P. (1976): Les Tapiroidea (Mammalia, Perissodactyla) du gisement Lutétien d'Issel (Aude). Tesis Doctoral, Universidad de Poitiers, 179 p (unpubl.).

Dedieu, P. (1977a): Sur la Systématique des Tapiroidea (Mammalia) de l'Éocène européen. Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la vie D 284, 2219-2222.

Dedieu, P. (1977b): Le Tapiroïde à denture rhinocéroïde du gisement Lutétien d'Issel (Aude): *Paralophiodon isselensis* (Fischer, 1829). Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, 115: 32–39.

De Federico, A. (1981): La sedimentación de talud en el sector occidental de la cuenca paleógena de Ainsa. Tesis Doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona, Spain, Publicaciones de Geologia, 12: 271p.

Díaz-Berenguer, E. (2020): Los Sirenios del Eoceno de la Cuenca de Aínsa: Estudio Paleobiológico de *Sobrarbesiren cardieli* (Mammalia, Sirenia). Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza, 548 p.

Díaz-Berenguer, E., Badiola, A., Moreno-Azanza, M. y Canudo, J. I. (2018a): First adequately-known quadrupedal sirenian from Eurasia (Eocene, Bay of Biscay, Huesca, northeastern Spain). Scientific Reports 8, 5127.

Díaz-Berenguer, E., Badiola, A., Canudo, J. I. y Astibia, H. (2018b): El retorno de los mamíferos al medio acuático: sirenios del Eoceno del Golfo de Bizkaia. En: Registro Fósil de Los Pirineos Occidentales. Bienes de Interés Paleontológico y Geológico. Proyección Social (A. Badiola, A. Gómez-Olivenza y X. Pereda Suberbiola eds.). Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, Vitoria-Gasteiz, 151–160.

Díaz-Berenguer, E., Houssaye, A., Badiola, A. y Canudo, J.I. (2020): The Hind limbs of *Sobrarbesiren cardieli* (Eocene, Northeastern Spain) and new insights into the

locomotion capabilities of the quadrupedal sirenians. *Journal of Mammalian Evolution*, 27: 649–675.

Dreyer, T., Corregidor, J., Arbues, P. y Puigdefabregas, C. (1999): Architecture of the tectonically influenced Sobrarbe deltaic complex in the Ainsa Basin, northern Spain. *Sedimentary Geology*, 127: 127–169.

Domning, D. P., Zalmout, I. S. y Gingerich, P. D. (2010): Sirenia. En: *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, London, 147–160.

Fischer, K. H. (1964): Die tapiroiden Périssodactylen aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales. *Akademie-Verlag*, Berlin, 45: 102 p.

Franzen, J. L. (1968): Revision der Gattung *Palaeotherium* Cuvier, 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia). Tesis Doctoral, Universidad de Breisgau, 181p.

Franzen J. L. (2010). *The rise of horses. 55 million years of evolution*. Baltimore (MD): The Johns Hopkins University Press.

Froehlich, D. J. (1999): Phylogenetic Systematics of Basal Perissodactyls. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19: 140-159.

Garrido, J. (1943): Nota sobre el hallazgo de un yacimiento de cangrejos fósiles en la provincia de Huesca. *Notas y Comunicaciones del I.G.M.E.*, II: 223–224.

Garrido-Mejías, A. (1968): Sobre la estratigrafía de los conglomerates Campanue (Santa Liestra) y formaciones superiores del Eocene (extremo occidental de la cuenca de Tresp-Graus) Pirineo Central, Provincia de Huesca. *Acta geológica hispánica*, 3: 359-374.

Godinot, M., Labarrère, H-P., Erfurt, J., Franzen, J. L., Lange-Badré, B., Lapparent de Broin, F. y Vidalenc, D. (2018): Un nouveau gisement à vertébrés éocènes, Rouzilhac (Mp 10-11), dans la série molassique d'Issel (Aude, France). *Revue de Paléobiologia*, Genève, 37(1): 141-333.

Holbrook, L.T. (1999): The Phylogeny and Classification of Tapiromorph Perissodactyls (Mammalia). *Cladistics*, 15: 331-350.

Hooker, J. J. (1986): Mammals from the Bartonian (middle/late Eocene) of the Hampshire Basin, southern England. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geological series*, 39(4): 191-478.

Hooker, J. J. (1989): Characters polarities in early perissodactyls and their significance for *Hyracotherium* and infraordinal relationships. En: *The Evolution of Perissodactyls* (D. R. Prothero y R. M. Schoch, eds.) Oxford University Press, New York, 79–101.

Hooker, J. J. (2005): Perissodactyla. En: *The Rise of Placental Mammals. Origins and Relationships of the Major Extant Clades* (K. D. Rose y J. D. Archibald, eds.). The John Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 199-214.

Hooker, J. J. y Dashzeveg, D. (2004): The origin of chalicotheres (Perissodactyla, Mammalia). En: *The Paleontological Association (Eds.), Palaeontology*, 1363–1386 (Part 6).

Koeniqswald, W. (2014): Mastication and wear in *Lophiodon* (Perissodactyla, Mammalia) compared with lophodont dentitions in some other mammals. *Annales Zoologici Fennici*, 15: 162-176.

Labarrère, H. P. y Montenat, C. (2011): Le *Lophiodon* (Mammifère périssodactyle) du Lutétien d'Eygalayes (Drôme, France). *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* 97: 139–156.

Legendre, S. (1986): Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata*, 16 (4): 191-212.

Meulenkamp J. E., Sissingh, W., Calvo, J. P., Daams, R., Londeix, L., Cahuzac, B., Kovac, M., Nagymarosy, A., Badescu, D. y Rusu A. (2000a): Map 17: early/middle ypresian (55–51 Ma). En: *Atlas peritethys, palaeogeographical maps*. (J. Dercourt, M. Gaetani, B. Vrielynck, E. Barrier, B. Biju-Duval, M. Brunet, J. P: Cadet, S. Crasquin y M. Sandulescu, eds.). Paris: commision for the geological map of the world [scale (Vol. 1). p. 10.000.000].

Meulenkamp, J. E., Sissingh, W., Beniamovskii, V. N., Barrier, E., Abbate, E., Abdel-Gawad, S., Andreyeva-Grigorovich, A. S., Ben-Ismail, K., Bouaziz, S. y Cahuzac, N. (2000b): Map 18: late lutetian (44–41 Ma). En: *Atlas peri-tethys, palaeogeographical maps* (J. Dercourt, M. Gaetani, B. Vrielynck, E. Barrier, B. Biju-

Duval, M. Brunet, J. P. Cadet, S. Crasquin y M. Sandulescu, eds.) Paris: commission for the geological map of the world [scale (Vol. 1). p. 10.000.000].

Mochales, T., Barnolas, A., Pueyo, E. L., Serra-Kiel, J., Casas, A. M., Samsó, J. M., Ramajo, J. y Sanjuán J. (2012): Chronostratigraphy of the Boltaña anticline and the Ainsa Basin (southern Pyrenees). *Geological Society of American Bulletin*, 124(7-8): 1229-1250.

Moreno-Azanza, M., Díaz-Berenguer, E., Silva-Casal, R., Pérez-García, A., Badiola, A. y Canudo, J. I. (2021): Recognizing a lost nesting ground: First unambiguous Testudines eggshells from the Eocene, associated with the pleurodiran *Eocnochelus* (Huesca, Northern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 576: 1-15.

Ortega, F., Armenteros, I., De Celis, A., Escaso, F., Huerta, P., De Jesús, S. M., Narváez, I., Pérez-García, A. y Sanz, J. L. (2022): Crocodyliformes and Testudines from the Eocene of the Duero Basin (northwestern Spain): an update of their diversity and stratigraphic context. *Historical Biology*, 1-22.

Perales-Gogenola, L., Badiola, A., Gómez-Olivencia, A. y Pereda-Suberbiola, X. (2021): New *Leptolophus* (Paleotheriidae) species from the Iberian Peninsula and early evidence of hypsodonty in an Eocene perissodactyl. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41(1):e1912061.

Perales-Gogenola, L., Merceron, G., Badiola, A., Gómez-Olivencia, A. y Pereda-Suberbiola, X. (2022): The evolutionary ecology of the endemic European Eocene *plagiolophus* (Mammalia: Perissodactyla). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 594: 1-10.

Perales-Gogenola, L., Badiola, A., Gómez-Olivencia, A. y Pereda-Suberbiola, X. (2023): A remarkable new paleotheriid (Mammalia) in the endemic Iberian Eocene perissodactyl fauna. *Journal of Vertebrate Paleontology*, e2189447 (12 pages).

Pérez-García, A. (2017): The Iberian fossil record of turtles: an update. *Journal of Iberian Geology*, 43: 155–191.

Pérez-García, A., Murelaga, X., Lalueza, J.C., Badiola, A. y Díaz-Berenguer, E. (2013): Presence of several clades of continental turtles in the Lutetian (Middle Eocene)

of the Sobrarbe Formation (Ainsa Basin, south-Central Pyrenees, Northeast Spain). *Geologica Belgica*, 16 (4): 311–319.

Pérez-García, A., Díaz-Berenguer, E., Badiola, A. y Canudo, J. I. (2021): An unexpected finding: identification of the first complete shell of the Franco-Belgian middle Eocene littoral pleurodiran turtle *Eocnochelus eremberti* in Spain. *Historical Biology*, 3: 527–533.

Rabal-Garcés R., Cuenca-Bescós G., Canudo J. I. y Torres T. (2012): Was the European cave bear on occasional scavenger? *Lethaia*. 45: 96–108.

Radinsky, L.B. (1964): *Palaeomoropus*, a new Early Eocene chalicothere (Mammalia, Perissodactyla), and a revision of Eocene chalicotheres. *American Museum Novitates* 2179: 1–28.

Razin, P., Serra-Kiel, J., Grelaud, C y Crumeyrolle, P. (2008): Les systèmes de dépôt syntectoniques paléogènes sur la bordure méridionale du bassin sud-pyrénéen. En: *Geologie de La Sierra de Guara, Excursion Géologique*. Universidad de Burdeos-Universidad de Barcelona, 56 p.

Remy, J. A. (2015): Les Périssodactyles (Mammalia) du gisement Bartonien supérieur de Robiac (Éocène moyen du Gard Sud de la France). *Palaeovertebrata* 39: 1–98.

Robador-Moreno, A. (1994): Memoria de la Hoja nº 250 (Graus). Mapa geológico de España E. 1:50.000 (MAGNA), Segunda serie, Primera edición, IGME, 74 p.

Robador, A y Zamorano, M. (1991): Mapa geológico de la Hoja nº 212 (Campo). Mapa geológico de España E. 1:50.000. Segunda serie (MAGNA). Primera edición. IGME.

Robador Moreno, A., Samsó Escolá, J.M., Ramajo Cordero, J., Barnolas Cortinas, A., Clariana García P., Martín Alfageme, S y Gil Peña, I.; Mapa Geológico Digital continuo E. 1: 50.000, Zona Pirineos Vasco-Cantábrica (Zona-1600). in GEODE. Mapa Geológico Digital continuo de España. [en línea]. [09/2024]. Disponible en: <http://info.igme.es/cartografiadigital/geologica/geodezona.aspx?Id=Z1600>

Robinet, C., Rémy, J.A., Laurent, Y., Danilo, L. y Lihoreau, F. (2015): A new genus of Lophiodontidae (Perissodactyla Mammalia) from the early Eocene of La Borie

(Southern France) and the origin of the genus *Lophiodon* Cuvier, 1822. *Geobios* 48: 25–38.

Rose, K. D. (2006): Altungulata. Perissodactyls, hyraxes and Tethytheres. En: *The beginning of the Age of Mammals* (K. D. Rose, ed.). Johns Hopkins University Press, Baltimore, 241-270.

Rose, K.D., Holbrook, L.T., Rana, R.S., Kumar, K., Jones, K. E., Ahrens, H. E., Missiaen, P., Sahn, A. y Smith, T. (2014): Early Eocene fossils suggest that the mammalian order perissodactyla originated in India. *Nature Communications*, 5(1):1–9.

Samsó, J. M., Montes, M. J., Arbués P. y Mateos-Royo I. (2003): Mapa geológico de la Hoja nº 249 (Alquezar). Mapa geológico de España E. 1:50.000. Segunda serie (MAGNA). Primera edición. IGME.

Samsó, J. M., Montes, M. J., Arbués P. y Mateos-Royo I. (2015): Mapa geológico de la Hoja nº 211 (Boltaña): Mapa geológico de España E. 1:50.000. Segunda serie (MAGNA). Primera edición. IGME.

Schaub, H. (1981): *Nummulites* et *Assilines* de la Téthys paléogène. Taxonomie, phylogénèse et biostratigraphie. *Mémoires Suisses de Paléontologie*, 104: 1–238.

Schmidt-Kittler, N., Brunet, M., Godinot, M., Franzen, J. L., Hooker, J. J. y Legendre, S. (1987): European reference levels and correlation tables. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A*, 10: 13-31.

Smith, T., De Wilde, B. y Steurbaut, E. (2004): Primitive Equoid and Tapiroid mammals: keys for interpreting the Ypresian-Lutetian transition in Belgium. *Bulletin van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Aardwetenschappen, Supplement*, 74: 165-175.

Speijer, R. P., Pälke, H., Hollis, C. J., Hooker, J. J. y Ogg, J. G. (2020): The Paleogene Period. *Geologic time scale*, 2: 1087-1140.

Stehlin, H.G. (1910): Remarques sur les faunules de Mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (4), 9: 488–520.

Sudre, J. (1971): Étude de la variabilité chez *Lophiodon lautricense* Noulet. *Palaeovertebrata*, 4: 67–95.

Teixell, A., Zamorano, M. y Ramírez-Merino, J. (1994): Mapa geológico de la Hoja nº 250 (Graus). Mapa geológico de España E. 1:50.000. Segunda serie (MAGNA), Primera edición. IGME.

Torres, T., Canudo, J.I., Cobo, R. y Cuenca, G. (1998): Cueva Coro Tracito (Tella Sin, Huesca) el primer yacimiento de alta montaña español de *Ursus spelaeus* Ros.-Hein. Nota preliminar. Geogaceta, 24: 303-306.

Vandenbergh, N., Hilgen, F.J., Speijer, R.J., Ogg, J.G., Gradstein, F.M., Hammer, O., Hollis, C.J., Hooker, J.J. (2012): The Paleogene Period. En: The Geological Time Scale 2012 (F. M. Gradstein, J. G. Ogg, M. Schmitz, G. Ogg, eds.). Elsevier, Amsterdam, 855–921.

Van Lunsen H. A. (1970): Geology of the Ara-Cinca region, Spanish Pyrenees, province of Huesca, Spanish Pyrenees, procompartmentation of the Flysch basin). Tesis doctoral, Geologica Ultraiectina.

Vautrin, Q., Tabuce, R., Laurent, Y., Vidalenc, D. y Lihoreau F. (2019): Intra-specific variation of *Eolophiodon laboriense*, a basal Lophiodontidae (Mammalia, Perissodactyla) from the early Eocene of Southern France. Geobios, 53: 51-63.

Vautrin, Q., Tabuce, R., Lihoreau, F., Bronnert, C., Gheerbrant, E., Godinot, M., Metais, G., Yans, J., Dutour, Y., Vialle, N., Philip, J. y Billet, G. (2021): New remains of *Lophiaspis maurettei* (Mammalia, Perissodactyla) from the early Eocene of France and the implications for the origin of the Lophiodontidae. Journal of Vertebrate Paleontology, 20p.