

Nuevos mamíferos del Eoceno Inferior de Silveirinha (Baixo Mondego, Portugal)

Nouveaux mammifères de l'Éocène inférieur de Silveirinha (Baixo Mondego, Portugal)

Carmen ESTRAVÍS¹

RESUMEN

Se describen tres nuevas especies de micromamíferos del Eoceno Inferior de Silveirinha. *Arcius zbyzewskii* n. sp. (?Dermoptera) tiene relaciones de parentesco de difícil interpretación con las restantes especies del género. En relación a la especie más próxima, *A. rougieri* de Palette, la forma portuguesa posee algunos caracteres plesiomórficos (como el tamaño menor) y otros apomórficos. Siendo ambas primitivas, falta por esclarecer cual es su parentesco y, en particular, si habrían pertenecido o no al mismo linaje y, en caso afirmativo, cual sería la especie más ancestral. *Donrussellia lusitanica* n. sp. (Primates) es una especie muy primitiva que posee algunos caracteres apomórficos en relación a *D. provincialis* de Rians. *Meldimys cardosoi* n. sp. (Rodentia) es una especie también muy primitiva cuyos caracteres sugieren la existencia de un linaje *Meldimys cardosoi* - *M. lousi*.

Palabras clave: *Arcius*, *Donrussellia*, *Meldimys*, Eoceno, Silveirinha, Portugal.

RÉSUMÉ

Dans cette article sont décrites trois nouvelles espèces de mammifères de l'Éocène Inférieur de Silveirinha. Les relations de parenté de *Arcius zbyzewskii* n. sp. (?Dermoptera) avec les autres espèces du genre sont difficiles d'interpréter. Par rapport à l'espèce *A. rougieri* de Palette, la forme de Portugal possède des caractères

¹ Centro de Estratigrafia e Paleobiologia da UNL, Quinta da Torre, 2825 Monte de Caparica, Portugal.

res plésiomorfes (como la plus petite taille) et d'autres apomorfes. Étant les deux très primitives, reste pour clarifier sa parenté et, particulièrement, sielles appartiennent à la même lignée et, dans le cas affirmatif, qu'elle est la plus ancestrale. *Donrussellia lusitanica* n. sp. (Primates) est une espèce très primitive que possède quelques caractères apomorfes par rapport à *D. provincialis* de Rians. *Meldimys cardosoi* n. sp. (Rodentia) est une espèce aussi primitive dont les caractères suggèrent l'existence d'une lignée *Meldimys cardosoi* - *M. louisi*.

Mots-clés: *Arcius*, *Donrussellia*, *Meldimys*, Éocène, Silveirinha, Portugal.

INTRODUCCIÓN

El yacimiento de Silveirinha, descubierto en 1977 por el Profesor Rui Pena dos Reis de la Universidad de Coimbra, fue objeto de muchos trabajos posteriores destinados a estudiar la fauna de mamíferos y a datar los depósitos correspondientes. Después de la publicación de la lista faúnica de ANTUNES & RUSSELL (1981) se suceden varios estudios de los que resultó la realización de una tesis doctoral (ESTRAVÍS, 1992) y la publicación de varios taxones nuevos (*Microhyus reisi* ANTUNES, ESTRAVÍS & RUSSELL, 1987; *Diacodexis antunesi* ESTRAVÍS & RUSSELL, 1989; *Russellmys denisae* ESTRAVÍS, 1990; *Eurodon silveirinhensis* ESTRAVÍS & RUSSELL, 1992b; *Paschatherium marianae* ESTRAVÍS & RUSSELL, 1992a; *Microparamys paisi* ESTRAVÍS, 1994; *Leptacodon nascimentoi* ESTRAVÍS, 1996). El denominador común de la fauna mamaliana es su carácter muy primitivo, y los depósitos correspondientes fueron atribuidos al Eoceno basal. De la lista faúnica incluida en la Tesis Doctoral (ESTRAVÍS, 1992) y también en este trabajo, constituida por más de 30 especies de mamíferos, faltan por publicar tres taxones nuevos (*Arcius zbyzewskii*, *Donrussellia lusitanica* y *Meldimys cardosoi*) que constituyen el objeto de la presente publicación.

LISTA FAUNÍSTICA DE LOS MAMÍFEROS DE SILVEIRINHA (TESIS DOCTORAL, ESTRAVÍS, 1992**)

DIDELPHIMORPHA

Peratherium cf. *constans* TEILHARD DE CHARDIN, 1927

APATOTHERIA

Apatemys sp. I

cf. *Apatemys* sp. II

Heterohyus sp. I

Heterohyus sp. II

Russellmys denisae ESTRAVÍS, 1990

LIPOTYPHILA

Leptacodon nascimentoi ESTRAVÍS, 1996

cf. *Leptacodon* sp.

Nyctitheriidae gen. y sp. indet.

?Nyctitheriidae o ?Dormaliidae gen. y sp. indet.

?*Talpavus* sp.

CIMOLESTA

Didelphodus sp.

DERMOPTERA

Arcius zbyzewskii n. sp.

TAENIODONTA

Eurodon silveirinhensis ESTRAVÍS & RUSSELL, 1992

PRIMATES

Donrussellia lusitanica n. sp.

cf. *Cantius* sp. y/o cf. *Donrussellia* sp.

*CREODONTA

Familia, gen. y sp. indet.

CARNIVORA

Miacis cf. *latouri* QUINET, 1966

cf. *Miacis* sp.

cf. *Viverravus* sp.

Miacidae, gen. y sp. indet.

RODENTIA

Microparamys paisi ESTRAVÍS, 1994

Microparamys cf. *nanus* TEILHARD DE CHARDIN, 1927

Meldimys cardosoi n. sp.

CONDYLARTHRA

Paschatherium marianae ESTRAVÍS & RUSSELL, 1992

Microhyus reisi ANTUNES, ESTRAVÍS & RUSSELL, 1987

ARTIODACTYLA

Diacodexis antunesi ESTRAVÍS & RUSSELL, 1989

PERISSODACTYLA

Hyracotherium cf. *vulpiceps* (OWEN, 1858)

cf. *Lophiaspis maurettei* DEPÉRET, 1907

INCERTAE SEDIS

Ilerdoryctes cf. *sigei* MARANDAT, 1989

Orden, familia, gen. y sp. indet.

* Identificaciones de ANTUNES & RUSSELL, 1981

** Algunas especies incluídas en esta lista faunística fueron publicadas posteriormente a 1992 por lo que se indican las fechas de publicación respectivas.

SISTEMÁTICA

?Orden DERMOPTERA ILLIGER, 1811

Familia Paromomyidae SIMPSON, 1940

Género *Arcius* GODINOT, 1984

Arcius zbyszewskii n. sp.

(Lám. 1, Figs. 1-8)

1981 *Phenacolemur* sp. ANTUNES, p. 257.

1981 *Phenacolemur* cf. *fuscus* ANTUNES & RUSSELL, p. 1101.

Tipo: M², SV1-29 (col. Silveirinha CEPUNL, Monte de Caparica), Lám. 1, Fig. 3.

Material: Además del tipo se conocen siete dientes, que figuran en la Lám. 1, representando todos los molares superiores e inferiores y un premolar superior. Existe otro espécimen sin esmalte: P⁴ dcho. (SV1-25). Todos los ejemplares pertenecen a la col. Silveirinha CEPUNL depositada en el «Centro de Estratigrafía e Paleobiología da Universidade Nova de Lisboa», Monte de Caparica, Portugal.

Medidas: M₁ dcho. (SV3-125; 1,67x1,29 mm); M₁ (2) izq. (SV3-63; 1,67x1,37 mm); M₂ dcho. (SV1-24; 1,67x1,42 mm); M₃ izq. (SV3-47; 2,33x1,25 mm); P⁴ dcho. (SV2-99; 1,71x2,08 mm); M¹ dcho. (SV3-317; - x -); M² (2) dcho. (*Tipo* SV1-29; 1,62x1,17 mm); M³ dcho. (SV3-565; 1,12x1,67 mm).

Yacimiento tipo: Silveirinha (Baixo Mondego) Portugal.

Estratigrafía: Eoceno Inferior (Neustriense inferior, próximo del límite Paleoceno-Eoceno).

Etimología: Especie dedicada al Dr. Georges Zbyszewski, de los «Serviços Geológicos de Portugal», en consideración a su extensa obra en los dominios de la Paleontología y Geología de Portugal.

Diagnosis: Especie de tamaño similar al de *A. rougieri* pero inferior al de *A. fuscus* y de *A. lapparenti*; posee dientes con relieve inferior a los de *A. rougieri*. Molares inferiores con paracónido muy poco individualizado en los M_1 y M_2 (donde constituye un pequeño engrosamiento del paralófidio), y un poco más saliente en el M_3 ; el hipocónulido, que en los M_1 y M_2 es casi un vestigio, se sitúa en posición muy labial; en el M_3 el lóbulo del hipocónulido es muy estrecho y corto. P^4 tiene dimensiones similares a las de los molares. Molares superiores con cuencas del trigono y postero-lingual poco profundas, siendo la última poco expandida; cingulo antero-lingual fuerte; presencia de cingulo lingual en los M^1 y M^3 .

Descripción: Los molares inferiores son pequeños dientes con relieve no muy elevado, y sin crenulaciones en el esmalte. Los M_1 y M_2 poseen talónido un poco más ancho que el trigónido (especialmente el M_2), siendo el talónido del M_3 (SV3-47, Lám. 1, Fig. 8) ligeramente más ancho a nivel del segundo lóbulo. El trigónido tiene contorno casi rectangular (ligeramente más largo en el M_1 que en el M_2), con pared posterior oblicua (muy oblicua en el M_3), y delimitado por tres crestas: un paralófidio muy largo, que hace un ángulo recto; una premetacrestida corta; y una protocrestida que dibuja una V abierta. El paracónido está ligeramente individualizado en los M_1 y M_2 , constituyendo un pequeño engrosamiento del paralófidio; en el M_3 , el paracónido constituye una cúspide más elevada y separada del metacónido por un surco no muy profundo. Protocónido y metacónido son casi iguales en el M_1 , siendo el metacónido un poco más elevado en el M_2 , y bastante más elevado y con pared posterior más oblicua en el M_3 . La cresta oblicua se prolonga hasta la base del metacónido cerca del punto de encuentro metacónido-protocónido (en el M_1); del M_1 al M_3 , la cresta oblicua se posiciona cada vez más labialmente. En todos los molares el hipocónido es más alto que el entocónido. El hipocónulido, casi nada individualizado en el M_1 y el M_2 , se localiza en posición muy labial; en el M_3 constituye un tubérculo bien individualizado, muy estrecho y en posición mediana. Un cingulo muy ligero y corto se desarrolla en la región antero-labial de los dientes, en la base del protocónido.

De P^4 , existe un ejemplar completo (SV2-99) y otro sin esmalte (SV1-25). El ejemplar SV2-99 (Lám. 1, Fig. 1) sobresale por sus grandes dimensiones, próximas a las del molar SV1-29. No se conoce la variabilidad intra-específica, pero es de destacar que el otro P^4 , aunque sin esmalte, parece haber sido bastante menor que SV2-99. Este premolar, de contorno cuadrangular, posee paracono, protocono y metacono bien desarrollados; este último es más bajo que el paracono y está bien separado de este. El protocono es un poco inferior al paracono; está separado de este por un valle ancho y profundo, y situado en posición antero-lingual. De su cumbre parten dos crestas: la

cresta posterior (postprotocíngulo), bastante saliente, que desciende por el borde posterior del protocono limitando la cuenca postero-lingual del diente; y la cresta anterior (preprotocresta), menos saliente, que está unida al cíngulo anterior. El cíngulo labial es fuerte; el cíngulo anterior acompaña todo este borde pero no se prolonga lingualmente. La cuenca postero-lingual es desarrollada y profunda.

Entre los molares superiores, existe un M^1 (SV3-317, Lám. 1, Fig. 2) incompleto en la cara labial, un M^2 ^(?) (SV1-29, holotipo, Lám. 1, Fig. 3) y un M^3 (SV3-565, Lám. 1, Fig. 4). En el M^1 las cuencas del trigono y postero-lingual están bien separadas por la postprotocresta, la cual se prolonga hasta la base lingual del metacono; la cuenca postero-lingual es un poco más extensa, más baja y más profunda que la del trigono; en la parte anterior visible de este diente existe un cíngulo que se prolonga por el lado lingual y va a unirse al postprotocíngulo en la base posterior del protocono. En los dos molares más

LÁMINA 1

Figs. 1-8. *Arcius zbyzewskii* n. sp. de Silveirinha.

1.-SV2-99, P^4 dcho.; vista oclusal; 2.-SV3-317, M^1 dcho.; vista oclusal; 3.-SV1-29, M^2 ^(?) dcho., **Tipo**; vista oclusal; 4.-SV3-565, M^3 dcho.; vista oclusal; 5.-SV3-125, M_1 dcho.; a: vista oclusal; b: vista labio-oclusal; 6.-SV1-24, M_2 dcho.; a: vista oclusal; b: vista labio-oclusal; 7.-SV3-63, $M_{1(2)}$ izq.; vista labio-oclusal; 8.-SV3-47, M_3 izq.; vista labio-oclusal.

Fotografías de Mme C. Weber (M.n.H.n., Paris). Col. depositada en el Centro de Estratigrafía e Paleobiología da Universidade Nova de Lisboa, Portugal.
Escala = 1mm.

PLANCHE 1

Figs. 1-8. *Arcius zbyzewskii* n. sp. de Silveirinha.

1.-SV2-99, P^4 d.; vue occlusale; 2.-SV3-317, M^1 d.; vue occlusale; 3.-SV1-29, M^2 ^(?) d., **Type**; vue occlusale; 4.-SV3-565, M^3 d.; vue occlusale; 5.-SV3-125, M_1 d.; a: vue occlusale; b: vue labio-occlusale; 6.-SV1-24, M_2 d.; a: vue occlusale; b: vue labio-occlusale; 7.-SV3-63, $M_{1(2)}$ g.; vue labio-occlusale; 8.-SV3-47, M_3 g.; vue labio-occlusale.

Photos de Mme C. Weber (M.n.H.n., Paris). Col. déposée au Centro de Estratigrafía e Paleobiología da Universidade Nova de Lisboa, Portugal.
Echelle = 1 mm.

LAMINA 1

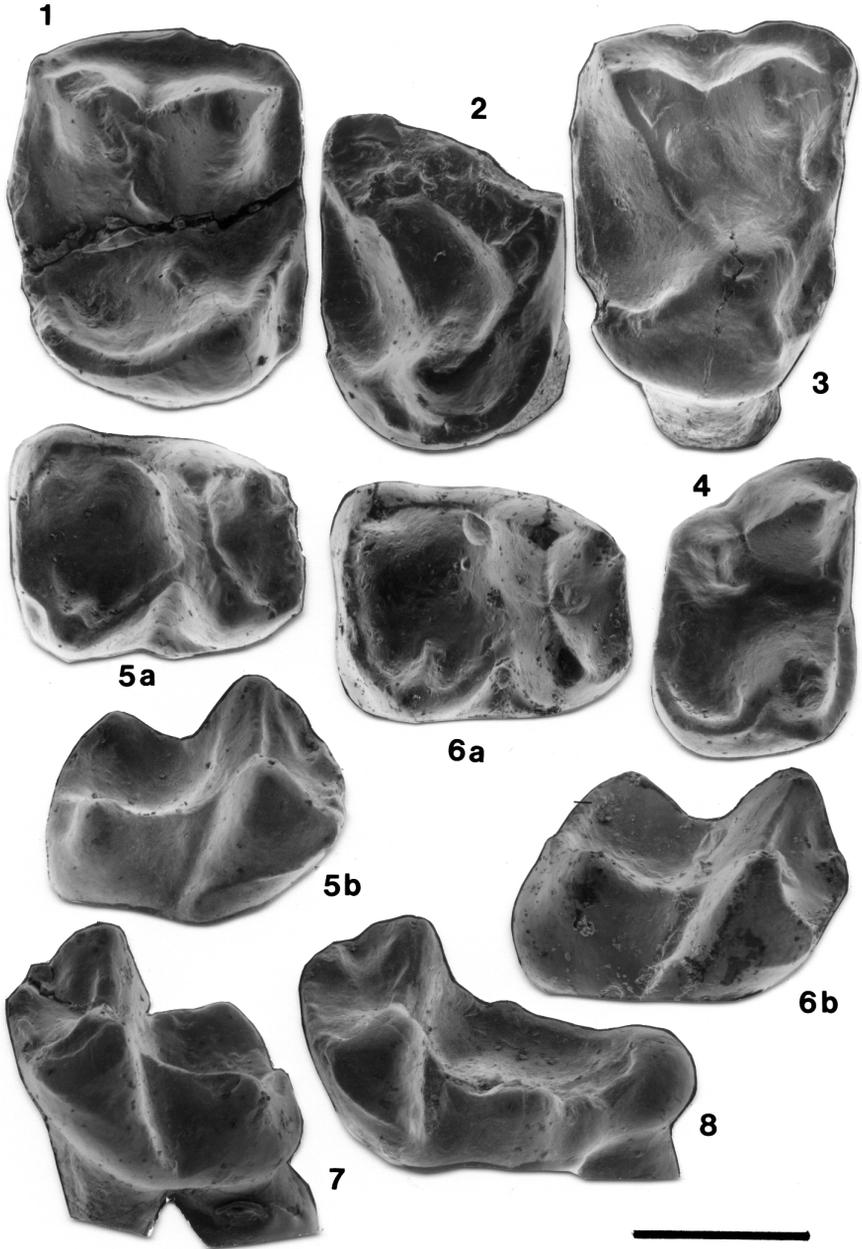


LÁMINA 1

anteriores, el metacónulo falta y el paracónulo es pequeño. El M^2 , de contorno casi rectangular y relieve bajo, posee paracono y metacono casi iguales, siendo el protocono un poco más elevado; las cuencas del trigono y postero-lingual son poco profundas y están bien separadas entre sí; la última de ellas no se prolonga posteriormente, siendo el lado posterior del diente casi rectilíneo. Del protocono salen tres crestas: el postprotocíngulo, más posterior, se une al cíngulo posterior y rodea la cuenca postero-lingual; la postprotocresta, que se prolonga hasta la base del metacono, separando las dos cuencas; y la preprotocresta que se une al paracónulo, de donde, a su vez, salen la postparacónulo-cresta que alcanza el paracono y la preparacónulo-cresta que se va unir al cíngulo anterior. Una cuarta cresta (o pliegue) parte del protocono uniéndolo a la extremidad más lingual del cíngulo anterior; esta pequeña cresta, que no existe en los otros dos molares, puede representar una ligera variación del SV1-29. Otro carácter exclusivo de este molar es la vertiente lingual del protocono, que es plana o ligeramente cóncava. El cíngulo labial es casi completo (débil a nivel del metacono y ausente en la mitad más posterior de esta cúspide), y más ancho a nivel del paracono y del parastilo, pero sin que éste último tubérculo esté individualizado; el cíngulo anterior está completo, y no se prolonga del lado lingual como ocurre en los otros dos molares; el cíngulo posterior, completo, parece estrecharse a lo largo de la base del metacono, aunque la superficie de desgaste no deje ver bien esta región. El M^3 SV3-565 es bastante menor que el M^2 ; posee lados anterior y posterior paralelos y lado labial fuertemente oblícuo; paracono y protocono son sensiblemente iguales en altura, y metacono bastante inferior; esta última cúspide posee una fuerte cresta lingual que se curva hacia el lado anterior, cerca de la base, interrumpiéndose enseguida; las cuencas del trigono y postero-lingual están separadas apenas por una elevación muy ligera de esmalte (incipiente postprotocresta?); la cuenca postero-lingual está más prolongada lingualmente que en el M^1 y el M^2 ; no existen cónulos; la preprotocresta se une al cíngulo anterior; éste está completo y se prolonga por el lado lingual bajo el protocono, enseguida estrecha fuertemente, transformándose en un tenue cíngulo lingual, hasta alcanzar el postprotocíngulo; el cíngulo labial es prácticamente inexistente salvo en la región del parastilo; el cíngulo posterior va estrechándose paulatinamente en el sentido labial, hasta casi desaparecer bajo el metacono.

Discusión: La familia de los extintos Paromomyidae, conocida en el Terciario inferior de América del Norte y de Europa, fue tradicionalmente considerada como una radiación arcaica del orden de los Primates. Al contrario del concepto amplio de GINGERICH (1976) y de SZALAY & DELSON (1979) para la familia Paromomyidae, muchos otros autores la restringieron a los géneros de la subtribu Paromomyina (*in* SZALAY & DELSON 1979, p.

51): *Paromomys*, *Ignacius* y *Phenacolemur*. Ya anteriormente BOWN & ROSE (1976) habían resucitado el género *Ignacius*, considerándolo en conjunto con *Paromomys* y *Phenacolemur* los tres únicos géneros de aquella familia; son seguidos por ROSE & GINGERICH (1976), y ROSE (1981). ROSE & BOWN (1982) crean e introducen en esta familia el género *Elwynella*. GODINOT (1984) añade el género *Arcius*, creado para los Paromomyidae del Eoceno inferior de Europa. GUNNEL (1989, p. 14) cita cuatro géneros para la familia Paromomyidae (*Paromomys*, *Ignacius*, *Phenacolemur* y *Elwynella*), pero se refiere a los Paromomyidae del Esparnaciense de Francia como pertenecientes a *Phenacolemur*, en vez de *Arcius* como había propuesto Godinot.

BEARD (1989, 1990), al estudiar algunos dientes asociados con partes del esqueleto de *Phenacolemur* y de *Ignacius* encontrados en el Eoceno inferior de Wyoming, verificó que esos animales compartían importantes adaptaciones funcionales con el género *Cynocephalus* (lémur volador), único representante actual del orden Dermoptera. Los restos fósiles postcraneales estudiados lo llevaron a sugerir que los paromomiídeos habrían poseído una membrana planeadora homóloga de la de *Cynocephalus* y que ellos representarían el único registro fósil del orden Dermoptera. Este descubrimiento representa una innovación significativa, en la medida en que altera la posición sistemática de toda una familia (interpretada, hasta ese momento, como representativa de los primates primitivos) para incluirla en el orden de los dermópteros.

Los paromomiídeos de Silveirinha fueron inicialmente identificados como *Phenacolemur* cf. *fuscus* (in ANTUNES & RUSSELL, 1981). La publicación del género *Arcius* y la transferencia de las especies *fuscus* y *lapparenti* al mismo dieron nueva luz al conocimiento de los paromomiídeos de Europa. Los especímenes de Silveirinha son mucho más próximos de *Arcius* que de los *Phenacolemur* americanos; y con relación a las tres especies europeas, es con *A. rougieri* con la que la población de Silveirinha tiene mayor proximidad, aunque mantenga caracteres específicos propios.

El género *Arcius* (cuya especie tipo es *A. rougieri* GODINOT, 1984 de Palette) fue fundamentado, en gran parte, en la morfología de la dentición antemolar superior e inferior (los M_3 y M^2 de *A. rougieri* son desconocidos). Al contrario, *A. zbyzewskii* posee representantes de todos los molares, siendo el P^4 el único premolar conocido. Por otro lado, el M_3 de *A. zbyzewskii* es un diente con características muy propias (con 3º lóbulo muy corto y estrecho) que lo distinguen de todos los paromomiídeos americanos y europeos (*A. fuscus* y *A. lapparenti*). El hecho de que los M_1 y M_2 de *A. zbyzewskii* y de *A. rougieri* sean más próximos de que los homólogos de *A. fuscus* y *A.*

lapparenti lleva a suponer que el M_3 de *A. rougieri* habría sido también más próximo del de *A. zbyzewskii*. A pesar del desconocimiento de parte de la dentición de las especies de Silveirinha y de Palette, parece cierta su atribución al mismo género.

Las especies *A. fuscus* (RUSSELL, LOUIS & SAVAGE, 1967) de Mutigny y, sobre todo, *A. lapparenti* (RUSSELL, LOUIS & SAVAGE, 1967) de Avenay, son bastantes alejadas de *A. zbyzewskii*. Algunos caracteres morfológicos parecen indicar mayor primitivismo de la especie de Silveirinha, particularmente: el tamaño inferior, la tendencia a poseer trigónidos más largos (especialmente el M_3) y con pared posterior más oblicua, las cuencas del trigono y postero-lingual menos excavadas, tendencia a que la cuenca postero-lingual esté menos expandida posteriormente, la inexistencia de postprotocresta en el P^4 y en el M^3 , ausencia de la cresta paracono-preprotocresta en el P^4 (en relación a *A. fuscus*), y la tendencia para que el paracono domine más el metacono en el P^4 (en comparación con *A. lapparenti*). Otros caracteres son, sin embargo, bastante evolucionados en *A. zbyzewskii*, como el P^4 muy desarrollado (proporcionalmente igual al de *A. fuscus* y *A. lapparenti*) y los incipientes paracónidos de sus M_1 y M_2 (siendo desarrollados en los homólogos del primitivo *Paromomys*), generalmente bastante inferiores a los de aquellas especies. Con estos datos, sería arriesgado considerar *A. zbyzewskii* como ancestral de las especies de Mutigny y de Avenay. Más acertado parece, de momento, considerar *A. zbyzewskii* como perteneciente a un linaje diferente, pero muy primitivo.

Más próxima de *A. zbyzewskii* es la especie de Palette. Algunas diferencias señaladas (Tabla 1) como el tamaño un poco inferior, el menor relieve de sus dientes yugales, la tendencia a que las cuencas del talónido, trigono y postero-lingual sean menos profundas en los molares, y esta última sea menos prolongada posteriormente en los M^1 y M^2 , constituyen caracteres plesiomórficos de *A. zbyzewskii* en relación a *A. rougieri*. Por el contrario, el paracónido menos individualizado, el mayor tamaño del P^4 , y la cuenca postero-lingual del M^3 un poco más prolongada lingualmente, son caracteres apomórficos de *A. zbyzewskii*. El escaso número de especímenes así como la inexistencia de algunos tipos de dientes en ambas especies, no permite conocer la variabilidad intra-específica ni, en algunos casos (M_3 por ejemplo), establecer comparaciones. Por ejemplo, el enorme P^4 de *A. zbyzewskii* puede representar el límite máximo de tamaño para la especie (el otro P^4 SV1-25 parece haber sido bastante inferior). En cuanto a la tendencia para que la cuenca postero-lingual sea menos profunda y menos prolongada posteriormente en *A. zbyzewskii*, existen algunas excepciones: el M^3 de *A. zbyzewskii* posee (al contrario de los otros molares) cuenca postero-lingual un poco más extensa lingualmente que en el homólogo de *A. rougieri*, y en el P^4 parece tan profunda como en los homólogos de Palette.

Arcius zbyzewskii / *Arcius rougieri*

Arcius zbyzewskii posee las siguientes diferencias en relación a *A. rougieri*:

- tamaño igual o poco menor
- relieve inferior
- M₁: trigónido más rectangular
- M₁ y M₂: paracónido menos individualizado
- M₁ y M₂: talónido un poco menos profundo
- M₁ y M₂: hipoconúlido más incipiente y en posición más labial
- M₁ y M₂: ausencia de cingulo posterior
- P⁴: cingulo labial más ancho, excepto en la parte más anterior
- P⁴: cingulo anterior completo
- P⁴: postprotocingulo más alto
- P⁴: preprotocresta unida al cingulo anterior
- M¹: cuenca postero-lingual menos prolongada posteriormente
- M¹: cuencas del trigono y postero-lingual menos profundas
- molares superiores: cingulo antero-lingual siempre presente y más fuerte
- M¹ y M³: existencia de cingulo lingual
- M³: cingulo labial menos fuerte en la región más anterior
- M³: cuenca postero-lingual un poco más extensa postero-lingualmente

Tabla 1.—Resumen de los caracteres distintivos de *A. zbyzewskii* en relación a *A. rougieri*.

Table 1.—Résumé des caractères distinctifs de *A. zbyzewskii* par rapport à *A. rougieri*.

Las excepciones referidas son una alerta para el desconocimiento de la variabilidad de estas poblaciones y un impedimento para saber, con seguridad, la relación de polaridad entre ellas. Siendo ambas primitivas, queda por esclarecer su parentesco y, en particular, si habrían pertenecido o no al mismo linaje y, en caso afirmativo, cual será la más ancestral.

Orden PRIMATES LINNAEUS, 1758

Suborden ADAPIFORMES HOFFSTETTER, 1977

Familia Adapidae TROUSSERT, 1879

Género *Donrussellia* SZALAY, 1976

Donrussellia lusitanica n. sp.

(Lám. 2, Figs. 1-9; Lám. 3, Figs. 1 y 2)

1981 *Donrussellia* cf. *provincialis* ANTUNES & RUSSELL: p. 1101.

Tipo: M₂, SV3-327 (col. Silveirinha CEPUNL, Monte de Caparica), Lám. 3, Fig. 2.

Material: Además del tipo se conocen 16 dientes, algunos que figuran en las Láms. 2 y 3, representando todos los molares superiores e inferiores y un premolar superior y otro inferior. Existen también los siguientes fragmentos: DP₄: SV3-157, dcho.; M₂: SV2-100, izq.; M₃: SV1-102, izq.; fragmentos linguales de molares superiores: SV2-109, SV2-105 y SV2-108; fragmento labial de molar superior: SV2-106; M¹ o M²: SV3-57, dcho. y SV3-330, izq.; M¹: SV3-64, dcho., sin esmalte; M³: SV3-335, izq., SV3-336, izq. y SV1-26,

LÁMINA 2

Figs. 1-9. *Donrussellia lusitanica* n. sp. de Silveirinha.

1.-SV2-27, M¹ izq.; vista oclusal; 2.-SV2-112, M² izq.; vista oclusa; 3.-SV2-111, M³ izq.; a: vista labio-oclusal.; b: vista oclusal; 4.-SV3-334, P³ izq.; vista posterior; 5.-SV3-58, M₁ dcho.; a: vista postero-oclusal; b: vista labio-oclusal; 6.-SV3-178, DP₄ izq.; a: vista oclusal.; b: vista labio-oclusal; 7.-SV3-135, M₁ dcho.; vista labio-oclusal; 8.-SV1-28, M₁ dcho.; vista oclusal; 9.-SV2-103, M₂ dcho.; vista oclusal.

Fotografías de Mme C. Weber (M.n.H.n., Paris). Col. depositada en el Centro de Estratigrafía e Paleobiología da Universidade Nova de Lisboa, Portugal.
Escala = 1 mm.

PLANCHE 2

Figs. 1-9. *Donrussellia lusitanica* n. sp. de Silveirinha.

1.-SV2-27, M¹ g.; vue oclusale; 2.-SV2-112, M² g.; vue oclusale; 3.-SV2-111, M³ g.; a: vue labio-occlusale.; b: vue oclusale; 4.-SV3-334, P³ g.; vue postérieure; 5.-SV3-58, M₁ d.; a: vue postéro-occlusale; b: vue labio-occlusale; 6.-SV3-178, DP₄ g.; a: vue oclusale.; b: vue labio-occlusale; 7.-SV3-135, M₁ d.; vue labio-occlusale; 8.-SV1-28, M₁ d.; vue oclusale; 9.-SV2-103, M₂ d.; vue oclusale.

Photos de Mme C. Weber (M.n.H.n., Paris). Collection déposée au Centro de Estratigrafía e Paleobiología da Universidade Nova de Lisboa, Portugal.
Echelle = 1 mm.

LAMINA 2

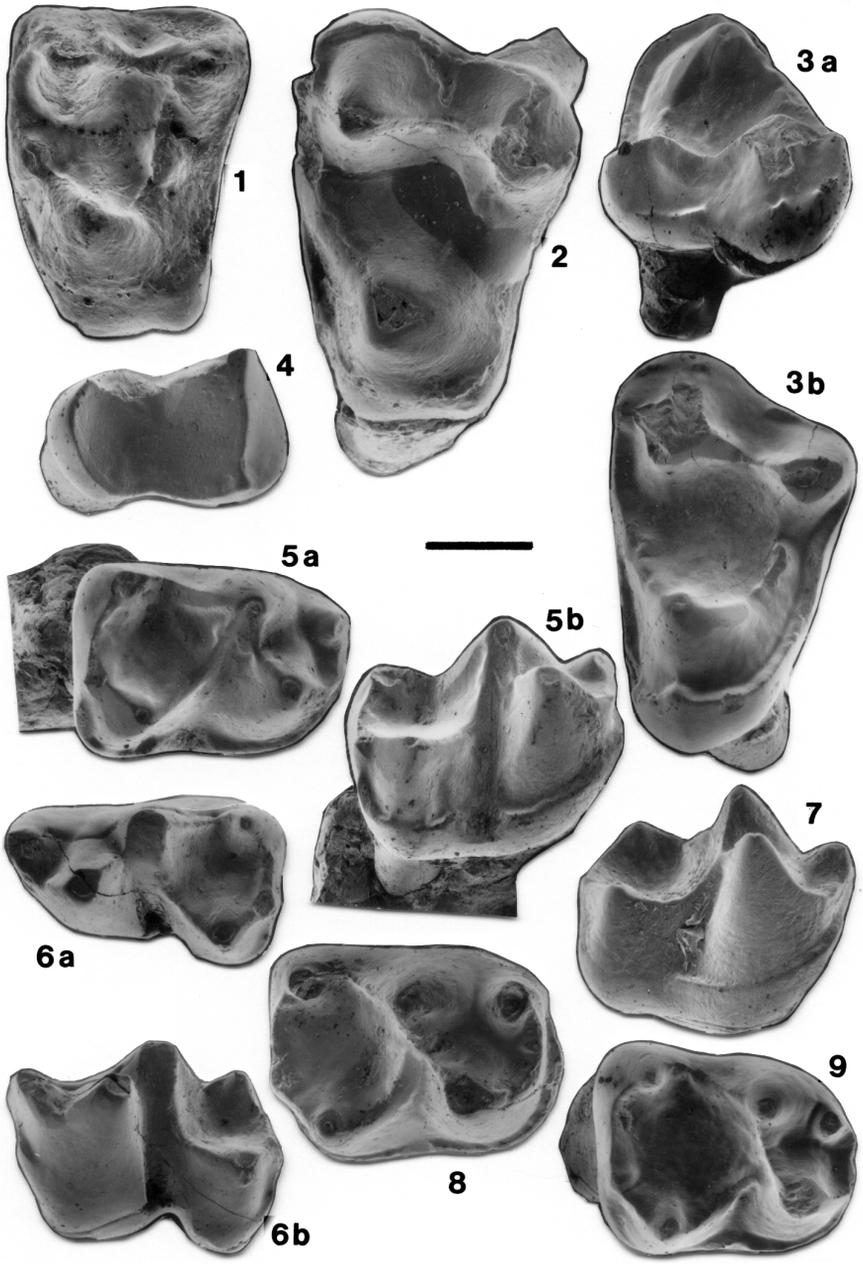


LÁMINA 2

dcho. Todos los ejemplares pertenecen a la col. Silveirinha CEPUNL depositada en el «Centro de Estratigrafía e Paleobiología da Universidade Nova de Lisboa», Monte de Caparica, Portugal.

Medidas: DP₄ izq. (SV3-178; 2,67x1,58 mm); M₁ dcho. (SV3-58; 2,67x1,83 mm); M₁ dcho. (SV1-28; 2,83x2,08 mm); M₁ dcho. (SV3-135; 2,75x1,92 mm); M₁ dcho. (SV3-556; 2,67x 1,92 mm); M₁(²) dcho. (SV1-105; -x1,92 mm); M₂ dcho. (SV2-101; -x 2,00 mm); M₂ dcho. (SV2-103; 2,58x2,05 mm); M₂ izq. (*Tipo* SV3-327; 2,75x2,25 mm); M₂ izq. (SV3-134; 2,58 x - mm); M₃ izq. (SV3-124; 3,33x1,88 mm); P³ izq. (SV3-334; -x2,33 mm); M¹ izq. (SV2-27; 2,42x3,17 mm); M¹(²) izq. (SV3-428; -x3,17 mm); M¹ dcho. (SV2-104; 2,47x3,08 mm); M² izq. (SV2-112; 2,50x3,58 mm); M³ izq. (SV2-111; 2,17x3,33 mm).

Yacimiento tipo: Silveirinha (Baixo Mondego) Portugal.

Estratigrafía: Eoceno Inferior (Neustriense inferior, próximo del límite Paleoceno-Eoceno).

Etimología: El nombre de la especie evoca Lusitania, antigua provincia romana, en cuyo territorio se sitúa Silveirinha.

Diagnosis: Especie de pequeño tamaño. Molares inferiores con paracónido poco desarrollado y trigónido corto en relación al talónido. En los molares superiores existe un pliegue *Nannopithex*, poco voluminoso, y la postparacónulo-cresta es inexistente (vestigial en un único ejemplar).

Diagnosis diferencial: Especie de tamaño bastante inferior al de *D. magna*, poco superior al de *D. gallica*, e igual o ligeramente superior al de *D. provincialis*. Los molares inferiores de *D. lusitanica* se distinguen de las otras tres especies por el paracónido menor y por el trigónido más corto en relación al talónido (siendo esta última diferencia menos acentuada con respecto a *D. gallica*). Los M¹ de *D. lusitanica* difieren, entre otros aspectos, de los de *D. provincialis* y *D. gallica* porque son más largos antero-posteriormente y, en consecuencia, de contorno más cuadrangular. El pliegue *Nannopithex*, que se observa en los M¹ y M² de *D. lusitanica*, los diferencia de los homólogos de *D. gallica*; la ausencia de postparacónulo-cresta los distingue de *D. provincialis*.

Descripción: Se evitará la descripción pormenorizada del material de Silveirinha una vez que coincide esencialmente con la de la población de *Donrussellia provincialis* GODINOT, 1978, de Rians, descrita exhaustivamente por este autor (1981, pp. 70-76). Serán solamente referidos los caracteres específicos y variables de *D. lusitanica*.

En los molares inferiores, el paralófidio, que es transversal en su parte más anterior, se curva bruscamente, haciendo un ángulo aproximado de 90°, cuando alcanza el flanco anterior del protocónido. Este trayecto del paralófidio confiere contorno casi cuadrangular al trigónido. El paracónido es una cúspi-

de pequeña, bien separada del metacónido, que disminuye de volumen del M_1 al M_3 . El hipocónulido está variablemente desarrollado pero, en general, es pequeño.

El DP_4 está representado por un ejemplar completo (SV3-178, Lám. 2, Fig. 6) y por un talónido (SV3-157). La morfología es semejante a la de los M_1 , aunque es más estrecho. Posee, como en los molares, tres cúspides en el talónido; dos de ellas (hipocónido y hipocónulido), están próximas y unidas por una cresta. El trigónido, muy estrecho y más largo que en el M_1 , tiene forma de triángulo aproximadamente isósceles; el paralófidio es casi rectilíneo; el paracónido, desarrollado, es bastante más anterior que en el M_1 ; y el metacónido es más posterior que en el primer molar.

Los molares superiores (M^1 y M^2) poseen contorno casi rectangular, siendo M^2 más estrecho antero-posteriormente; M^3 es casi triangular. Entre el protocono y el cíngulo posterior persiste el pliegue *Nannopithex*, no muy desarrollado. Los caracteres variables en el M^1 son: la trayectoria de la postprotocresta, y la postparacónulo-cresta. La postprotocresta puede ser: continua (SV3-428), partiendo en dirección posterior, y haciendo, en seguida, una curva angulosa que la obliga a tomar la dirección transversal, hasta alcanzar el metacónulo; o ligeramente discontinua (SV2-27, Lám. 2, Fig. 1), partiendo un primer brazo de la cumbre del protocono, en dirección posterior e interrumpiéndose; un segundo brazo, más anterior, parte de un nivel más bajo y se une al metacónulo. La postparacónulo-cresta no existe en los M^1 , con excepción de SV2-104, donde es incipiente. En SV2-104 se esboza una pequeña cresta que parte de la extremidad lingual del cíngulo posterior y sube por el flanco del protocono, en dirección a la postprotocresta; en este último espécimen existe un hipocono incipiente. En cuanto al M^2 , el único espécimen está muy gastado y no parece poseer postparacónulo-cresta; la postprotocresta, que parece interrumpida, dibuja una curva posterior, como en el M^1 . Los M^3 tienen paracono bastante mayor que metacono; lado labial (solamente completo en SV2-111, Lám. 2, Fig. 3), con ligero ectoflexo y con cíngulo labial muy débil en SV2-111 (interrumpido en las partes postero-labiales de las bases del metacono y del paracono, Lám. 2, Fig. 3 a), o más fuerte en SV1-26; la postprotocresta es variable, pudiendo llegar hasta cerca de la base del metacono (SV2-111), o ser interrumpida antes (SV3-335); el paracónulo es muy pequeño (SV2-111, SV1-26) o prácticamente ausente (SV3-335).

SV3-334 (Lám. 2, Fig. 4), infelizmente fracturado anteriormente, es el único premolar superior de Silveirinha, que debe corresponder a un P^3 .

Discusión: El género *Donrussellia* tiene, hasta el momento, tres especies conocidas. La especie tipo *D. gallica* (RUSSELL, LOUIS & SAVAGE, 1967) de

Avenay, inicialmente atribuída, con interrogación, al género *Teilhardina* por aquellos autores, sirvió de base para la creación del género *Donrussellia*. En 1977 SAVAGE, RUSSELL & WATERS la colocan como sub-género de *Teilhardina*. El descubrimiento de la segunda especie en Rians, *D. provincialis* GODINOT, 1978, vino a confirmar la validez del género. Por fin una tercera especie, *D. magna*, es descrita por GODINOT *et al.* (1987) para el pequeño primate del Esparnaciense de Palette.

Las relaciones de polaridad entre las especies de *Donrussellia* han sido muy discutidas, especialmente por GODINOT (1978, 1981). El autor considera que *D. provincialis* es más primitiva que *D. gallica* porque esta última posee, con relación a la primera: hipocónulido reducido y paracónido situado labialmente en los M_2 y M_3 ; P_4 estrecho y alargado anteriormente, posición retrasada del metacónido en relación al protocónido y posición labial de la cumbre del talónido; molares superiores con metastilo más reducido, cingulo lingual más desarrollado y ausencia de pliegue *Nannopithex*. En cuanto al paracónido, más pequeño en *D. provincialis*, fue considerado (GODINOT, 1978) el único carácter derivado de *D. provincialis* con respecto a *D. gallica* (según SAVAGE, RUSSELL & WATERS, 1977), lo que implicaba la existencia de, por lo menos, dos linajes de *Donrussellia* en el Esparnaciense. En 1981, GODINOT altera su opinión y considera más simple admitir la existencia de un único linaje *D. provincialis* - *D. gallica*, lo que llevaría a considerar el paracónido menor de la primera como un carácter ancestral o como una reversión.

El descubrimiento de la tercera especie, *D. magna*, lleva GODINOT (1987) a admitir la existencia de otro linaje de tamaño grande, representado por *D. magna*. Considera, sin embargo, que esta especie es muy primitiva por poseer los siguientes caracteres ancestrales: P_4 poco molarizado; entocónido bastante desarrollado; y lóbulo del hipocónulido de M_3 corto y separado del talónido por surcos transversales. Estos caracteres podrían ser plesiomórficos en relación a *D. provincialis*, pero el tamaño grande de *D. magna* no permite considerarla como ancestral de las otras dos especies. En cuanto al paracónido, aparentemente menor en *D. magna* que en *D. provincialis*, indicaría una especialización precoz en *D. magna* (GODINOT *et al.*, 1987).

La especie de Silveirinha, inicialmente identificada como *D. cf. provincialis* (ANTUNES & RUSSELL, 1981), está hoy mejor documentada y, aunque tenga muchas afinidades con la especie de Rians, mantiene una serie de caracteres morfológicos persistentes que la diferencian de ésta. Con tamaño ligeramente superior al de *D. gallica* es, con mucho, muy inferior a *D. magna*, por lo que sería incluíble en el linaje *D. provincialis* - *D. gallica*.

<i>D. lusitanica</i> / <i>D. provincialis</i>	Polaridad de <i>D. lusitanica</i> en relación a <i>D. provincialis</i>
paracónido menor trigónido más corto en relación al talónido el hipocónulido tiende a ser menor M ¹ : ligeramente más cuadrangular ausencia de postparacónulo-cresta	apomórfico apomórfico tendencia apomórfica apomórfico apomórfico
<i>D. lusitanica</i> / <i>D. magna</i>	Polaridad de <i>D. lusitanica</i> en relación a <i>D. magna</i>
tamaño menor paracónido un poco menor trigónido más corto en relación al talónido	plesiomórfico tendencia apomórfica apomórfico
<i>D. lusitanica</i> / <i>D. gallica</i>	Polaridad de <i>D. lusitanica</i> en relación a <i>D. gallica</i>
tamaño mayor paracónido menor posición más lingual del paracónido hipocónulido siempre presente trigónido más corto en relación al talónido M ¹ y M ² : cingulo lingual algo menos fuerte presencia de pliegue <i>Nannopithex</i> M ¹ : más cuadrangular	apomórfico apomórfico plesiomórfico plesiomórfico apomórfico tendencia plesiomórfica plesiomórfico apomórfico

Tabla 2.—Resumen de los caracteres distintivos (cuya polaridad es reconocible) entre *D. lusitanica* y las restantes especies reconocidas del género.

Table 2.—Résumé des caractères distinctifs (dont la polarité est reconnue) entre *D. lusitanica* et le reste des espèces reconnues du genre.

D. lusitanica es una especie muy primitiva, siendo difíciles de interpretar las relaciones de parentesco con las otras especies del género (Tabla 2). La especie de Silveirinha posee algunos caracteres apomórficos en relación a *D. provincialis*, como son: en los molares inferiores, el paracónido menos desarrollado, el trigónido que ocupa un espacio menor del diente, y cierta tendencia para el menor tamaño del hipocónulido; en los molares superiores, la ausencia (o vestigio) de postparacónulo-cresta, y la configuración ligeramente más cuadrangular de los M¹. Un linaje *D. provincialis* - *D. lusitanica* estaría, así, justificado.

D. lusitanica es plesiomórfica en relación a *D. gallica* en los siguientes aspectos: la posición más lingual del paracónido; cingulo lingual ligeramente menos desarrollado en algunos M¹ y M²; la existencia de pliegue *Nannopithec*; y la presencia de hipocónulido en todos los especímenes. Al contrario, el mayor tamaño, el paracónido más débil, la importancia algo menor del trigónido en relación al talónido y el contorno más cuadrangular de los molares superiores son caracteres apomórficos de la especie de Silveirinha en relación a la de Avenay. Una interpretación posible sería considerar la especie de Silveirinha como término intermedio del linaje de pequeño tamaño: *D. provincialis* - *D. lusitanica* - *D. gallica*. Sin embargo, algunos caracteres son difícilmente explicables en esta interpretación: primero el hecho de que el paracónido sea menos desarrollado en Silveirinha que en las otras especies; así se hace difícil admitir un término evolutivo intermedio en que el desarrollo del paracónido sea inferior al de los dos extremos. El mismo argumento es válido en relación al trigónido, más corto en *D. lusitanica* que en *D. provincialis* y *D. gallica*. La exclusión de la especie de Avenay de este linaje parece, por el momento, la solución más convincente. Esto equivale a retomar la hipótesis inicial de GODINOT (1978), de que *D. provincialis* y *D. gallica* pertenecerían a linajes diferentes; y, por otro lado, a reconsiderar como apomórfico el pequeño paracónido de la especie de Rians en relación a la de Avenay.

Por último, *D. lusitanica* es plesiomórfica en relación a *D. magna* por el menor tamaño. Por el contrario, la especie de Silveirinha es menos primitiva que la de Palette en cuanto a los caracteres siguientes: paracónido menos desarrollado y trigónido más corto con relación al talónido. MARANDAT (1991) considera que tres molares superiores de Fordones son probablemente atribuibles a *D. magna*. Teniendo en cuenta la descripción y figuras de estos molares parece ser la presencia de una pequeña postparacónulo-cresta (además del tamaño mayor) el carácter que más los distingue de los homólogos de *D. lusitanica*. Si los molares superiores de Fordones fueran atribuibles a *D. magna*, entonces la postparacónulo-cresta de estos molares es otro carácter primitivo, con respecto a *lusitanica*. A pesar de la persistencia de algunos caracteres primitivos en *D. magna*, no es razonable considerar esta especie, de tamaño grande, como ancestral de la pequeña especie de Silveirinha. Así, el pequeño tamaño de *D. lusitanica* impide su inclusión en el linaje de *D. magna*.

En conclusión, estamos en presencia de cuatro especies muy primitivas, cuyas relaciones de parentesco son difíciles de interpretar, una vez que no se vislumbra un sentido lineal de evolución entre ellas. Tres linajes parecen, sin embargo, justificarse: *D. provincialis* - *D. lusitanica*; *D. gallica*; y *D. magna*.

Si el linaje *D. provincialis* - *D. lusitanica* fuese válido, significaría ancestralidad de la primera con respecto a la segunda y, en consecuencia, edad más antigua para Rians. Por el contrario, otros taxones de Silveirinha (*Diacodexis antunesi*, *Paschatherium marianae*, *Hyracotherium* cf. *vulpiceps*) parecen argumentar en el sentido de mayor antigüedad de Silveirinha en relación a Rians; esto equivaldría a considerar *D. provincialis* como una forma arcaica pero persistente en Rians.

Orden RODENTIA BOWDICH, 1821

Familia Ischyromyidae ALSTON, 1876

Subfamilia Ailuravinae MICHAUX, 1968

Género *Meldimys* MICHAUX, 1968

Meldimys cardosoi n. sp.

(Lám. 3, figs. 3-13; Lám. 4, Figs. 1-9)

cf. 1981 *Pseudoparamys teilhardi* ANTUNES, p. 257.

cf. 1981 *Pseudoparamys* sp., ANTUNES & RUSSELL, p. 1101.

1987 *Ailuravus* FLYNN, RUSSELL & DASHZEV, p. 150.

Tipo: SV3-342, fragmento de maxilar izquierdo con P⁴M¹⁻³ (col. Silveirinha CEPUNL, Monte de Caparica), Lám. 4, Fig. 7.

Material: Además del tipo se conocen cincuenta y tres dientes aislados, representando todos los molares superiores e inferiores y los P₄, P⁴ y DP⁴. Existen, también, los siguientes fragmentos: M₁: SV1-14, izq.; M₂: SV1-3, talónido izq. y SV3-588, trigónido dcho.; M₂ (o M₁): SV1-7, izq. y SV3-194, dcho.; M₃: SV1-4 (sin esmalte), dcho. y SV2-23, talónido izq.; DP⁴: SV1-31, dcho., SV1-21, izq. y SV1-45 (sin esmalte), dcho.; P⁴ (o DP⁴): SV1-118, dcho.; M¹: SV1-17 (sin esmalte), izq.; M¹ (o M²): SV3-243 (muy erosionado), dcho., SV2-53 (fragmento lingual, sin esmalte), dcho., SV1-20, izq., SV1-119, dcho., SV1-23, dcho., SV1-22, izq. y SV3-549, izq.; M³: SV3-233 (sin esmalte), dcho. y SV3-499, dcho. Todos los ejemplares pertenecen a la col. Silveirinha CEPUNL depositada en el «Centro de Estratigrafía e Paleobiología da Universidade Nova de Lisboa», Monte de Caparica, Portugal.

Medidas: ver Tablas 3 y 4.

Yacimiento tipo: Silveirinha (Baixo Mondego) Portugal.

Estratigrafía: Eoceno Inferior (Neustriense inferior, próximo del límite Paleoceno-Eoceno).

Etimología: Especie dedicada al Dr. João Luis Cardoso, de la «Universidade Abierta», Portugal.

Código	Diente	Longitud	Anchura	Código	Diente	Longitud	Anchura
SV2-50	P ₃ izq.	1.82	1.40	SV2-49	M ₂ izq.	2.24	1.89
SV2-48	P ₄ dcho.	1.75	1.47	SV3-487	M ₂ izq.	2.45	2.10
SV3-553	P ⁴ izq.	1.61	1.26	SV3-500	M ₂ dcho.	2.45	2.03
SV3-556	P ₄ dcho.	1.75	1.47	SV1-6	M ₃ izq.	2.52	1.89
SV3-552	P ₄ izq.	1.68	1.40	SV3-293	M ₃ dcho.	2.59	1.85
SV3-546	P ⁴ dcho.	—	1.40	SV3-354	M ₃ dcho.	est. 2.59	est. 1.96
SV3-355	M ₁ dcho.	2.17	1.82	SV3-557	M ₃ dcho.	2.45	1.86
SV3-202	M ₁ dcho.	2.10	1.96	SV1-5	M ₃ dcho.	2.80	2.10
SV3-258	M ₁ dcho.	2.03	1.75	SV3-353	M ₃ dcho.	2.45	1.82
SV3-294	M ₁ dcho.	2.03	1.75	SV3-356	M ₃ izq.	2.56	1.89

Tabla 3.—Medidas (en mm) de los dientes inferiores de *Meldimys cardosoi* nov. sp. de Silveirinha. (est.= medida aproximada)

Table 3.—Mésures (en mm) des dents inférieures de *Meldimys cardosoi* nov. sp. de Silveirinha. (est.= mesure approximative)

Código	Diente	Longitud	Anchura	Código	Diente	Longitud	Anchura
SV3-342	Max. con:			SV3-122	M ¹ izq.	1.86	2.17
Tipo	P ⁴ izq.	1.82	2.38	SV3-66	M ¹ dcho.	1.96	2.66
	M ¹ izq.	2.03	2.56	SV2-55	M ¹ izq.	1.96	2.66
	M ² izq.	2.10	2.38	SV2-57	M ¹ izq.	1.82	2.24
	M ³ izq.	2.17	1.96	SV2-59	M ¹ izq.	2.10	2.59
SV2-56	P ⁴ izq.	1.68	2.10	SV2-52	M1 izq.	est. 1.89	est. 2.52
SV3-349	P ⁴ izq.	1.40	2.10	SV3-554	M ¹ izq.	2.10	2.52
SV3-348	P (DP [?]) ⁴ dcho.	1.82	—	SV3-547	M ¹ izq.	1.82	2.38
				SV3-295	M ¹ (?) dcho.	est. 1.96	2.38
				SV3-564	M ¹ (?) dcho.	est. 2.24	est. 2.59
SV3-351	DP ⁴ izq.	1.68	1.93	SV2-58	M ² (?) dcho.	2.03	2.52
SV3-497	DP ⁴ izq.	est. 1.61	est. 1.89	SV2-54	M ² (?) dcho.	1.96	2.38
SV3-559	DP ⁴ dcho.	1.54	1.75	SV3-241	M ² (?) dcho.	est. 2.10	2.52
SV3-555	DP ⁴ izq.	1.75	2.24	SV3-551	M ² izq.	2.10	2.38
				SV3-558	M ² izq.	2.10	2.45
				SV3-292	M ² izq.	1.96	2.31
SV3-222	M ¹ (P ⁴ ?) dcho.	1.82	2.38	SV3-560	M ³ izq.	1.96	1.82
SV3-297	M ¹ (P ⁴ ?) dcho.	1.96	2.38	SV3-352	M ³ dcho.	est. 2.10	1.96
SV3-563	M ¹ (?) dcho.	est. 2.10	est. 2.52	SV3-291	M ³ izq.	est. 2.17	2.10
				SV3-562	M ³ dcho.	1.96	1.82
				SV3-484	M ³ dcho.	2.03	1.89
				SV3-478	M ³ izq.	—	est. 2.03
est.,	medida	aproximada		SV3-35	M ³ izq.	1.89	1.82

Tabla 4.—Medidas (en mm) de los dientes superiores de *Meldimys cardosoi* nov. sp. de Silveirinha.

Table 4.—Mésures (en mm) des dents supérieures de *Meldimys cardosoi* nov. sp. de Silveirinha.

Diagnosis diferencial: Especie de tamaño sensiblemente igual, o poco menor, que el de *M. louisi* (MICHAX, 1964) con dientes de esmalte liso. Los dientes inferiores se diferencian, también, por los caracteres siguientes: ausencia de crestas en las cuencas del trigónido y del talónido (a excepción de una ligera cresta en algunos M_3); ectolófidio menos desarrollado; metalófidio corto, que no llega a cerrar posteriormente el trigónido (excepto en SV3-294); hipocónulido más aislado y mejor separado del hipocónido y, sobretudo, del entocónido; trigónido algo más estrecho en el P_4 ; y cierta tendencia para la menor altura del metacónido (sobretudo en el P_4). En cuanto a los dientes superiores de *M. cardosoi*, se diferencian de los de la especie francesa porque poseen cónulos mejor aislados, sobretudo el paracónulo; crestas (lofos) menos marcadas, o prácticamente ausentes; mesostilo algo menor; molares con parastilo generalmente más desarrollado; relieve que tiende a ser un poco más bajo en bastantes M^{1-2} , debido a la altura un poco menor de las cúspides y de los cónulos (aunque en los DP^4 el hipocono sea más aislado y algo mayor); contorno menos cuadrado (especialmente de los M^1), con bordes antero y postero-labiales menos redondeados en los molares; y porque el metacono de los M^1 no está colocado lingualmente en relación al paracono.

Descripción: Todos los dientes tienen esmalte liso. Del P^4 al M^3 hay una tendencia al alargamiento antero-posterior y, por consiguiente, al aumento de la distancia entre el paracono y el metacono, así como al aumento de la anchura del lado lingual. Por otro lado, la anchura de los dientes disminuye de M^1 a M^3 . Del P_4 al M_3 se verifica una tendencia al aumento de la anchura y disminución de la altura del trigónido, así como al aumento del tamaño.

Los P^4 son casi rectangulares y estrechos antero-posteriormente. El metacónulo es desarrollado y aislado; el paracónulo es más pequeño y está más o menos unido al protolof. El hipocono, muy poco desarrollado o apenas un vestigio (SV3-349), se sitúa un poco más lingualmente que el protocono, en la prolongación del cingulo posterior. El cingulo, que es reducido anteriormente, acompaña todo el borde posterior. Tiene un pequeño mesostilo. La forma aparentemente más triangular del SV3-348 crea algunas dudas en cuanto a su determinación como premolar definitivo o de leche; estando incompleto lingualmente, no es posible decidir. De igual modo, el tamaño y la gran molarización de SV3-222 y de SV3-297 suscitan dudas sobre su determinación como premolares o molares. Es más probable que sean molares, por el tamaño, contorno y molarización. Existe, sin embargo, la posibilidad de que sean los P^4 correspondientes a los molares de mayores dimensiones; esta hipótesis se justifica porque el hipocono es menos desarrollado que en los molares (sobretudo en el SV3-297), por el

paracónulo menos aislado, y por el cingulo algo más fino en la región del parastilo.

Los DP⁴ son casi triangulares, con cúspides más cónicas que los P⁴ e hipocono en posición muy lingual. El cingulo rodea prácticamente toda la corona, salvo el lado lingual. El paracónulo puede ser cónico y aislado (SV3-351), o poco desarrollado y unido al protofofo (SV3-559).

Los M¹⁻² tienen contorno aproximadamente rectangular, con paracono, metacono y protocono casi piramidales, siendo el último el más alto y el

LÁMINA 3

- Figs. 1-2. *Donrussellia lusitanica* n. sp. de Silveirinha.
1.-SV3-124, M₃ izq.; vista oclusal. 2.-SV3-327, M₂ izq., **Tipo**; a: vista oclusal; b: vista linguo-oclusal;
- Figs. 3-13. *Meldimys cardosoi* n. sp. de Silveirinha.
3.-SV2-48, P₄ dcho., vista oclusal; 4.-SV3-552, P₄ izq.; vista labio-oclusal; 5.-SV3-258, M₁ dcho.; vista oclusal.
- Figs. 6 y 7: SV3-355, M₁ dcho.; 6.-vista oclusal;
7.-vista labio-oclusal; 8.-SV3-294, M₁ dcho.; vista labio-oclusal;
9.-SV2-49, M₂ izq.; vista oclusal; 10.-SV3-487, M₂ izq.; vista oclusal;
11.-SV3-293, M₃ dcho.; vista oclusal; 12.-SV3-557, M₃ dcho.; vista oclusal; 13.-SV3-353, M₃ dcho.; vista oclusal.

Fotografías de Mme C. Weber (M.n.H.n., Paris). Col. depositada en el Centro de Estratigrafía e Paleobiología da Universidade Nova de Lisboa, Portugal.

Escalas = 1 mm (escala gráfica diferente sólo para la Fig. 8).

PLANCHE 3

- Figs. 1-2. *Donrussellia lusitanica* n. sp. de Silveirinha.
1.-SV3-124, M₃ g.; vue oclusale; 2.-SV3-327, M₂ g., **Type**; a: vue oclusale; b: vue linguo-occlusale;
- Figs. 3-13. *Meldimys cardosoi* n. sp. de Silveirinha.
3.-SV2-48, P₄ d., vue oclusale; 4.-SV3-552, P₄ g.; vue labio-occlusale; 5.-SV3-258, M₁ d.; vue oclusale;
- Figs. 6, 7.-SV3-355, M₁ d.; 6.-vue oclusale;
7.-vue labio-occlusale; 8.-SV3-294, M₁ d.; vue labio-occlusale;
9.-SV2-49, M₂ g.; vue oclusale; 10.-SV3-487, M₂ g.; vue oclusale;
11.-SV3-293, M₃ d.; vue oclusale; 12.-SV3-557, M₃ d.; vue oclusale;
13.-SV3-353, M₃ d.; vue oclusale.

Photos de Mme C. Weber (M.n.H.n., Paris). Coll. déposée au Centro de Estratigrafía e Paleobiología da Universidade Nova de Lisboa, Portugal.

Echelles = 1 mm.

LAMINA 3

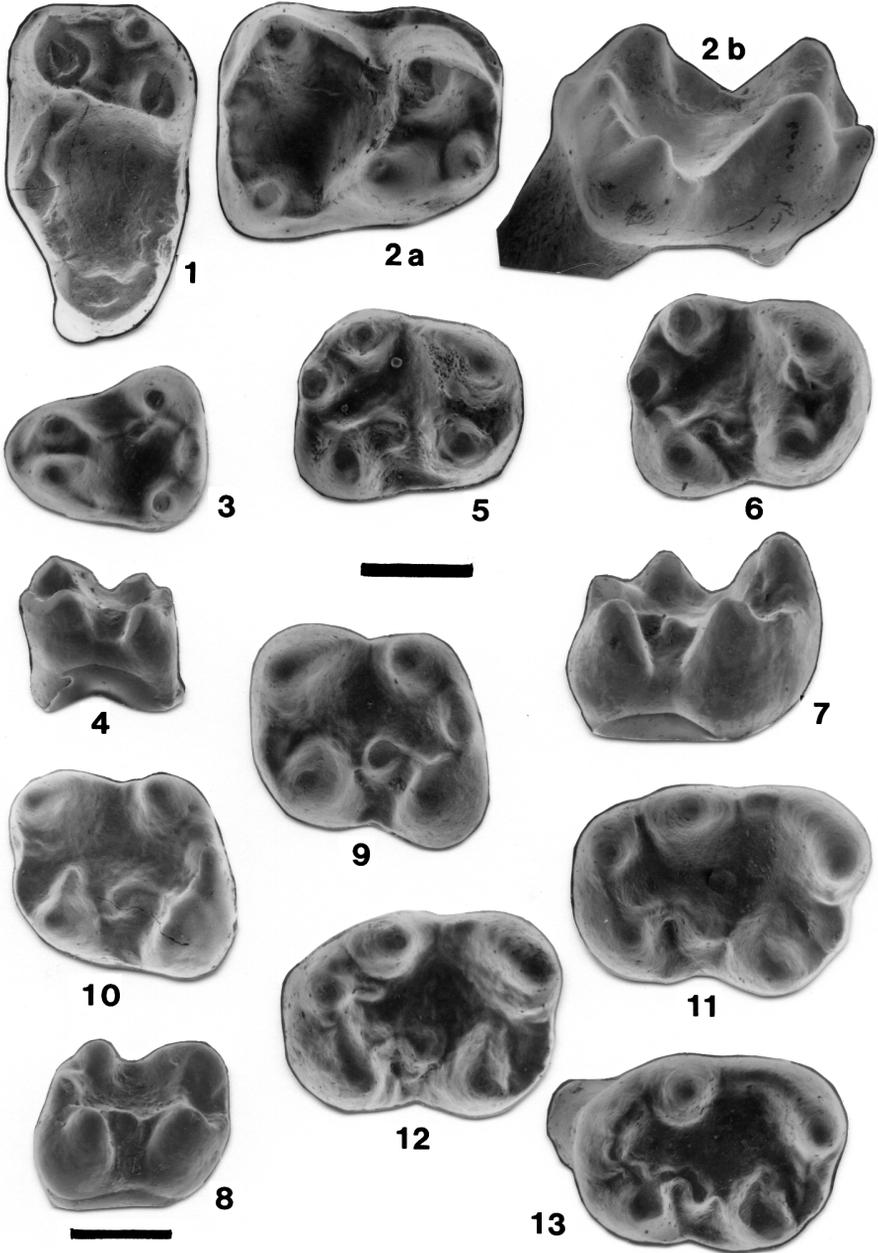


LÁMINA 3

metacono el menor. Los cónulos son cónicos, generalmente aislados, siendo mayor el metacónulo (que, en el SV3-297, es doble). El hipocono, desarrollado, corresponde al engrosamiento de la extremidad lingual del cingulo posterior, y es más bajo que el protocono, del cual está separado por un surco. El cingulo rodea todo el borde posterior y el anterior, siendo particularmente desarrollado a nivel del paracono, sobre todo en los M¹. El mesostilo está bien formado. Las crestas están poco definidas, siendo el protolofio algo más corto que el metalofio; entre ambos existe, a veces, un pequeño pliegue en el esmalte del borde labial del protocono.

No siempre es fácil distinguir el M¹ del M²; el maxilar SV3-342 (holotipo, Lám. 4, Fig. 7) fue útil para permitir detectar algunas diferencias: la mayor longitud antero-posterior del M² con respecto al M¹, con aumento de la distancia paracono-metacono; el parastilo, que es, generalmente, más desarrollado en el M¹; el lado lingual, más ancho en el M², posee un surco que separa el protocono del hipocono; dicho surco se sitúa más posteriormente en el M² que en el M¹ (ya que el hipocono se sitúa menos lingualmente en el M² que en el M¹). Sin embargo, algunos dientes están señalados en las Tablas 3 y 4 con interrogaciones por suscitar dudas en cuanto a su posición en el maxilar.

Existe alguna variabilidad en el desarrollo y en la localización del metacono (con respecto al paracono) entre los especímenes interpretados como M²: SV2-58, SV3-241 y SV2-54 poseen, en comparación con los restantes M², metacono menos desarrollado y en posición más lingual, en relación al paracono. Esta morfología hace el lado labial de este conjunto de dientes bastante más oblicuo que en los otros M².

Los M³ son triangulares. El metacono es muy reducido y modificado en relación a los M¹⁻² constituyendo una especie de cresta en el borde postero-labial, la cual tiende a unirse al metacónulo. Los cónulos son cónicos, siendo el metacónulo el mayor. El cingulo anterior es desarrollado; puede terminar en un parastilo separado del paracono por un surco (SV3-560, SV3-342, SV3-291), o puede el parastilo ser casi inexistente (SV3-352, SV3-478). El cingulo posterior es reducido. Tienen una pequeña cúspide estilar mediana (mesostilo), pero falta el hipocono.

En los P₄, el trigónido, bastante más elevado que el talónido, está constituido por el metacónido y el protocónido, separados por una pequeña cuenca limitada anteriormente por el anterolofido. Solo SV3-553, quizás por ser el más pequeño, posee metacónido y protocónido muy próximos, siendo la cuenca del trigónido casi inexistente. El metacónido es mucho más alto que el protocónido. El mesocónido, poco desarrollado, se sitúa sobre un incipiente ectolofido. El hipocónulido, bien desarrollado y aislado, es sensiblemente de la misma altura que el entocónido.

En los M_{1-2} la cuenca del trigónido está más desarrollada que en los P_4 ; generalmente comunica con el talónido, excepto en SV3-294 (Lám. 3, Fig. 8) en el cual el metalófidio cierra posteriormente el trigónido. El metacónido es el tubérculo más alto. El protocónido origina una cresta corta, postero-lingual (el metalófidio), y se une anteriormente al anterolófidio. El mesocónido, robusto, unido al hipocónido por una cresta (ectolófidio), está separado del protocónido por un surco de profundidad variable (excepto el SV3-294, en el que una cresta fina une el mesocónido y el protocónido). Los tres tubérculos del talónido son desarrollados y casi cónicos; el hipoconúlido es casi de la misma altura que el entocónido, y el hipocónido es el más alto. Los M_2 son mayores y poseen trigónido un poco menos elevado y más ancho que los M_1 .

Los M_3 tienen trigónido ancho y corto y talónido alargado posteriormente. El metacónido es el tubérculo más elevado. El protocónido está unido al anterolófidio, el cual presenta un engrosamiento en la parte más anterior. Del protocónido parte una cresta postero-lingual, el metalófidio, que no cierra totalmente el trigónido. El mesocónido es cónico, desarrollado y prolongado labialmente; está separado del protocónido y unido por una cresta al hipocónido. Puede haber otra cresta en la cuenca del talónido en dirección al hipoconúlido (SV3-557, Lám. 3, Fig. 12; SV1-6); este último tubérculo está individualizado, aunque separado únicamente por un débil surco del hipocónido, el cual es fuerte. El entocónido es cónico y está aislado. Existe variación en cuanto a la mayor o menor extensión postero-lingual del tercer lóbulo: en SV3-353 (Lám. 3, Fig. 13) el tercer lóbulo es corto y el hipoconúlido poco diferenciado.

Discusión: De todos los géneros de roedores del Eoceno inferior de Europa, es con *Meldimys* con el que la población de Silveirinha comparte más caracteres. Constituye, sin embargo, una población distinta de *M. louisii* de Mutigny, Avenay y Condé-en-Brie.

Con respecto a las especies atribuidas a *Paramys*, se verifican algunas semejanzas entre ciertos especímenes de la forma portuguesa y de Rians, denominados por GODINOT (1981) como «*P.*» cf. *pourcyensis* (MICHAUX, 1964); y, también, entre aquella y algunos molares superiores de Mutigny atribuidos a «*P.*» *ageiensis* MICHAUX, 1964. Así, comparando el M^2 SV3-551 (Lám. 4, Fig. 4) con el molar RI 201 («*P.*» cf. *pourcyensis* de Rians) se encuentran bastantes semejanzas porque ambos poseen paracono y metacono piramidales, siendo mayor el paracono; este último tubérculo es casi tan alto como el protocono; cónulos cónicos y aislados, siendo el metacónulo mayor; y mesostilo pequeño pero bien formado. En relación a «*P.*» *ageiensis* existen afinidades entre los especímenes SV3-551 o SV3-292 de la forma portuguesa y el molar superior MU 0008 de Mutigny.

El primitivismo de la población de Silveirinha queda patente por el pequeño tamaño y por algunos caracteres morfológicos, como: inexistencia de rugosidades en el esmalte; ausencia de crestas y de crenulaciones en los tubérculos y en la corona; presencia, en los dientes inferiores, de un hipocónulido aislado y desarrollado; y aislamiento de los cónulos y de los tubérculos de los molares superiores, que no tienden a estar organizados en crestas. Todos estos caracteres de *M. cardosoi* n. sp. pueden ser considerados plesiomórficos con respecto a *M. lousi*, y pueden sugerir la existencia de un linaje *M. cardosoi*-*M. lousi*.

El relieve algo inferior (cúspides y cónulos, a veces, más bajos; metacónido un poco menos elevado, sobre todo en el P₄) de *M. cardosoi* en relación a *M. lousi*, puede sugerir ciertas dudas en esta hipótesis. Aunque sea un carácter distintivo tenue y, por eso mismo, muy sutil, podría ser interpretado

LÁMINA 4

Figs. 1-9. *Meldimys cardosoi* n. sp. de Silveirinha.

- 1.-SV3-555, DP⁴ izq.; vista oclusal; 2.-SV2-56, P⁴ izq.; vista oclusal;
- 3.-SV3-554, M¹ izq.; vista oclusal; 4.-SV3-551, M² izq.; vista oclusal;
- 5.-SV3-560, M³ izq.; vista oclusal; 6.-SV2-55, M¹ izq.; vista oclusal;
- 7.-SV3-342, maxilar con P⁴-M³ izq., **Tipo**; a: vista oclusal; b: vista linguo-oclusal;
- 8.-SV3-351, DP⁴ izq.; vista oclusal; 9.-SV2-54, M² (?) dcho.; vista oclusal.

Fotografías de Mme C. Weber (M.n.H.n., Paris). Col. depositada en el Centro de Estratigrafía e Paleobiología da Universidade Nova de Lisboa, Portugal.
Escala = 1 mm.

PLANCHE 4

Figs. 1-9. *Meldimys cardosoi* n. sp. de Silveirinha.

- 1.-SV3-555, DP⁴ g.; vue occlusale; 2.-SV2-56, P⁴ g.; vue occlusale;
- 3.-SV3-554, M¹ g.; vue occlusale; 4.-SV3-551, M² g.; vue occlusale;
- 5.-SV3-560, M³ g.; vue occlusale; 6.-SV2-55, M¹ g.; vue occlusale;
- 7.-SV3-342, maxillaire avec P⁴-M³ g., **Type**; a: vue occlusale; b: vue linguo-occlusale;
- 8.-SV3-351, DP⁴ g.; vue occlusale; 9.-SV2-54, M² (?) d.; vue occlusale.

Photos de Mme C. Weber (M.n.H.n., Paris). Coll. déposée au Centro de Estratigrafía e Paleobiología da Universidade Nova de Lisboa, Portugal.
Echelle = 1 mm.

LAMINA 4

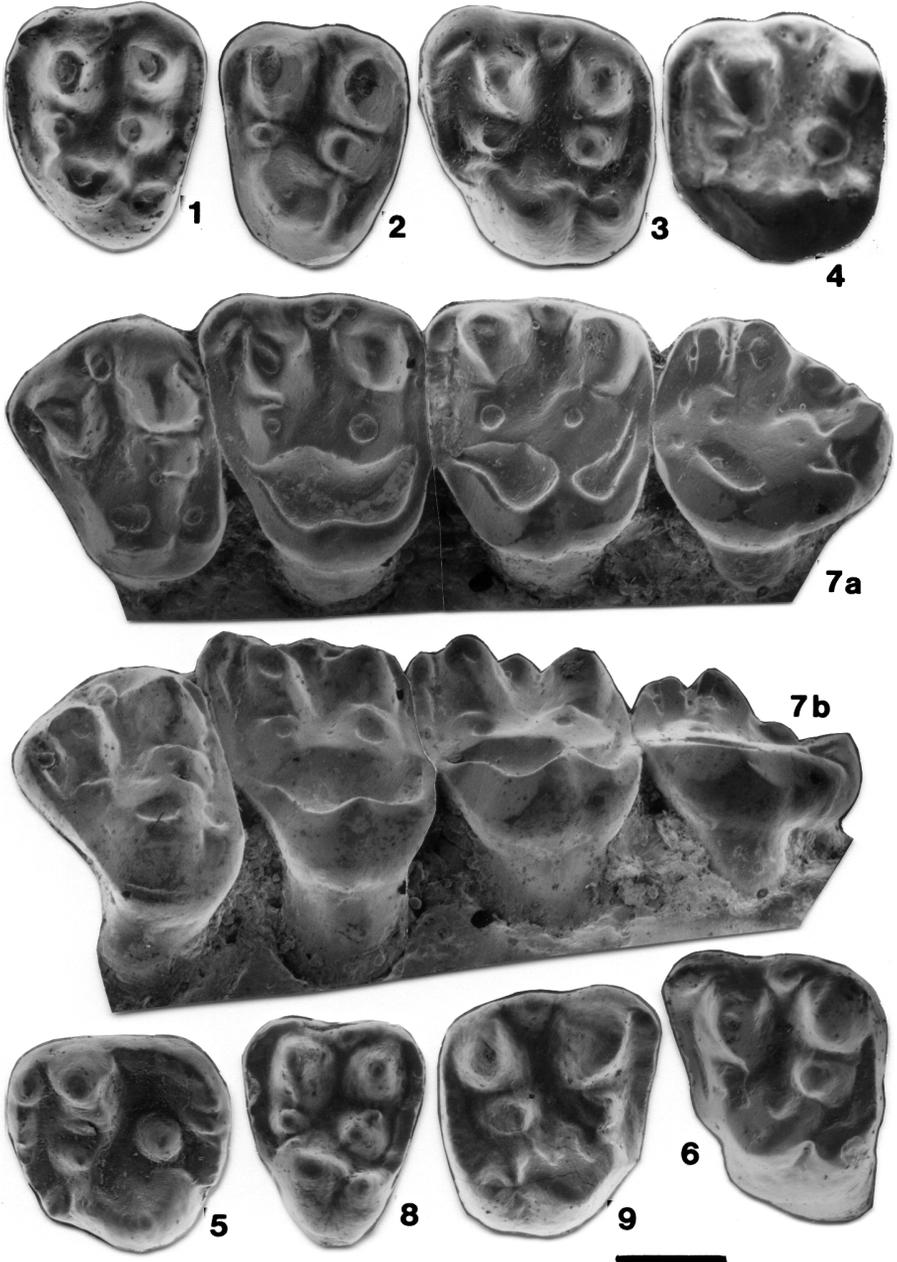


LÁMINA 4

como una cierta tendencia apomórfica de *M. cardosoi*. En la diagnosis de la sub-familia (MICHAUX, 1968) y, también, en la diagnosis corregida (WOOD, 1976) se consideraba que el hipocono, poco desarrollado en las formas primitivas como *Meldimys*, iba aumentando de tamaño progresivamente. Con todo, muchos autores han considerado a los ctenodactílideos (desde DAWSON *et al.*, 1984) como los probables representantes de los roedores más primitivos; así, hipocono, cónulos e hipocónulido desarrollados serían algunos de los caracteres del modelo primitivo de este orden. Sería entonces de esperar que los cónulos y el hipocono de *M. cardosoi* fuesen más importantes que los de *M. lousi*; los cónulos son, de hecho, más aislados en *M. cardosoi*, pero ni éstos ni el hipocono son más desarrollados en la especie portuguesa. A pesar de esta ligera duda, existen numerosos argumentos que garantizan el primitivismo de *M. cardosoi* y la probable ancestralidad de esta especie con relación a *M. lousi*.

CONCLUSIÓN

Desde el punto de vista cronoestratigráfico la fauna mamaliana de Silveirinha permitió atribuir los depósitos correspondientes al Eoceno basal.

La característica más saliente del conjunto de la fauna es su primitivismo. Las nuevas especies de Silveirinha, anteriormente publicadas, representan, en general, estadios de evolución más arcaicos que los representados por las poblaciones de otros yacimientos del Eoceno de Europa. Éste es, también, el caso de *M. cardosoi* n. sp., cuyo primitivismo es evidente cuando se compara con *M. lousi* de Mutigny, Avenay y Condé-en-Brie. Menos esclarecedoras son las indicaciones aportadas por *A. zbyzewskii* y *D. lusitanica*. *A. zbyzewskii* n. sp., aunque muy primitiva, tiene relaciones de parentesco y de polaridad difíciles de interpretar, cuando se compara con la que es considerada la especie más primitiva del género, *A. rougieri*. *D. lusitanica* n. sp., también primitiva, posee caracteres que parecen indicar un estadio de evolución superior al representado por *D. provincialis* de Rians. La existencia de otras especies en Silveirinha (*Diacodexis antunesi*, *Paschatherium marianae*, *Hyracotherium* cf. *vulpiceps*), más primitivas que las especies de Rians, da indicación del mayor arcaísmo de la fauna de Silveirinha. *D. provincialis* podrá ser interpretada como una forma arcaica pero persistente en Rians.

Más interrogaciones plantea la correlación entre los yacimientos de Palette y Silveirinha tanto por la dificultad de establecer relaciones de polaridad entre las primitivas *A. rougieri* y *A. zbyzewskii*, como por la posible inclusión en linajes diferentes de *D. magna* y *D. lusitanica*. Puede argumentarse

que la escasez de condilartros en Palette es un aspecto rejuvenecedor de esta fauna relativamente a la de Silveirinha o que en este último yacimiento existen varios taxones con características muy arcaicas, pero con los datos actuales apenas podemos afirmar que el conjunto de los taxones común a los dos yacimientos no es suficientemente esclarecedor para precisar las edades relativas de ambos. Será interesante comparar cf. *Diacodexis* de Palette con la primitiva especie *D. antunesi* de Silveirinha.

Para finalizar una nota sobre el importante yacimiento de Dormaal y su correlación con Silveirinha. A pesar de la dificultad de correlacionar estos dos yacimientos, varios taxones sugieren edad más antigua para Silveirinha. Es el caso de *Microhyus reisi*, *Diacodexis antunesi* y *Paschatherium maria-nae* que representan estadios más primitivos que *Microhyus musculus*, *Diacodexis* sp. y *Paschatherium dolloi* de Dormaal. *Microparamys paisi* de Silveirinha, aunque más pequeño que *Microparamys nanus* de Dormaal, posee algunos aspectos morfológicos más evolucionados como la menor individualización de los cónulos. La comparación con Dormaal puede ser profundizada en el futuro cuando se haga la revisión de los roedores de este yacimiento. También la comparación de los Nyctitheriidae de Dormaal con *Leptacodon nascimentoi* de Silveirinha puede fundamentar mejor la correlación entre Silveirinha y Dormaal.

Recibido el día 1 de febrero de 2000

Aceptado el día 2 de marzo de 2000

BIBLIOGRAFÍA

- ANTUNES, M. T., 1981. (in REIS, R. P. B. P., SOARES, A. F. & ANTUNES, M. T., 1981). As areias e argilas de Silveirinha. II - Aspectos paleontológicos. *Memorias e Noticias*, **91-92**: 245-267.
- ANTUNES, M. T., ESTRAVÍS, C. & RUSSELL, D. E., 1987. A new Condylarth (Mammalia) from the early Eocene of Silveirinha, Portugal. *Münchner Geowissenschaften, Abh. (A)*, **10**: 219-224.
- ANTUNES, M. T. & RUSSELL, D. E., 1981. Le gisement de Silveirinha (Bas Mondego, Portugal): la plus ancienne faune de vertébrés éocènes connue en Europe. *Compte Rendu de la Academie des Sciences, Paris, série II*, **293**: 1099-1102.
- BEARD, K. C., 1989. Evidence for gliding behavior in the early Eocene dermopteran *Ignacius graybullianus*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **9** (3), abstract.
- 1990. Gliding behavior and palaeoecology of the alleged primate family Paromomyidae (Mammalia, Dermoptera). *Nature*, **345** (6273): 340-341.
- BOWN, T. M. & ROSE, K. D., 1976. New early Tertiary Primates and a reappraisal of some Plesiadapiformes. *Folia Primatologica*, **26**: 109-138.

- DAWSON, M. R., LI, C.-K. & Q I, T., 1984. Eocene ctenodactyloid rodents (Mammalia) of eastern and central Asia. *Spec. Publ. Carnegie Mus. nat. Hist.*, **9**: 138-150.
- ESTRAVÍS, C., 1990. *Russellmys denisae*, un nouvel Apatémyidé (Mammalia) de Silveirinha, Eocène inférieur du Portugal. *Geobios*, **23**: 761-765.
- 1992. Estudo dos mamíferos do Eocénico inferior de Silveirinha (Baixo Mondego). Tesis doctoral. *Faculdade de Ciências e Tecnologia*, UNL, Lisboa, 1-254.
- 1994. *Microparamys paisi*, un nouvel Ischyromyidae (Rodentia) de l'Éocène inférieur de Silveirinha (Baixo Mondego, Portugal). *Compte Rendu de la Academie des Sciences, Paris*, série II, **318**:417-420.
- 1996. *Leptacodon nascimentoi* n. sp., un nouveau Nyctitheriidae (Mammalia, Lipotyphla) de l'Éocène inférieur de Silveirinha (Baixo Mondego, Portugal). *Palaeovertebrata*, **25**: 279-286.
- ESTRAVÍS, C. & RUSSELL, D. E., 1989. Découverte d'un nouveau *Diacodexis* (Artiodactyla, Mammalia) dans l'Éocène inférieur de Silveirinha, Portugal. *Palaeovertebrata*, **19**: 29-44.
- ESTRAVÍS, C. & RUSSELL, D. E., 1992a. *Paschatherium marianae*, un nouveau Condylarthra de Silveirinha, Éocène inférieur du Portugal. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, (4), sec: C, **2**: 185-203.
- ESTRAVÍS, C. & RUSSELL, D. E., 1992b. The presence of Taeniodonta (Mammalia) in the early Eocene of Europe. *Ciências da Terra* (UNL), **11**:191-201.
- FLYNN, L. J., RUSSELL, D. E. & DASHZEVEG, D., 1987. New Glires (Mammalia) from the early Eocene of the People's Republic of Mongolia. *Proceedings of Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, **90**: 143-154.
- GINGERICH, P.D., 1976 - Cranial anatomy and evolution of early Tertiary Plesiadapidae (Mammalia, Primates). *Papers on Paleontology*, **15**: 1-140.
- GODINOT, M., 1978. Un nouvel Adapidé (primate) de l'Éocène inférieur de Provence. *Compte Rendu de la Academie des Sciences, Paris*, **286**: 1869-1872.
- 1981. Les mammifères de Rians (Eocène inférieur, Provence). *Palaeovertebrata*, **10**: 43-126.
- 1984 - Un nouveau genre de Paromomyidae (Primates) de l'Eocène Inférieur d'Europe. *Folia Primatologica*, **43**: 84-96
- GODINOT, M., CROCHET, J. Y., HARTENBERGER, J. L., LANGE-BADRÉ, B., RUSSELL, D. E. & SIGÉ, B., 198. Nouvelles données sur les mammifères de Palette (Eocène inférieur, Provence). *Münchner Geowissenschaften, Abh.*, **10**: 273-288.
- GUNNELL, G. F., 1989. Evolutionary history of Microsyopoidea (Mammalia, ?Primates) and the relationship between Plesiadapiformes and Primates. *Papers on Paleontology*, **27**: 1-157.
- MARANDAT, B., 1991. Mammifères de l'Ilerdien moyen (Éocène inférieur) des Corbières et du Minervois (Bas-Languedoc, France). Systématique, Biostratigraphie, Corrélations. *Palaeovertebrata*, **20**: 55-144.
- MICHAUX, J., 1964. Diagnoses de quelques Paramyidés de l'Éocène inférieur de France. *Comptes Rendus Sommaire des Seances de la Société Géologique de France*, (4): 153-154.

- 1968. Les Paramyidae (Rodentia) de l'Éocène inférieur du Bassin de Paris. *Palaeovertebrata*, **1**: 135-193.
- ROSE, K. D., 1981. The Clarkforkian land-mammal age and mammalian faunal composition across the Paleocene-Eocene boundary. *Papers on Paleontology*, **26**: 1-196.
- ROSE, K. D. & BOWN, T. M., 1982. New Plesiadapiform Primates from the Eocene of Wyoming and Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **2**: 63-69.
- ROSE, K. D. & GINGERICH, P. D., 1976. Partial skull of the Plesiadapiform Primate *Ignacius* from the early Eocene of Wyoming. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, **24**: 181-189.
- RUSSELL, D. E., LOUIS, P. & SAVAGE, D. E., 1967. Primates of the French early Eocene. *University of California Publications in Geological Sciences*, **73**: 1-46.
- SAVAGE, D. E., RUSSELL, D. E. & WATERS, B. T., 1977. Critique of certain early Eocene primata taxa. *Géobios, Mém. Spécial*, **1**: 159-164.
- SZALAY, F. S. & DELSON, E., 1979. *Evolutionary history of the primates*. Academic Press, New York, 1-569.
- WOOD, A. E., 1976. The Paramyid rodent *Ailuravus* from the middle and late Eocene of Europe, and its relationships. *Palaeovertebrata*, **7**: 117-149.

