

## REVISION SISTEMÁTICA DEL GÉNERO *ANCHITHERIUM* MEYER 1834 (EQUIDAE; PERISSODACTYLA) EN ESPAÑA

I. M. Sánchez \*, M. J. Salesa \* y J. Morales \*

### RESUMEN

En el presente trabajo se lleva a cabo la revisión sistemática del género *Anchitherium* Meyer 1834 en España, donde se distribuye cronológicamente desde la biozona MN 3 hasta la MN 9. Se ha llevado a cabo un estudio morfométrico y morfológico, y los resultados del mismo nos permiten diferenciar varias especies a lo largo de la distribución cronológica de este género en nuestro país. Se reconoce *A. aurelianense* Cuvier 1825 en las localidades de Buñol (Valencia; MN 4), Alto de Ballester 1 (Teruel; MN 3), Sant Andreu de la Barca (MN 3) y, con reservas, en Agreda (Teruel; MN 3) lo que constituye la cita más antigua del género en nuestra península; *A. sampelayoi* Villalta y Crusafont 1945 en Nombrevilla I (Zaragoza; MN 9); *A. corcolense* Iñigo 1997 en Córcoles (Guadalajara; MN 4); *A. castellanum* sp. nov. en La Retama (Cuenca; MN 4); *A. matritense* sp. nov. en Pte. de Vallecas, Estación Imperial, Pte. de Toledo, La Fuentecilla (todos en Madrid; MN 5) y en La Cistérniga (Valladolid; MN 7/8); *A. alberdiae* sp. nov. en Paseo de las Acacias, y probablemente en PAR-Peñuelas y La Hidroeléctrica (todos en Madrid; MN 5); *A. cursor* sp. nov. en Alhambra-Túneles (MN 6; Madrid) y Arroyo del Olivar (Madrid; MN 5); *A. procerum* sp. nov. en Paracuellos V (Madrid; MN 6); *A. parequinum* sp. nov. en El Terrero y Valdemoros 11 (Zaragoza; MN 5). El holotipo de la especie *A. osmundseni* Crusafont y Golpe 1971 queda asignado a *Chalicotherium grande* Blainville 1849, por lo que dicha especie de anquiterino es *nomen nudum*; la especie *A. ezquerrae* Meyer 1844 de Cerro de San Isidro (Madrid; MN 5) queda restringida a los escasos restos originales con los que fue descrita por V. Meyer. Permanecen como *Anchitherium* sp. los restos de las localidades de Paracuellos III (Madrid; MN 6), Montejo de la Vega (Segovia, MN 7/8), La Barranca y Arroyo del Val (Zaragoza; MN 6), Cerro del Otero (Palencia; MN 7/8) y el anquiterino grande de La Cistérniga (Valladolid; MN 7/8). Además, proponemos la existencia de dos líneas evolutivas que aumentan por separado el tamaño de la dentición yugal.

**Palabras clave:** *Equidae*, *Anchitherium*, *Aragoniense*, España.

### ABSTRACT

A systematic revision of the genus *Anchitherium* Meyer 1834 is made in this paper. In Spain *Anchitherium* is registered by the first time at MN 3 zone and survives until the MN 9 zone. The results obtained from the qualitative and quantitative analysis of the spanish material lead us to propose several species throughout the cronological distribution of the genus in Spain. We recognize *A. aurelianense* Cuvier 1825 de Buñol (Valencia; MN 4), Alto de Ballester 1 (Teruel; MN 3), Sant Andreu de la Barca (Barcelona; MN 3) and, cautiously from Agreda (Teruel; MN 3) which it is the oldest record of this genus in Spain; *A. sampelayoi* Villalta y Crusafont 1945 from Nombrevilla I (Zaragoza; MN 9); *A. corcolense* Iñigo 1997 from Córcoles (Guadalajara; MN 4); *A. castellanum* sp. nov. from La Retama (Cuenca; MN 4); *A. matritense* sp. nov. from Pte. de Vallecas, Estación Imperial, Puente de Toledo, La Fuentecilla (Madrid; MN 5) and La Cistérniga (Valladolid; MN 7/8); *A. alberdiae* sp. nov. from Paseo de las Acacias, and probably from PAR-Peñuelas and La Hidroeléctrica (all sites from Madrid; MN 5); *A. cursor* sp. nov. from Alhambra-Túneles (Madrid; MN 6) and Arroyo del Olivar (Madrid; MN 5); *A. procerum* sp. nov. from Paracuellos V (Madrid; MN 6); and *A. parequinum* sp. nov. from El Terrero and

\* Departamento de Paleobiología. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Madrid. José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid.

Valdemoros 11 (Zaragoza; MN 5). The *A. osmundseni* Crusafont y Golpe 1971 holotype is assigned to *Chalicotherium grande* Blainville 1849, and thus it is declared *nomen nudum*; *A. ezquerrae* Meyer 1844 from Cerro de San Isidro (Madrid; MN 5) is restricted to the scarce sample that V. Meyer used to define the species. The material from Paracuellos III (Madrid; MN 6), Montejo de la Vega (Segovia, MN 7/8), La Barranca and Arroyo del Val (Zaragoza; MN 6), Cerro del Otero (Palencia; MN 7/8) and the large anchitheriine from La Cistérniga (Valladolid; MN 7/8), have not been assigned to any of the proposed species, and remain as *Anchitherium* sp. We further propose the existence of two distinct lineages that enlarge independently the size of the jugal dentition.

**Key Words:** *Equidae*, *Anchitherium*, *Aragonian*, *Spain*.

## Introducción

Los Anchitheriinae Leidy 1869 tienen su origen en Norteamérica, penetrando en Eurasia en el Mioceno inferior en un movimiento de migración a través del estrecho de Bering (McFadden, 1992). El género *Anchitherium* Meyer 1834, aparece por primera vez en el registro fósil europeo en el Aragoniense inferior (Biozona MN 3), en los yacimientos de Wintershof-West (Alemania) (Bruijn *et al.*, 1992) y Chilleurs y Neuville (Francia) (Abusch, 1983). En España, la primera cita corresponde a Agreda (Teruel; MN 3). Otro yacimiento de edad similar con presencia de este équido es Molí Calopa (MN 3) (Crusafont *et al.*, 1955). Forma parte, con mayor o menor abundancia, de las faunas de mamíferos ibéricos hasta el Vallesiense (MN 9), momento en el que se extingue coincidiendo con la llegada del género *Hipparion* Christol 1832. Se tiene constancia de que ambos géneros coexistieron durante algún tiempo, ya que han aparecido asociados en Nombrevilla I (Zaragoza) (Villalta y Crusafont, 1945), Soblay (Francia) (Sondaar, 1971), y Gaiselberg (Austria) (Theinius, 1950), aunque parece que este solapamiento en la distribución temporal de ambos taxa tuvo una duración muy corta.

Desde que se encontraron los primeros restos fósiles de *Anchitherium* en 1825, descritos por Cuvier con el nombre de *Paleotherium aurelianense* Cuvier 1825 han sido numerosos los hallazgos de este équido en Eurasia (La Romieu, La Limagne, Chilleurs, Artenay, Sansan, La Grive Saint-Alban, Puente de Vallecas, Steinheim, Sandelzhausen, etc.). Casi todos ellos han sido adscritos a la especie *Anchitherium aurelianense* Cuvier 1825 (Fraas, 1870; Deperet, 1887; Filhol, 1891; Mayer, 1908; Stehlin, 1925), y tan sólo algunos restos de la zona más oriental han sido incluidos en otras especies, como *Paranchitherium karpinsky* Borissiak 1945 o *Anchitherium gobiense* Colbert 1939. En 1983, Abusch realiza una revisión del género en Europa utilizando únicamente caracteres de la dentición, y propone la existencia de una única especie (salvo en

España), *Anchitherium aurelianense*, dentro de la cual diferencia varias subespecies:

a) *A. a. aurelianense* estaría presente en los yacimientos de Montabuzard (MN 4), Wintershof-West (MN 3), Sandelzhausen (MN 6), Petersbuch (MN 4), La Romieu (MN 4), Baigneaux (MN 4), Engelswies (MN 5) y Dechbetten (MN 6).

b) *A. a. hippoides* aparecería en los yacimientos de Sansan (MN 6) y La Grive (MN 7/8).

c) *A. a. steinheimiense*, del yacimiento de Steinheim (MN 7/8).

d) *A. aurelianense* subespecie indeterminada. No determina la subespecie en los yacimientos de Laichingen (MN 7/8), Friedberg (MN 7/8), Anwil (MN 7/8) y Gau-Weinheim (MN 9).

Además reconoce como válida la especie *Anchitherium zitteli* Schlosser 1903 procedente de Sanshi (China), perteneciente a la parte más alta de la biozona MN 9 o a la más baja de la MN 10, clasifica al équido de Belometchetskaya como *Anchitherium karpinski*, y hace sinónimos de *A. aurelianense* a *Anchitherium nannoxerum* Erdbrink 1959 y *Anchitherium gobiense* Colbert 1931.

Los restos encontrados en España han sido asignados habitualmente a la especie *A. aurelianense* (Boné *et al.*, 1980, Alberdi *et al.*, 1981; Alberdi *et al.*, 1985; etc.), aunque nunca ha sido demostrada convenientemente tal asignación específica. En otras ocasiones se han llegado a proponer otros nombres, como *A. ezquerrae* (Meyer, 1844), especie definida en base a unos pocos dientes procedentes del yacimiento madrileño de Cerro de San Isidro; sin embargo, esta especie ha sido confundida en repetidas ocasiones con la anterior (Crusafont y Truyols, 1957; Herráez, 1982; Abusch, 1983). Además de ésta, han llegado a proponerse hasta tres especies más: *A. sampelayoi* de Nombrevilla I (Zaragoza) (Villalta y Crusafont, 1945), *A. corcolense*, para el material de Córcoles (Guadalajara) (Iñigo, 1997), y *A. osmundseni*, para unos escasos restos (dos molares inferiores y un navicular) de Castell de Barberà y Can Ponsic I (Barcelona) (Crusafont y Golpe, 1971, 1974); sin embargo en 1976, los restos dentarios de Castell

CUENCAS										
M.a.	Edad	MN	Madrid	Calatayud-Daroca	Duero	Levante	Vallès-Penedès	Rubielos de Mora	Tajo	Alfambra-Teruel
11	Vallesense	9		Nombrevilla I Nombrevilla II			Can Ponsic I			
12	Superior	7/8			Cerro del Otero Montejo de la Vega La Cistèrniga					
13			Paracuellos III Paracuellos V Alhambra	Arroyo del Val La Barranca						
14	Medio	5	Puente de Vallecas Arroyo del Olivar							
15			Estación Imperial La Fuentecilla Acacias Puente de Toledo La Hidroeléctrica PAR-Peñuelas San Isidro	Valdemoros 11 El Terrero						
16	Inferior	4				Buñol			La Retama Córcoles	
17	Rambilitense	3					Las Cases de la Valenciana S. A. de la Barca Molí Calopa	Alto de Ballester 1		Ágreda

Fig. 1.—Distribución estratigráfica de los principales yacimientos españoles en los que se registra la presencia del género *Anchitherium* (datos estratigráficos según Daams *et al.*, en prensa).

Barberà (entre los que está el holotipo) fueron atribuidos por Crusafont a *Chalicotherium grande* Blainville 1849. En la revisión de Abusch (1983) las formas españolas, salvo el anquiterino de Buñol, son asignadas a la especie *Anchitherium ezquerrae*, que tendría dos subespecies:

a) *A. e. ezquerrae* estaría presente en los yacimientos de Puente de Vallecas, Cerro de San Isidro, La Hidroeléctrica y Córcoles.

b) *A. e. sampelayoi* aparecería en el yacimiento de Nombrevilla-I.

Del anquiterino de Buñol dice que es *A. aurelianense aurelianense*. Así pues, según Abusch (1983), encontraríamos en España una especie «europea típica» en la Cuenca de Levante (*A. aurelianense*), y otra especie en las cuencas interiores (*A. ezquerrae*), que contaría con dos subespecies. La especie *A. osmundseni* es asignada a *Chalicotherium grande* Blainville 1849.

En 1991, Forstén asigna el material de Buñol a *A. aurelianense aurelianense*, mientras que el de Paracuellos III y V lo cita como especie indeterminada.

Todas estas especies españolas, salvo la de Córcoles, han sido definidas en base a muy poco mate-

rial, por lo que son, al menos, de dudosa validez debido a la imposibilidad de realizar una diagnosis que las discrimine del resto. El nuevo material procedente de yacimientos como La Retama (Cuenca) (Morales *et al.*, 1993), El Terrero (Zaragoza), Estación Imperial, Paseo de las Acacias y Alhambra-Túneles (estos tres últimos situados en Madrid), además de la falta de una revisión exhaustiva del material español, y la demostración de la heterogeneidad de dichas poblaciones (Salesa *et al.*, 1997) nos ha inducido a llevar a cabo la revisión del género en España.

### Material y método

#### Material

En el presente trabajo se estudian restos dentarios y postcraneales pertenecientes a 29 yacimientos españoles y 3 franceses, en los que se registra la presencia del género *Anchitherium*. Son los siguientes:

— Ágreda (Teruel). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— Alhambra-Túneles (Madrid). Material depositado en el MNCN de Madrid.

Tabla 1.—Dimensiones y resultados estadísticos de los caninos masculinos (M: mesiodistal; B: bucolingual; I: índice M/B).

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	M	12	8,678	0,440	7,64	9,64
	B	13	6,700	0,264	6,08	7,43
	I	12	1,292	0,018	1,04	1,53
Retama	M	4	11,562	0,184	11,00	12,00
	B	7	8,838	0,304	8,00	9,60
	I	4	1,327	0,007	1,20	1,38
Acacias	M	4	8,852	0,698	7,64	9,54
	B	5	6,564	0,012	6,43	6,74
	I	4	1,357	0,016	1,17	1,45
Paracuellos V	M	1	8,830	0	8,83	
	B	1	7,430	0	8,83	
	I	1	1,188	0	8,83	
Vallecas	M	7	8,635	0,123	8,26	9,16
	B	6	7,046	0,103	6,63	7,46
	I	6	1,230	0,007	1,14	1,37
Nombrevilla II	M	1	10,650	0	10,65	
	B	1	7,840	0	7,84	
	I	1	1,358	0	1,358	

— Alto de Ballester 1 (Zaragoza). Material perteneciente a la Universidad de Zaragoza.

— Arroyo del Olivar (Madrid). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— Arroyo del Val (Zaragoza). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— Buñol (Valencia). Material perteneciente al Museo Paleontológico Municipal de Valencia.

— Can Ponsic I (Barcelona). Material depositado en el Instituto de Paleontología Miquel Crusafont de Sabadell.

— Cerro del Otero (Palencia). Material depositado en el ITGE (Madrid) y en el MNCN de Madrid.

— Córcoles (Guadalajara). Material depositado en la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid y en el Instituto de Paleontología Miquel Crusafont de Sabadell.

— El Terrero (Zaragoza). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— Estación Imperial (Madrid). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— La Barranca (Zaragoza). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— La Cistèrniga (Valladolid). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— La Fuentecilla (Torrejón de Ardoz, Madrid). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— La Hidroeléctrica (Madrid). Material depositado en el Instituto de Paleontología Miquel Crusafont de Sabadell.

— La Retama (Cuenca). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— Las Cases de la Valenciana (Barcelona). Material depositado en el Instituto de Paleontología Miquel Crusafont de Sabadell.

— Montejo de la Vega (Segovia). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— Nombrevilla I (Zaragoza). Material depositado en el ITGE (Madrid), en el MNCN de Madrid, en el Instituto de Paleontología Miquel Crusafont de Sabadell y en el Colegio La Salle de Teruel.

— Nombrevilla II (Zaragoza). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— PAR-Peñuelas (Madrid). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— Paracuellos III (Madrid). Material depositado en el MNCN de Madrid.

Tabla 2.—Dimensiones y resultados estadísticos del M<sub>1</sub> (M: mesiodistal; B: bucolingual; I: índice M/B).

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	M	19	22,938	1,916	20,44	24,93
	B	19	15,349	1,414	13,65	17,95
	I	18	1,502	0,013	1,33	1,78
Retama	M	6	21,951	1,486	19,52	22,93
	B	6	16,425	1,982	15,30	18,87
	I	6	1,346	0,019	1,14	1,46
Acacias	M	7	23,051	1,610	20,92	24,80
	B	7	15,801	1,206	14,49	17,16
	I	6	1,485	0,014	1,37	1,71
Paracuellos V	M	1	25,120	0	25,12	
	B	1	15,740	0	15,74	
	I	1	1,600	0	1,60	
Vallecas	M	13	23,048	1,590	21,95	25,63
	B	13	15,929	0,405	14,94	17,19
	I	12	1,450	0,010	1,28	1,63
La Barranca	M	4	21,810	6,616	19,35	24,13
	B	3	15,463	1,538	14,64	16,89
	I	3	1,360	0,004	1,30	1,43
E. Imperial	M	2	23,570	5,712	21,88	25,26
	B	2	16,200	0,649	15,63	16,77
	I	2	1,455	0,006	1,40	1,51
San Isidro	M	4	23,047	1,324	22,02	24,39
	B	4	14,762	0,997	13,35	15,66
	I	4	1,570	0,027	1,42	1,77
Pte. Toledo	M	3	23,810	0,956	23,01	24,90
	B	3	15,210	1,632	14,25	16,66
	I	3	1,573	0,029	1,41	1,75
Buñol	M	1	17,640	0	17,64	
	B	1	13,900	0	13,90	
	I	1	1,270	0	1,27	

— Paracuellos V (Madrid). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— Paseo de las Acacias (Madrid). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— Puente de Toledo (Madrid). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— Puente de Vallecas (Madrid). Material depositado en el MNCN de Madrid y en el Instituto de Paleontología Miquel Crusafont de Sabadell.

— San Isidro (Madrid). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— Sant Andreu de la Barca (Barcelona). Material depositado en el Instituto de Paleontología Miquel Crusafont de Sabadell.

— Valdemoros 11 (Zaragoza). Material depositado en el MNCN de Madrid.

— Baigneaux-en-Beauce (Francia). Material depositado en el Muséum National d'Histoire Naturelle de París.

— Pontlevoy (Francia). Material depositado en el Muséum National d'Histoire Naturelle de París.

— Sansan (Francia). Material depositado en el Muséum National d'Histoire Naturelle de París.

En la figura 1 se representa la situación estratigráfica de los principales yacimientos españoles con presencia de este équido.

Parte del material se encontraba ya descrito (Kowalewsky, 1873; Herráez, 1982; Alberdi *et al.*, 1983; Iñigo, 1993, etc.), pero la mayoría (Alhambra-Túneles, Paseo de las Acacias, Estación Imperial, El Terrero, La Barranca, Arroyo del Val, La Retama, Alto de Ballester 1, etc.) permanecía inédito.

Las abreviaturas utilizadas para referirse a los diferentes elementos postcraneales son las siguientes: falanges centrales:

Tabla 3.—Dimensiones y resultados estadísticos del P<sub>3</sub> (M: mesiodistal; B: bucolingual; I: índice M/B).

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	M	11	23,115	2,414	20,270	24,750
	B	9	16,757	1,644	14,980	18,580
	I	8	1,340	0,006	1,180	1,430
Retama	M	7	21,502	2,762	19,330	24,600
	B	7	17,060	0,422	15,990	18,070
	I	7	1,260	0,005	1,150	1,360
Acacias	M	6	21,585	2,439	19,610	23,370
	B	6	17,940	1,088	16,740	19,440
	I	6	1,205	0,008	1,100	1,320
Vallecas	M	7	23,184	0,991	22,000	24,680
	B	7	17,374	1,059	15,380	18,410
	I	7	1,338	0,017	1,230	1,600
La Barranca	M	1	19,810	0	19,810	
	B	1	16,400	0	16,400	
	I	1	1,210	0	1,210	
C. del Otero	M	2	22,280	8,160	20,260	24,300
	B	2	17,375	1,170	16,610	18,140
	I	2	1,280	0,007	1,220	1,340
Pte. Toledo	M	3	22,953	0,777	22,400	23,970
	B	3	18,476	0,092	18,130	18,700
	I	3	1,240	0,0004	1,200	1,320
Nombrevilla I	M	1	27,570	0	27,570	
Buñol	M	5	18,274	0,183	17,590	18,630
	B	5	14,352	0,056	13,960	15,560
	I	5	1,276	0,0016	1,220	1,320

FC 1, FC 2 y FC 3; falanges laterales FL 1, FL 2 y FL 3; metacarpianos: MC II, MC III y MC IV; metatarsianos: MT II, MT III y MT IV; molar: M; premolar: P; y premolar deciduo: D.

**Método**

A pesar de la relativa abundancia de yacimientos europeos con restos de *Anchitherium*, la sistemática de este género adolece de una revisión que incluyera la delimitación exacta de la especie *A. aurelianense* en España. Para ello era necesario comparar el material original en base al cual se creó dicha especie (Cuvier, 1825) con el de los yacimientos españoles más representativos. Además se compararon estos yacimientos entre sí para determinar su variabilidad. Dichos estudios fueron de tipo morfométrico y morfológico.

Para llevar a cabo los estudios morfométricos se tomaron medidas, con un calibre digital de precisión, de todos los elementos dentarios y postcraneales según las recomendaciones de Eisenmann *et al.* (1988), adaptados al género *Anchitherium*: en el radio no se puede tomar la medida 12, ya que la ulna no está fusionada distalmente con este hueso; en el MC III, no se toma la medida 9 debido a que no existe la faceta para el trapecoide en *Anchitherium*; asimismo, tampoco se toma la medida 16 porque, a diferencia de *Hipparion*, la faceta para el unciforme es única en *Anchitherium*; no se toma la medida 9 en las FC 1 porque en *Anchitherium* no existe el *trigonum falangis*.

En las tablas 1 a 20 se representan algunas dimensiones y variables estadísticas de la dentición y el esqueleto postcraneal.

Como primer paso del estudio estadístico se realizó un análisis exploratorio de datos mediante un Multiple Box and Wisher Plot, utilizando el programa Statgraphics versión 5.0 para PC. Mediante este análisis se determinó la presencia de puntos extraños en la muestra, que fueron convenientemente analizados y corregidos en caso de ser debidos a errores. Para comparar las poblaciones con suficiente número de muestras (n ≥ 4)

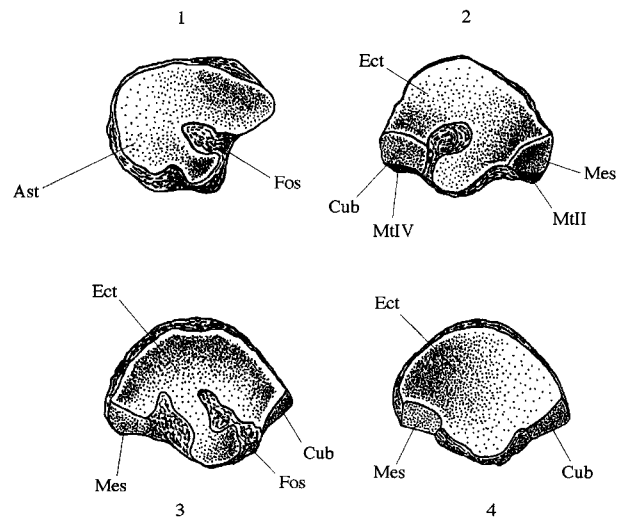


Fig. 2.—Representación de algunos de los caracteres del esqueleto postcraneal. Todas las piezas se muestran en vista proximal. *Abreviaturas*: Cub: faceta para el cuboïdes; Mes: faceta para el mesentocuneiforme; Mt II: faceta para el MT II; Mt IV: faceta para el MT IV; Ect: faceta para el ectocuneiforme; Ast: faceta para el astrágalo; Fos: Foseta no articular. Los dibujos no están a escala. 1. Navicular derecho (TE-7). 2. MT III izquierdo (TE-4). 3. MT III derecho (RET-732). 4. MT III derecho (PAV-329).

se eligió el método estadístico de Análisis de la Varianza (ANOVA), que considera como hipótesis de partida que las diferencias entre los valores de las diferentes subpoblaciones son debidas al azar, en contra de la hipótesis alternativa, la cual considera que existirían diferencias significativas, no debidas al azar, entre dichas poblaciones. Se empleó el test de Tukey, por ser el más restrictivo en la separación de grupos de forma significativa. Además se realizaron estudios con el estadístico t de Student, para comprobar si los escasos restos de algunos yacimientos (Montabuzard, Buñol, Alto de Ballester 1, La Barranca, Arroyo del Val, La Cistérniga, El Terrero, etc.) podían incluirse en los intervalos de variabilidad de los yacimientos españoles que disponen de un número significativo de muestras.

Los estudios morfológicos se efectuaron determinando primero una serie de caracteres morfológicos considerados representativos del esqueleto postcraneal y la dentición (tablas 21 y 22; figuras 2, 3, 4, 5 y 6). Con estos caracteres se elaboró una matriz que se analizó con los programas PAUP 3.1.1. y MacClade 3.04.

Entre los caracteres morfológicos considerados cabe destacar la distinción entre pliegue prefoseta corto y largo: se consideró que éste era «largo» cuando aparecía alargado y generalmente curvado hacia el borde lingual en su extremo mesial, y se determinó que era «corto» cuando su longitud era menos de la mitad de la del pliegue largo, no apareciendo nunca curvado.

Las estimas de masa corporal se realizaron en base a los estudios de Alberdi *et al.* (1995), y se representan en la tabla 23.

**Resultados**

Los resultados de los análisis de la varianza realizados demuestran que existen diferencias significativas en los elementos dentarios y postcraneales de las poblaciones españolas de anchiterinos, tal y

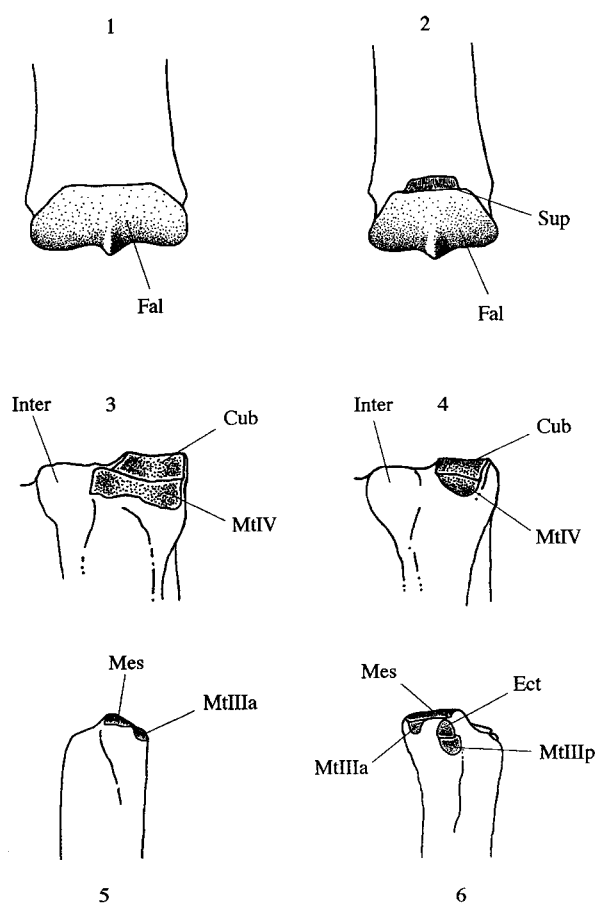


Fig. 3.—Representación de algunos de los caracteres del esqueleto postcraneal. Las figuras 1 y 2 se muestran en vista anterior, las demás en vista posterior. Abreviaturas: Fal: faceta para la FC1; Sup: foseta supraarticular dorsal; Inter: tubérculo posterior donde nace el músculo interóseo; Cub: faceta para el cuboide; MtlV: faceta para el MT IV; MtlIIa: faceta anterior para el MT III; MtlIIp: faceta posterior para el MT III; Ect: faceta para el ectocuneiforme; Mes: faceta anterior para el mesentocuneiforme. Los dibujos no están a escala. 1. MC III izquierdo (RET-238). 2. MC III izquierdo (ALHII-368). 3. MT III derecho (RET-732). 4. MT III derecho (PAV-329). 5. MT II derecho (PAV-407). 6. MT II izquierdo (RET-508).

como había sido adelantado por Salesa *et al.* (1997) y como se observa en las tablas 24 y 25, donde se muestra una selección de estos resultados de entre todas las medidas analizadas.

El estudio de los caracteres morfológicos ha permitido elaborar el cladograma que se representa en la figura 7 y que ilustra las relaciones filogenéticas existentes entre las diferentes especies propuestas.

#### Paleontología sistemática

ORDEN PERISSODACTYLA Owen 1848  
Superfamilia Equoidea Gray 1821

Tabla 4.—Dimensiones y resultados estadísticos del M<sup>2</sup> (M: mesiodistal; B: bucolingual; I: índice M/B).

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	M	11	21,900	1,114	19,720	23,360
	B	11	28,990	2,158	27,270	32,400
	I	10	0,761	0,0008	0,720	0,830
Retama	M	6	22,620	5,270	20,130	25,480
	B	7	28,485	0,795	26,820	29,470
	I	6	0,786	0,0067	0,700	0,910
Acacias	M	2	22,365	0,470	21,880	22,850
	B	2	26,795	0,054	26,630	26,960
	I	2	0,835	0,0012	0,810	0,860
Paracuellos V	M	3	24,286	7,041	22,030	27,210
	B	3	31,793	8,125	28,590	34,050
	I	3	0,763	0,0016	0,720	0,800
Vallecas	M	9	21,265	0,045	20,940	21,500
	B	9	27,071	0,890	25,860	28,650
	I	9	0,786	0,0008	0,750	0,830
La Barranca	M	3	22,060	1,012	21,260	23,190
	B	3	26,833	0,384	26,150	27,360
	I	3	0,823	0,0009	0,790	0,850
C. del Otero	M	2	22,965	0,211	22,640	23,290
	B	2	27,940	0,0032	27,900	27,980
	I	2	0,820	0,0002	0,810	0,830

Familia **Equidae** Gray 1821  
Subfamilia **Anchitheriinae** Leidy 1869  
Género **Anchitherium** Meyer 1834

**Anchitherium aurelianense** Cuvier 1825  
*Palaeotherium aurelianense* Cuvier 1825  
*Palaeotherium aurelianense* Meyer 1834  
*Palaeotherium aurelianense* Blainville 1850  
*Palaeotherium hippoides* Blainville 1850  
*Palaeotherium hippoides* Lartet 1851

HOLOTIPO. No existe.

NEOTIPO. MOR-201 (fragmento de maxilar derecho con P<sup>2</sup>, P<sup>3</sup> y P<sup>4</sup>). Figurado en Abusch (1983).

LOCALIDAD TIPO. Montabuzard (Francia).

EDAD. Aragoniense inferior (MN 4).

#### En España:

LOCALIDADES. Se registra en Buñol (MN 4; Valencia, Cuenca de Levante) (lámina 1, fig. 4), en Alto de Ballester I (MN 3; Teruel, Cuenca de Rubielos de Mora), en Sant Andreu de la Barca (MN 3; Barcelona, Cuenca de Vallès-Penedès) y, con reservas, en Agreda (MN 3; Teruel, Cuenca de Teruel) (lámina 1, figs. 2 y 3).

DIAGNOSIS. Anquiterino de pequeña talla corporal, con dentición yugal de pequeño tamaño y corona baja. Los caninos masculinos son de mayor tamaño que los incisivos; pliegue prefoseta presente sólo en el M<sup>2</sup>; ausencia de pliegue postfoseta en los yugales superiores. La faceta para el MT IV en el MT III es larga, contactando con el tubérculo para la inserción del músculo interóseo y sobrepasando la longitud de la faceta para el cuboide. Presenta foseta no articular en la faceta para el ectocuneiforme en el MT III.

DIAGNOSIS DIFERENCIAL. Se diferencia del resto de especies reconocidas por su dentición yugal significativamente más corta, aspecto que resulta altamente discriminatorio, presentando además un esqueleto postcraneal con caracteres primitivos (presencia de foseta no articular en la faceta para el ectocuneiforme en el MT III, así como posesión, en este mismo hueso, de una faceta para el MT IV que contacta con el tubérculo pos-

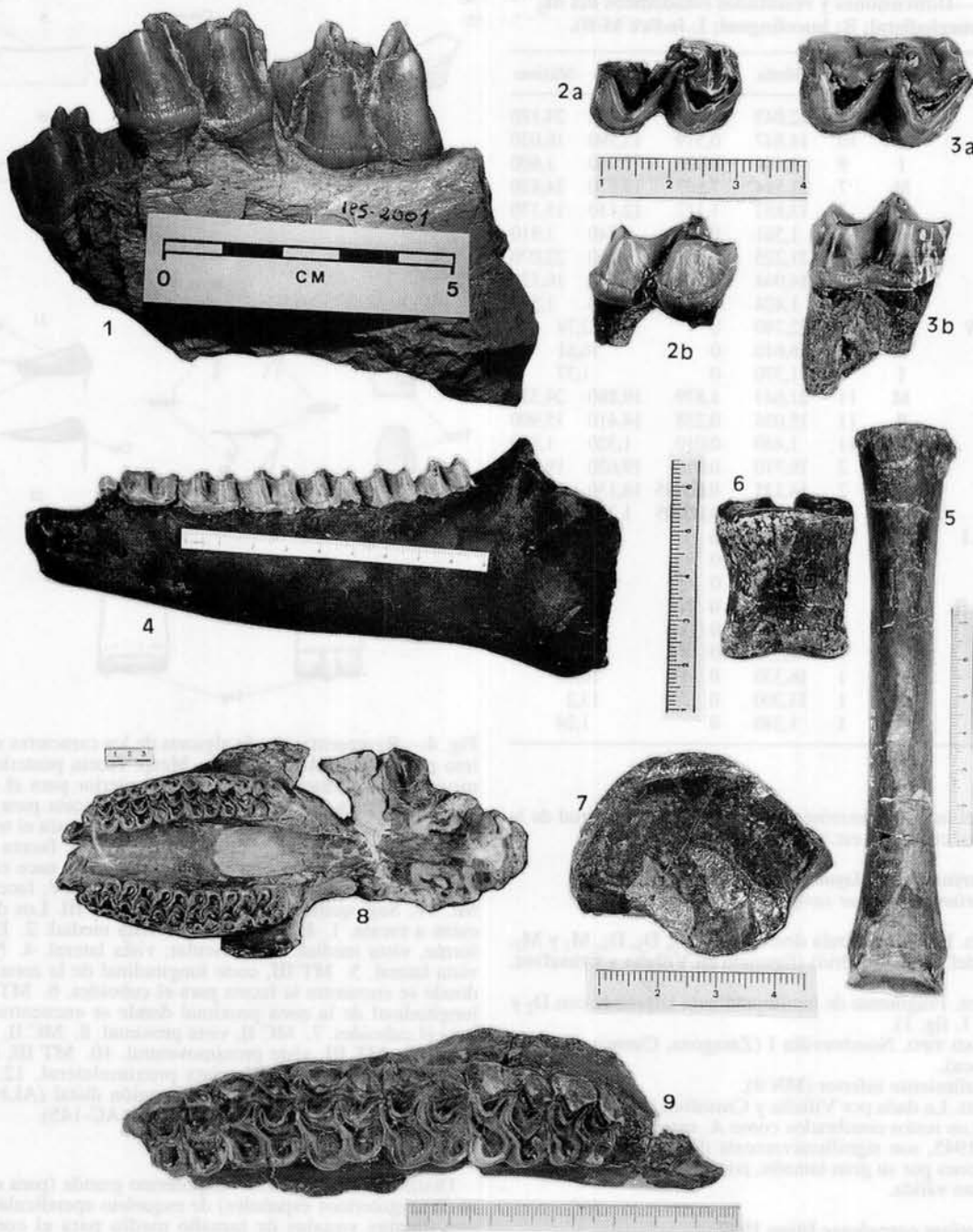


Lámina 1

Fig. 1.—Holotipo de *A. sampelayoi* Villalta y Crusafont 1945 de Nombrevilla I (Zaragoza), fragmento mandibular izquierdo en vista bucal (IPS-2001).

Fig. 2.—*A. cf. A. aurelianense* Cuvier 1825 de Agreda (Teruel), P<sub>3</sub>; a. vista oclusal, b. vista bucal.

Fig. 3.—*A. cf. A. aurelianense* Cuvier 1825 de Agreda (Teruel), M<sub>2</sub>; a. vista oclusal, b. vista bucal.

Fig. 4.—*A. aurelianense* Cuvier 1825 de Buñol (Valencia), fragmento de hemimandíbula izquierda en vista bucal.

Fig. 5.—Holotipo de *A. castellanum* sp. nov. de La Retama (Cuenca), MC III izquierdo en vista anterior.

Fig. 6.—Paratipo de *A. castellanum* sp. nov. de La Retama (Cuenca), FC I derecho en vista anterior.

Fig. 7.—Paratipo de *A. castellanum* sp. nov. de La Retama (Cuenca), MT III derecho en vista proximal.

Fig. 8.—Paratipo de *A. castellanum* sp. nov. de La Retama (Cuenca), cráneo en vista ventral.

Fig. 9.—*A. castellanum* sp. nov. de La Retama (Cuenca), fragmento maxilar izquierdo con P<sup>2</sup>-M<sup>3</sup> en vista ventral.

Tabla 5.—Dimensiones y resultados estadísticos del M<sub>2</sub> (M: mesiodistal; B: bucolingual; I: índice M/B).

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	M	9	22,043	1,891	19,340	24,180
	B	10	14,847	0,579	13,590	16,020
	I	9	1,484	0,006	1,360	1,600
Retama	M	7	21,514	3,507	19,670	24,830
	B	7	13,852	1,112	12,110	15,170
	I	7	1,561	0,035	1,340	1,810
Acacias	M	7	21,225	0,823	19,460	22,070
	B	7	14,944	0,524	13,840	16,120
	I	7	1,424	0,004	1,340	1,510
Paracuellos V	M	1	22,740	0	22,74	
	B	1	16,610	0	16,61	
	I	1	1,370	0	1,37	
Vallecas	M	11	21,643	1,879	19,880	24,330
	B	11	15,036	0,238	14,410	15,900
	I	11	1,440	0,010	1,320	1,660
La Barranca	M	2	19,710	0,016	19,620	19,800
	B	2	14,135	0,00005	14,130	14,140
	I	2	1,395	0,00005	1,390	1,400
Nombrevilla I	M	1	27,950	0	27,95	
	B	1	19,130	0	19,13	
	I	1	1,460	0	1,46	
Nombrevilla II	M	1	20,260	0	20,26	
	B	1	14,590	0	14,59	
	I	1	1,390	0	1,39	
Buñol	M	1	16,330	0	16,33	
	B	1	13,200	0	13,2	
	I	1	1,240	0	1,24	

terior para el músculo interóseo, sobrepasando la longitud de la faceta para el cuboides, etc.).

#### *Anchitherium sampelayoi* Villalta y Crusafont 1945

*Anchitherium ezquerrae sampelayoi* Abusch 1983

HOLOTIPO. Hemimandíbula derecha con D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub>, D<sub>4</sub>, M<sub>1</sub> y M<sub>2</sub>. Colección del ITGE (Madrid) (figurado en Villalta y Crusafont, 1945).

PARATIPOS. Fragmento de hemimandíbula izquierda con D<sub>2</sub> y D<sub>3</sub> (lámina 1, fig. 1).

LOCALIDAD TIPO. Nombrevilla I (Zaragoza, Cuenca de Calatayud-Daroca).

EDAD. Vallesiense inferior (MN 9).

DIAGNOSIS. La dada por Villalta y Crusafont (1945).

NOTAS. Los restos nombrados como *A. sampelayoi* Villalta y Crusafont 1945, son significativamente diferentes del resto de las poblaciones por su gran tamaño, por lo que aceptamos dicha especie como válida.

#### *Anchitherium corcolense* Iñigo 1997

*Anchitherium aurelianense* Alférez et al., 1982

*Anchitherium ezquerrae ezquerrae* Abusch 1983

HOLOTIPO. El dado por Iñigo (1997): CO-2700 (maxilares de ambos lados, con la serie P<sup>2</sup>-M<sup>3</sup>, y ambas hemimandíbulas con la serie yugal completa, además del canino en la izquierda y todos los incisivos en la derecha). Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid. Figurado en Iñigo (1997, fig. 1).

PARATIPOS. El autor no da serie paratípica.

LOCALIDAD TIPO. Córcoles (Guadalajara, Cuenca del Tajo).

EDAD. Aragoniense inferior (MN 4).

LOCALIDADES. Restringida a la localidad tipo.

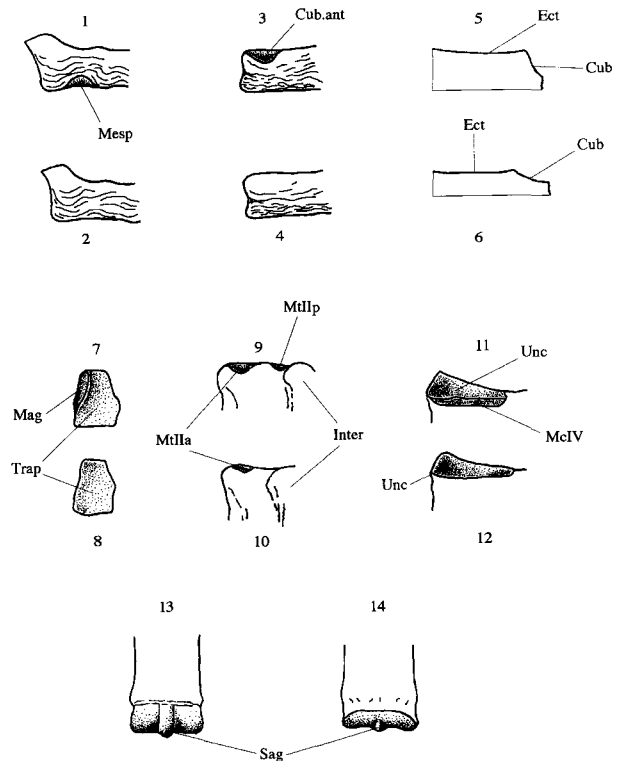


Fig. 4.—Representación de algunos de los caracteres del esqueleto postcranial. *Abreviaturas*: Mesp: faceta posterior para el mesentocuneiforme; Cub.ant: faceta anterior para el cuboides; Ect: faceta para el ectocuneiforme; Cub: faceta para el cuboides; Mag: faceta para el magno; Trap: faceta para el trapezoide; MIIa: faceta anterior para el MT II; MIIp: faceta posterior para el MT II; Inter: tubérculo posterior donde nace el músculo interóseo; Unc: faceta para el unciforme; McIV: faceta para el MC IV; Sag: quilla sagital distal en el MT III. Los dibujos no están a escala. 1. Ectocuneiforme, vista medial. 2. Ectocuneiforme, vista medial. 3. Navicular, vista lateral. 4. Navicular, vista lateral. 5. MT III, corte longitudinal de la zona proximal donde se encuentra la faceta para el cuboides. 6. MT III, corte longitudinal de la zona proximal donde se encuentra la faceta para el cuboides. 7. MC II, vista proximal. 8. MC II, vista proximal. 9. MT III, vista proximoventral. 10. MT III, vista proximoventral. 11. MC III, vista proximolateral. 12. MC III, vista proximolateral. 13. MT III, región distal (ALHII-1114). 14. MT III, región distal (AC-145).

DIAGNOSIS ENMENDADA. Anquiterino grande (para el conjunto de anquiterinos españoles) de esqueleto apendicular robusto, con dientes yugales de tamaño medio para el conjunto de Anchitheriinae. Los MT III son proximalmente anchos y presentan foseta no articular en la faceta para el ectocuneiforme. Los naviculares son anchos (DT) y cortos (DAP). La faceta para el MT IV en el MT III es larga, sobrepasando la longitud de la faceta para el cuboides y contactando con el tubérculo posterior donde nace el músculo interóseo. Las FC 2 son cortas y distalmente anchas. Los magnos son altos y cortos (DAP). Los astrágalos son anteroposteriormente anchos. En el MT II existe faceta posterior para el MT III y faceta para el ectocuneiforme. Se observa pliegue prefoseta corto en el 26,6 % de los M<sup>3</sup>. Aparece estilo prefoseta tan sólo en los P<sup>2</sup> y M<sup>3</sup>, aunque con baja frecuencia. Aparecen estilos en el valle distal de los M<sub>3</sub> con elevada frecuencia (80 %).



Tabla 6.—Dimensiones y resultados estadísticos del M<sup>1</sup> (M: mesiodistal; B: bucolingual; I: índice M/B).

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	M	15	23,363	2,120	21,090	26,910
	B	14	28,377	3,101	26,590	32,630
	I	14	0,831	0,004	0,710	0,990
Retama	M	7	22,657	3,163	20,890	25,580
	B	7	28,304	0,323	27,370	28,860
	I	7	0,800	0,004	0,720	0,890
Acacias	M	2	24,155	0,018	24,060	24,250
	B	2	30,685	1,674	29,770	31,600
	I	2	0,800	0,0004	0,790	0,810
Paracuellos V	M	3	28,026	0,239	27,710	28,590
	B	3	33,086	2,807	31,240	34,510
	I	3	0,850	0,004	0,800	0,920
Vallecas	M	8	24,038	0,561	23,150	25,500
	B	6	28,171	0,629	27,100	28,920
	I	6	0,858	0,0005	0,820	0,890
La Barranca	M	2	21,695	0,014	21,610	21,780
	B	2	25,600	0,088	25,390	25,810
	I	2	0,845	0,00005	0,840	0,850
C. del Otero	M	2	22,625	4,292	21,160	24,090
	B	2	27,805	0,806	27,170	28,440
	I	2	0,815	0,0024	0,780	0,850
Pte. Toledo	M	2	22,390	0,336	21,980	22,800
	B	1	28,310	0	28,31	
	I	1	0,776	0	0,77	
Buñol	M	1	17,350	0	17,35	
	B	1	22,110	0	22,11	
	I	1	0,78	0	0,78	

DIAGNOSIS DIFERENCIAL. Se diferencia del resto de especies en la menor longitud bucolingual del M<sup>1</sup>, por el menor tamaño del M<sup>3</sup>, por el menor tamaño relativo de la dentición yugal respecto al esqueleto postcraneal y por la menor longitud bucolingual del P<sub>3</sub>; y además se diferencia específicamente de *A. castellanum* por la menor longitud bucolingual del M<sub>1</sub>, por la presencia de cingulo lingual en la dentición yugal inferior, por la

Tabla 7.—Dimensiones y resultados estadísticos del P<sup>3</sup> (M: mesiodistal; B: bucolingual; I: índice M/B).

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	M	4	24,645	2,050	22,65	25,91
	B	3	27,600	11,236	23,76	29,94
	I	3	0,930	0,015	0,85	1,07
Retama	M	2	20,470	0,288	20,09	20,85
	B	2	28,845	0,708	28,25	29,44
	I	2	0,710	0	0,71	0,71
Acacias	M	3	21,736	0,013	21,61	21,87
	B	3	27,890	0,543	27,06	28,47
	I	3	0,780	0,0007	0,76	0,81
Paracuellos V	M	1	27,040	0	27,04	
	B	1	30,250	0	30,25	
	I	1	0,890	0	0,89	
Vallecas	M	7	23,221	1,207	21,54	24,79
	B	6	27,230	0,426	26,42	27,99
	I	6	0,860	0,0001	0,80	0,89
C. del Otero	M	1	25,150	0	25,15	
	B	1	27,410	0	27,41	
	I	1	0,920	0	0,92	

Tabla 8.—Dimensiones y resultados estadísticos del P<sub>4</sub> (M: mesiodistal; B: bucolingual; I: índice M/B).

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	M	13	23,261	1,206	21,13	25,28
	B	14	16,550	0,916	15,04	17,93
	I	13	1,420	0,013	1,21	1,56
Retama	M	5	21,902	1,537	20,74	23,67
	B	5	17,740	1,563	15,99	19,08
	I	5	1,240	0,012	1,13	1,42
Acacias	M	6	22,360	2,437	20,77	25,33
	B	5	18,454	1,358	17,04	19,47
	I	5	1,214	0,0120	1,07	1,34
Paracuellos V	M	3	25,883	2,949	24,68	27,85
	B	3	16,403	3,624	14,92	18,55
	I	3	1,588	0,006	1,50	1,65
Vallecas	M	15	23,314	1,895	21,20	25,53
	B	15	17,454	0,604	16,13	18,98
	I	15	1,338	0,0111	1,18	1,58
La Barranca	M	2	20,775	2,904	19,57	21,98
	B	2	16,930	0,033	16,80	17,06
	I	2	1,225	0,0084	1,160	1,290
Pte. Toledo	M	5	23,742	0,746	22,83	25,15
	B	5	17,148	1,620	15,64	18,89
	I	5	1,392	0,0149	1,24	1,50
Buñol	M	3	18,580	0,445	18,18	19,06
	B	3	14,137	1,363	13,30	15,71
	I	3	1,320	0,0954	1,21	1,38

ausencia de pliegue postfoseta, por la presencia de pliegue pre-  
foseta corto, por presentar MT II más estrechos, astrágalos más  
largos (medida 1) y anteroposteriormente estrechos y magnos  
más estrechos (DT). Además presenta, junto a *A. castellanum*,  
elementos del esqueleto apendicular (FC 1, FC 2, FL 1, etc.)  
más robustos que otras especies españolas (*A. matritense*, *A.*  
*cursor*, etc.).

*Anchitherium castellanum* sp. nov.

HOLOTIPO. RET-238 (MC III) (lámina 1, fig. 5). MNCN de Madrid.

PARATIPOS. RET-831 (cráneo) (lámina 1, fig. 8), RET-408 (FC 1) (lámina 1, fig. 6) y RET-732 (MT III) (lámina 1, fig. 7). MNCN de Madrid.

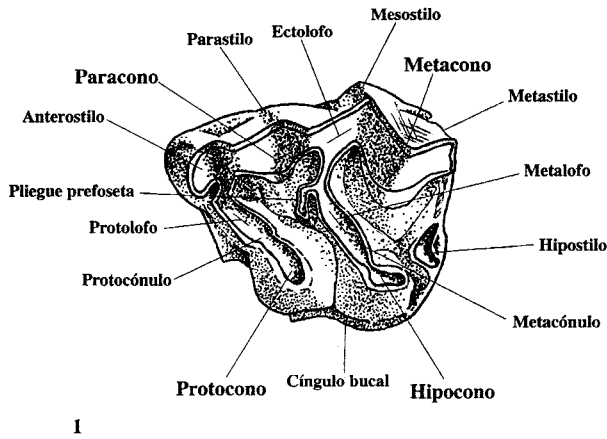
LOCALIDAD TIPO. La Retama (Cuenca, Cuenca del Tajo).

EDAD. Aragoniense medio (MN 5).

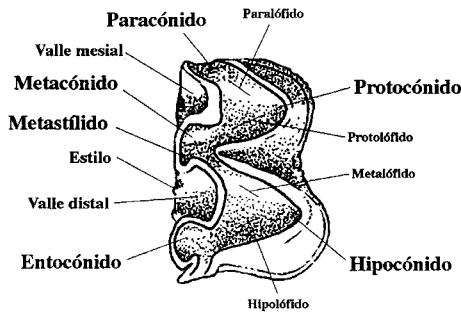
LOCALIDADES. Restringida a la localidad tipo.

DERIVATIO NOMINIS. El nombre hace referencia a Castilla.

DIAGNOSIS. Anquiterino mediano, con esqueleto postcraneal robusto y dentición de tamaño grande. Presenta faceta para el ectocuneiforme y faceta posterior para el MT III en el MT II; además, este hueso es proximalmente muy ancho. La faceta para el MT IV en el MT III es alargada, sobrepasando la longitud de la faceta para el cuboide y contactando con el tubérculo donde nace el músculo interóseo; en este mismo hueso existe foseta no articular en la faceta para el ectocuneiforme. Los magnos son altos, cortos (DAP) y estrechos (DT). Presenta astrágalos cortos y anteroposteriormente anchos. Las FC 2 son cortas y distalmente anchas. Los caninos masculinos son mayores que los incisivos. No existe pliegue prefoseta en la dentición yugal superior. Aparece pliegue postfoseta en el 20 % de los M<sup>2</sup>, y estilos en el valle central en el 20 % de los M<sup>3</sup>. No hay cingulo lingual en los M<sup>1</sup> y M<sup>2</sup>; en los M<sup>3</sup> aparece con bajo porcentaje (20 %), mientras que en los premolares está casi siempre presente, llegando a veces al 100 % de las piezas estudiadas. El cingulo lingual no aparece en la dentición yugal inferior. Se observa una alta frecuencia de estilos de esmalte en el valle distal de los dientes yugales inferiores salvo en el P<sub>2</sub>, en el



1



2

Fig. 5.—Nomenclatura de la dentición yugal de los Anchitheriinae. 1. Dentición superior (P<sup>2</sup>). 2. Dentición inferior (P<sub>3</sub>).

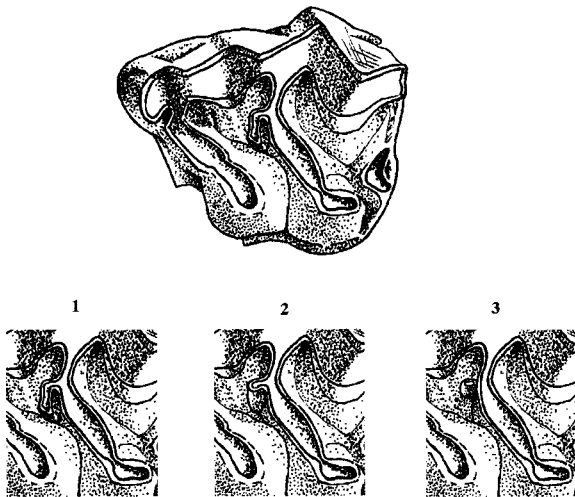


Fig. 6.—Representación gráfica del carácter 17 (pliegue profoseta), que aparece en el borde mesial del metalofo. 1. Pliegue profoseta largo. 2. Pliegue profoseta corto. 3. Estilo profoseta.

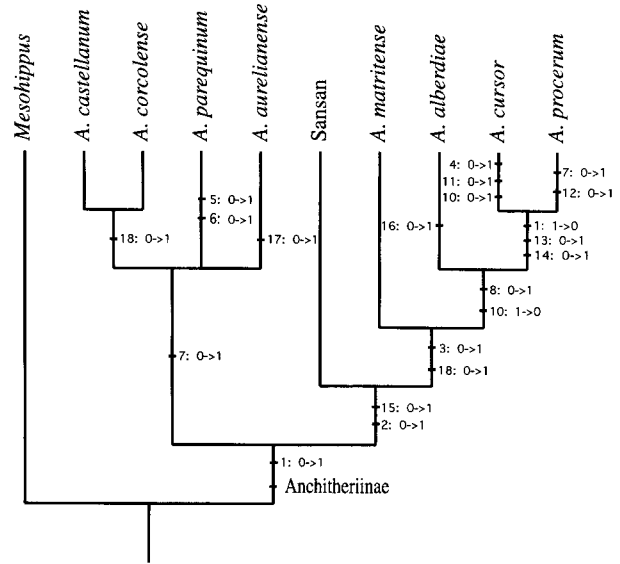


Fig. 7.—Cladograma de las especies españolas (además de los animales de Sansan y Pontlevoy) del género *Anchitherium*. Se ha elegido como outgroup el género norteamericano *Mesohippus* Marsh 1875 (Longitud = 36; CI = 0,889; RI = 0,765; HI = 0,5). El clado Anchitheriinae (en nuestro caso, sólo el género *Anchitherium*) está definido por las sinapomorfías descritas por Evander (1989), las cuales no se representan en el presente cladograma. El carácter 9 no se ha incluido debido a que es problemático, ya que *A. alberdiae* lo presenta probablemente en estado polimórfico y no se conoce el estado del carácter en *A. cursor*; este carácter se presenta en estado derivado en la especie *A. procerum*, por lo que en principio habría que considerarlo una autoapomorfía de este taxón. La tricotomía que se observa entre *A. aurelianense*, *A. parequinum* y el clado formado por *A. castellanum*-*A. corcolense* podría resolverse cuando se encuentre material dentario claramente asignable a *A. parequinum*, de tal forma que se pueda conocer el estado del carácter 18 (tamaño de la dentición respecto al esqueleto postcranial).

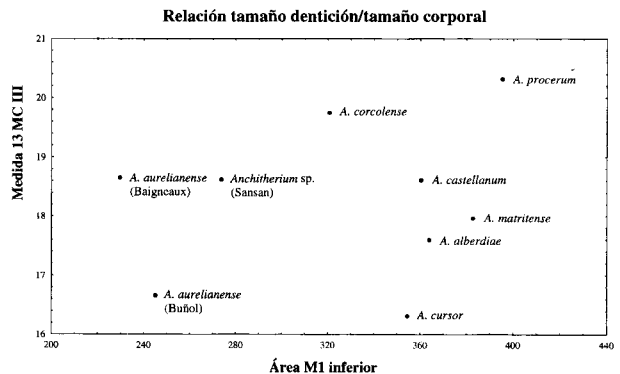


Fig. 8.—Relación entre el tamaño corporal y el tamaño de la dentición de las especies de *Anchitherium* estudiadas. Se toma la medida 13 del MC III (Eisenmann *et al.*, 1988) debido a que es la medida utilizada para el cálculo del peso corporal (Alberdi *et al.*, 1995). Obsérvese cómo la dentición yugal varía su tamaño con independencia del tamaño del esqueleto postcranial.

Tabla 9.—Dimensiones y resultados estadísticos del P<sup>4</sup> (M: mesiodistal; B: bucolingual; I: índice M/B).

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	M	6	25,375	0,827	24,31	26,62
	B	6	29,520	3,256	28,24	32,63
	I	6	0,861	0,003	0,77	0,94
Retama	M	8	22,620	2,323	20,45	24,90
	B	7	29,772	0,680	28,69	30,76
	I	7	0,755	0,002	0,69	0,84
Acacias	M	3	22,486	1,177	21,73	23,73
	B	2	27,745	0,140	27,48	28,01
	I	2	0,790	0		0,79
Paracuellos V	M	2	27,165	6,160	25,41	28,92
	B	2	31,040	1,548	30,16	31,92
	I	2	0,880	0,013	0,80	0,96
Vallecas	M	8	23,747	1,885	21,98	25,79
	B	8	28,016	0,535	26,92	28,94
	I	8	0,848	0,0022	0,78	0,94
La Barranca	M	1	22,590	0		22,59
	B	1	29,150	0		29,15
	I	1	0,770	0		0,77
C. del Otero	M	1	25,360	0		25,36
	B	1	27,500	0		27,50
	I	1	0,920	0		0,92

que están prácticamente ausentes. Aparecen estilos en el valle distal de la totalidad de los M<sub>3</sub> de que se dispone.

DIAGNOSIS DIFERENCIAL. Se diferencia de *A. corcolense* por la mayor longitud bucolingual del M<sub>1</sub>, por la ausencia de cingulo lingual en la dentición inferior, por la presencia de pliegue postfoseta, por la ausencia de pliegue postfoseta corto, por presentar MT II proximalmente más anchos, astrágalos más cortos (medida 1) y anteroposteriormente estrechos, y magnos más anchos (DT); del resto de especies, salvo de *A. aurelianense* y *A. corcolense* por tener caminos masculinos de mayor tamaño que los incisivos; de *A. aurelianense* por sus piezas dentarias significativamente más grandes, tanto yugales como anteriores, y por la mayor altura de la corona de las primeras, además de por su mayor tamaño corporal. Se diferencia de otras poblaciones españolas, salvo *A. corcolense*, en la posesión del FC 1, FC 2 y FL 1 robustas, en tener los astrágalos anteroposteriormente anchos y MT II proximalmente anchos.

Tabla 10.—Dimensiones y resultados estadísticos de algunas medidas del calcáneo.

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	Med. 5	5	31,748	0,812	30,2	32,48
	Med. 2	4	51,032	14,207	45,65	54,07
Retama	Med. 5	3	30,296	7,962	27,92	33,5
	Med. 2	3	49,376	0,767	48,53	50,28
Acacias	Med. 5	4	28,605	0,396	27,79	29,14
	Med. 2	3	46,57	9,929	43,23	49,49
Paracuellos V	Med. 5	4	34,55	4,761	31,71	36,88
	Med. 2	2	60,47	5,379	58,83	62,11
Vallecas	Med. 5	11	31,474	0,610	30,48	32,32
	Med. 2	5	48,311	7,083	44,83	51,05
E. Imperial	Med. 5	2	28,307	1,28	27,53	29,13
	Med. 2	1	53	0		53
A. del Val	Med. 5	1	36,13	0		36,13
	Med. 2	1	55,81	0		55,81

Tabla 11.—Dimensiones y resultados estadísticos de algunas medidas de la FC 1.

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	Med. 1	15	34,416	6,917	30,05	38,45
	Med. 3	13	21,49	1,636	19,75	24,1
Retama	Med. 1	5	34,526	5,126	31,83	37,62
	Med. 3	5	24,38	0,422	23,7	25,34
Acacias	Med. 1	4	36,36	2,061	34,44	37,73
	Med. 3	4	20,512	1,609	19,46	22,33
Paracuellos V	Med. 1	7	36,385	2,895	34,07	39,44
	Med. 3	7	23,478	4,428	21,51	27,9
E. Imperial	Med. 1	4	35,985	1,508	34,97	37,45
	Med. 3	4	19,082	0,722	18,4	20,31
El Terrero	Med. 1	1	37,87	0		37,87
	Med. 3	1	14,88	0		14,88
Pte. de Toledo	Med. 1	1	34,76	0		34,76
	Med. 3	1	20	0		20,00
Arroyo del Olivar	Med. 1	3	35,839	3,068	33,96	37,37
	Med. 3	3	20,665	0,463	20,16	21,45
Paracuellos III	Med. 1	1	40,08	0		40,08
	Med. 3	1	26,24	0		

***Anchitherium matritense* sp. nov.**

*Anchitherium aurelianense* Herráez 1982

*Anchitherium ezquerra* ezquerra Abusch 1983

*Anchitherium aurelianense* Alberdi *et al.*, 1983

HOLOTIPO. EO-3 (MT II) (lámina 2, fig. 12). MNCN de Madrid.

PARATIPOS. EO-57 (FC 1) (lámina 2, fig. 7), EO-72 (FC 2), EO-67 (FL 1), EO-132 (P<sub>4</sub>) (lámina 2, fig. 5), y EO-128 (M<sub>3</sub>) (lámina 2, fig. 6). MNCN de Madrid.

LOCALIDAD TIPO. Estación Imperial (Madrid, Cuenca de Madrid).

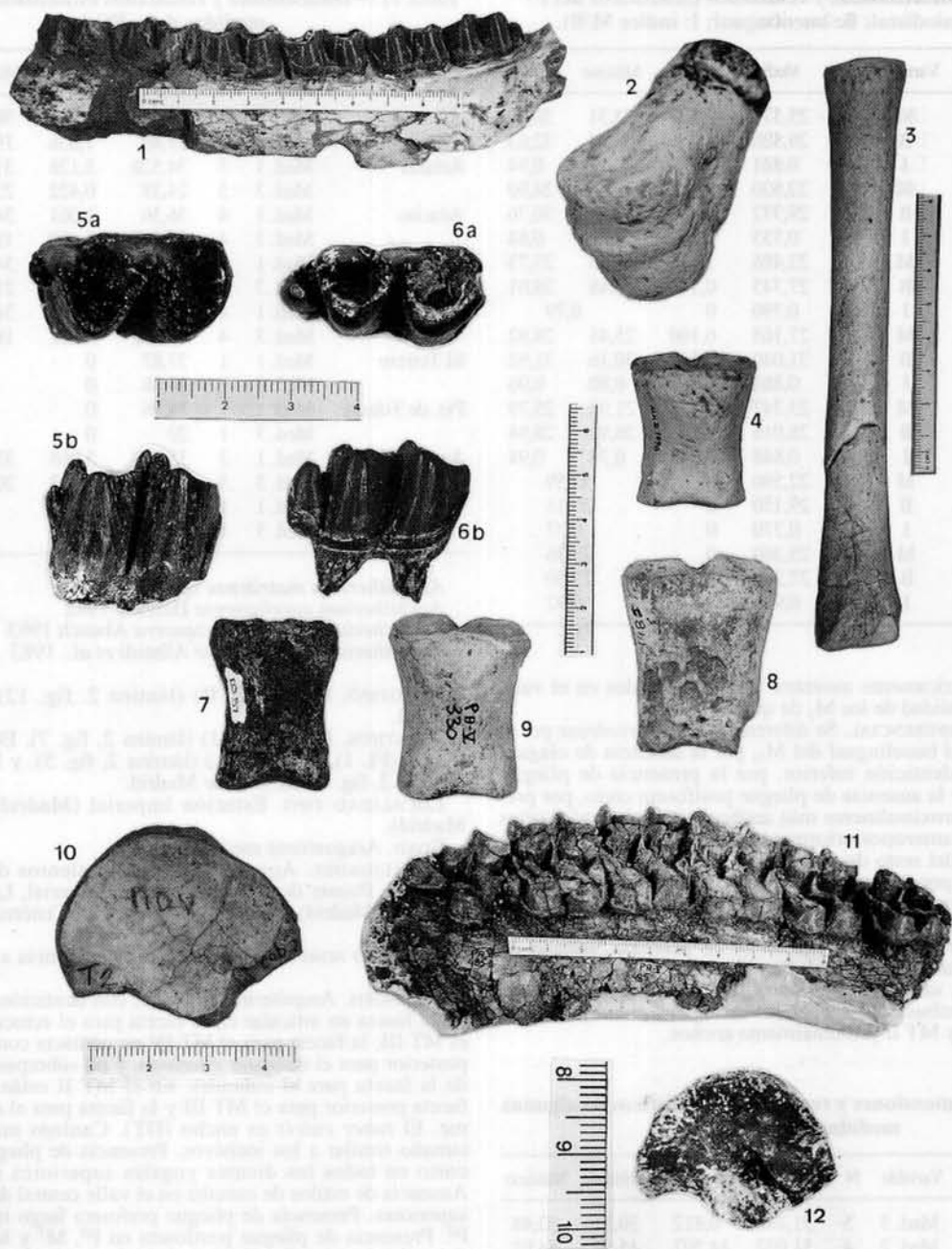
EDAD. Aragoniense medio (MN 5).

LOCALIDADES. Aparece en los yacimientos de Puente de Vallecas, Puente de Toledo, Estación Imperial, La Fuentecilla (todos en Madrid) y probablemente en La Cistérniga (Valladolid).

DERIVATIO NOMINIS. El nombre hace referencia a la ciudad de Madrid.

DIAGNOSIS. Anquiterino mediano, con dentición grande. Presenta foseta no articular en la faceta para el ectocuneiforme en el MT III; la faceta para el MT IV no contacta con el tubérculo posterior para el músculo interóseo, y no sobrepasa la longitud de la faceta para el cuboides. En el MT II están presentes la faceta posterior para el MT III y la faceta para el ectocuneiforme. El *tuber calcis* es ancho (DT). Caninos masculinos de tamaño similar a los incisivos. Presencia de pliegue prefoseta corto en todos los dientes yugales superiores salvo el M<sup>2</sup>. Ausencia de estilos de esmalte en el valle central de los yugales superiores. Presencia de pliegue prefoseta largo tan sólo en el P<sup>2</sup>. Presencia de pliegue postfoseta en P<sup>3</sup>, M<sup>1</sup> y M<sup>3</sup>. Presencia de estilos en el valle distal de los M<sub>3</sub> en muy baja frecuencia (8,33 %).

DIAGNOSIS DIFERENCIAL. La siguiente combinación de caracteres diagnóstica a esta especie: caninos masculinos de tamaño similar a los incisivos, presencia de foseta no articular en la faceta proximal del MT III, presencia de faceta posterior para el MT III y faceta para el ectocuneiforme en el MT II, faceta para el MT IV en el MT III que no sobrepasa la longitud de la faceta para el cuboides y no contacta con el tubérculo para el músculo interóseo, calcáneos con *tuber calcis* ancho (DT), FC 2 gráciles, FL 2 alargadas y anchas tanto distal como proximalmente, etc. Además, se diferencia del resto de anquiterinos del clado «madrileño» por la alta frecuencia de pliegue postfoseta, por la presencia de pliegue prefoseta largo en el P<sup>2</sup>, por la presencia de pliegue prefoseta corto en el M<sup>3</sup>, y por el mayor tamaño de la



## Lámina 2

- Fig. 1.—Paratipo de *A. cursor* sp. nov. de Alhambra-Túneles (Madrid), fragmento mandibular izquierdo en vista bucal.  
 Fig. 2.—Holotipo de *A. cursor* sp. nov. de Alhambra-Túneles (Madrid), fragmento distal de MT III izquierdo.  
 Fig. 3.—Paratipo de *A. cursor* sp. nov. de Alhambra-Túneles (Madrid), MC III izquierdo en vista anterior.  
 Fig. 4.—Paratipo de *A. cursor* sp. nov. de Alhambra-Túneles (Madrid), FC 1 derecha en vista anterior.  
 Fig. 5.—Paratipo de *A. matritense* sp. nov. de Estación Imperial (Madrid), P<sub>4</sub>: a. vista oclusal, b. vista bucal.  
 Fig. 6.—Paratipo de *A. matritense* sp. nov. de Estación Imperial (Madrid), M<sub>3</sub>: a. vista oclusal, b. vista bucal.  
 Fig. 7.—Paratipo de *A. matritense* sp. nov. de Estación Imperial (Madrid), FC 1 derecha en vista anterior.  
 Fig. 8.—*Anchitherium* sp. de Paracuellos III (Madrid), FC 1 derecha en vista anterior.  
 Fig. 9.—Paratipo de *A. procerum* sp. nov. de Paracuellos V (Madrid), FC 1 izquierda en vista anterior.  
 Fig. 10.—Holotipo de *A. procerum* sp. nov. de Paracuellos V (Madrid), MT III derecho en vista proximal.  
 Fig. 11.—Paratipo de *A. procerum* sp. nov. de Paracuellos V (Madrid), fragmento de maxilar izquierdo con P<sup>1</sup>-M<sup>3</sup> en vista oclusal.  
 Fig. 12.—Holotipo de *A. matritense* sp. nov. de Estación Imperial (Madrid), MT III derecho en vista proximal.

Tabla 12.—Dimensiones y resultados estadísticos del DAP del navicular.

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	DAP	14	28,475	0,442	27,43	29,51
Retama	DAP	3	26,88	1,206	25,63	27,69
Acacias	DAP	4	24,975	0,263	24,45	25,43
Paracuellos V	DAP	5	30,504	0,706	29,33	31,63
Vallecas	DAP	4	27,987	1,722	26,31	29,5
El Terrero	DAP	3	22,623	0,314	22,17	23,25
E. Imperial	DAP	2	26,61	2,247	25,55	27,67
Arroyo del Olivar	DAP	1	28,92	0		28,92

Tabla 13.—Dimensiones y resultados estadísticos del DAB del cuboides.

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	DAP	6	26,666	4,84	22,7	28,65
Retama	DAP	2	25,075	0,396	24,63	25,52
Acacias	DAP	4	20,685	0,084	20,35	20,97
Paracuellos V	DAP	3	29,283	1,055	28,22	30,27
Vallecas	DAP	1	26,57	0		26,57
E. Imperial	DAP	2	21,68	0,057	21,51	21,85

Tabla 14.—Dimensiones y resultados estadísticos del DT del cuboides.

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	DT	5	22,594	1,044	21,13	23,62
Retama	DT	2	20,095	1,11	19,35	20,84
Acacias	DT	4	15,907	1,749	14,24	17,09
Paracuellos V	DT	2	22,155	0,042	22,01	22,3
Vallecas	DT	1	17,75	0		26,57
E. Imperial	DT	2	16,04	0,423	15,58	16,5

dentición yugal inferior decidua; de *A. corcolense* y *A. castellanum* por tener dientes yugales superiores en general más cuadrados e inferiores más rectangulares, por el menor tamaño relativo de sus caninos masculinos y por la morfología de la faceta para el MT IV en el MT III, que no llega a contactar con el tubérculo para el músculo interóseo y no sobrepasa a la faceta para el cuboides; de *A. aurelianense* por el mayor tamaño de sus piezas dentarias y por la presencia de pliegues pre y postfoseta (además de por el menor tamaño de los caninos masculinos).

***Anchitherium cursor* sp. nov.**

HOLOTIPO. ALHII-1114 (MT III) (lámina 2, fig. 2). MNCN de Madrid.

PARATIPOS. ALHII-368 (MC III) (lámina 2, fig. 3), ALHII-231 (fragmento mandibular) (lámina 2, fig. 1), ALHII-1096 (FC 1) (lámina 2, fig. 4). MNCN de Madrid.

LOCALIDAD TIPO. Alhambra-Túneles (Madrid, Cuenca de Madrid).

EDAD. Aragoniense superior (MN 6).

LOCALIDADES. Alhambra-Túneles y Arroyo del Olivar (ambos en Madrid).

DERIVATIO NOMINIS. El nombre deriva del vocablo latino *Cursor-oris* (corredor).

DIAGNOSIS. Anquiterino pequeño de dentición yugal grande para el conjunto de Anchiteriinae. Presenta metápodos alarga-

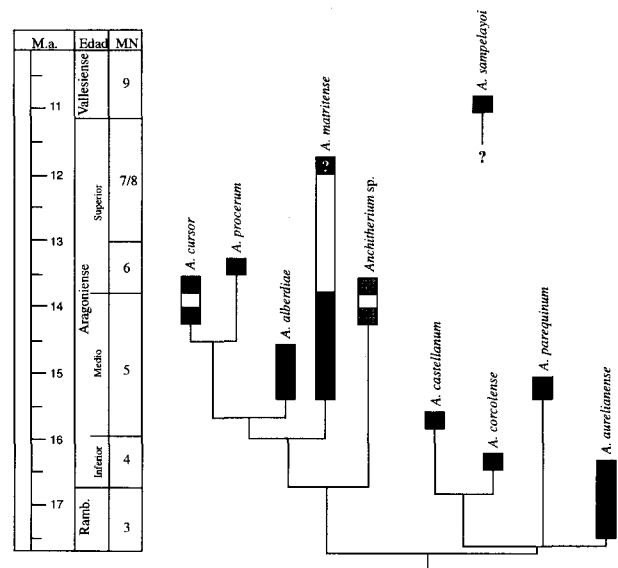


Fig. 9.—Distribución cronológica de las distintas especies del género *Anchitherium* en nuestra península (se incluye la forma presente en Pontlevo y Sansan, representada en color gris). Las zonas blancas indican falta de registro. La identificación de *A. matritense* en el yacimiento de La Cistérniga (MN 7/8) no es segura, debido a la falta de dentición; esta circunstancia se representa como un signo blanco de interrogación en la distribución temporal de la citada especie. El interrogante situado bajo *A. sampelayoi* se refiere a la imposibilidad de conocer las relaciones filogenéticas de esta especie con el resto, debido a los muy escasos restos que se conservan de la misma. Datos estratigráficos según Daams *et al.* (en prensa).

dos y muy gráciles. En los MT III, la quilla sagital distal se extiende por la región extensora de la faceta para la FC 1, contactando con el borde anterior de dicha faceta (lámina 2, fig. 2), y no existe foseta no articular en la faceta para el ectocuneiforme; además, la faceta para el MT IV no sobrepasa la longitud de la faceta para el cuboides, no llegando a contactar con el tubérculo donde nace el músculo interóseo. Los MC II son proximalmente estrechos. En los MC III aparece foseta supraarticular distal, y la diáfisis es de sección subcircular. Se pierde la faceta anterior para el cuboides en el navicular. La faceta posterior para el mesentocuneiforme en el ectocuneiforme está ausente. El *tuber calcis* es anteroposteriormente alargado y transversalmente estrecho. Las primeras falanges laterales son largas. Las FC 2 son largas y distalmente estrechas. Los cuboides son anchos (DT), largos (DAP) y bajos. Los naviculares son largos (DAP), estrechos (DT) y bajos, y los escafoides son alargados (DAP). Los caninos masculinos son de tamaño similar a los incisivos. El pliegue postfoseta está ausente en la dentición yugal superior; el pliegue prefoseta corto varía entre el 16-50 %, y el pliegue largo aparece en porcentajes muy bajos, y sólo en el M<sup>1</sup>. Existen estilos de esmalte en el valle distal de los M<sub>3</sub>, pero con baja frecuencia (15,79 %).

DIAGNOSIS DIFERENCIAL. Se diferencia del resto de especies propuestas en que la quilla sagital distal del MT III se extiende hasta el borde anterior de la faceta para la FC 1, los metápodos son muy gráciles, las FL 1 son muy largas y el MC III tiene la diáfisis de sección subcircular lo que le diferencia de todos los anquiterinos estudiados. Además presenta foseta supraarticular distal en el MC III, carácter derivado que comparte con *A. procerum*, y que diferencia a ambos del resto.

NOTAS. La quilla sagital distal completa presente en los MT III de esta especie es una importante especialización cursora, ya que restringe totalmente el movimiento en la articulación

Tabla 15.—Dimensiones y resultados estadísticos de algunas medidas de la FL 1.

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	Med. 1	17	24,054	3,678	21,26	27,35
	Med. 5	18	6,72	0,458	5,55	7,74
Retama	Med. 1	9	21,766	1,519	19,29	23,39
	Med. 5	9	7,981	0,316	7,12	8,86
Acacias	Med. 1	8	21,247	1,092	19,49	22,74
	Med. 5	10	6,145	0,489	4,71	6,89
Paracuellos V	Med. 1	4	21,242	12,855	17,23	25,74
	Med. 5	7	6,762	0,555	5,7	7,62
Vallecas	Med. 1	1	25,62	0	—	25,62
	Med. 5	2	7,209	0	6,8	7,67
A. del Vall	Med. 1	1	20,99	0	—	20,99
	Med. 5	1	6,85	0	—	6,85
E. Imperial	Med. 1	6	19,841	2,174	18,1	21,48
	Med. 5	6	6,211	0,592	5,18	7,02
Arroyo del Olivar	Med. 1	—	—	—	—	—
	Med. 5	1	6,83	0	—	6,83
Buñol	Med. 1	1	23,51	0	—	23,51
	Med. 5	1	10,23	0	—	10,23

Tabla 16.—Dimensiones y resultados estadísticos de la medida 3 del MT III.

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	Med. 3	10	17,543	0,581	16,01	18,54
Retama	Med. 3	1	18,88	0	—	18,88
Acacias	Med. 3	4	18,165	0,986	16,7	18,9
Paracuellos V	Med. 3	1	20,54	0	—	20,54

Tabla 17.—Dimensiones y resultados estadísticos de algunas medidas de la FC2.

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	Med. 3	22	24,54	1,496	21,96	26,36
	Med. 4	26	28,5	1,142	26,43	31,06
Retama	Med. 3	4	25,76	7,688	22,53	29,24
	Med. 4	4	28,525	8,29	25,05	32,06
Acacias	Med. 3	12	22,81	2,306	19,68	24,95
	Med. 4	12	28,627	2,27	25,55	30,3
Paracuellos V	Med. 3	10	26,005	1,387	24,2	27,8
	Med. 4	13	30,938	2,039	28,75	34
Vallecas	Med. 3	—	—	—	—	—
	Med. 4	4	29,562	2,937	27,87	31,25
E. Imperial	Med. 3	3	23,502	2,928	22,11	25,46
	Med. 4	3	29,387	2,434	27,72	30,76
Pte. Toledo	Med. 3	1	23,24	0	—	23,24
	Med. 4	—	—	—	—	—

MT III-FC 1 al plano parasagital, adaptación que, entre otras, distingue a équidos más derivados que los Anchitheriinae (Sondaar, 1968; Hussain, 1975; Evander, 1989).

**Anchitherium procerum sp. nov.**

*Anchitherium aurelianense* Alberdi *et al.*, 1983

*Anchitherium aurelianense* Alberdi *et al.*, 1985

HOLOTIPO. PAV-329 (MT III) (lámina 2, fig. 10). MNCN de Madrid.

Tabla 18.—Dimensiones y resultados estadísticos del DAP del escafoides.

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	DAP	6	27,335	0,896	25,7	28,08
Retama	DAP	5	27,904	1,513	26,55	29,44
Acacias	DAP	3	26,132	0,316	25,55	26,67
Paracuellos V	DAP	6	30,218	1,087	29,11	31,87
Vallecas	DAP	2	28,691	1,693	27,8	29,64
Arroyo del Olivar	DAP	1	27,9	0	—	27,9
El Terrero	DAP	1	24,78	0	—	24,78

Tabla 19.—Dimensiones y resultados estadísticos de algunas medidas del MC III.

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	Med. 5	9	26,832	1,428	25,47	29,22
	Med. 13	9	16,308	1,626	14,11	17,6
Retama	Med. 5	5	27,35	4,411	24,91	30,23
	Med. 13	10	18,608	0,355	17,48	19,49
Acacias	Med. 5	—	—	—	—	—
	Med. 13	1	17,59	0	—	17,59
Paracuellos V	Med. 5	2	32,347	0,845	31,71	33,01
	Med. 13	1	20,31	0	—	20,31
Vallecas	Med. 5	1	27,73	0	—	27,73
	Med. 13	—	—	—	—	—
E. Imperial	Med. 5	1	27,55	0	—	27,55
	Med. 13	4	17,962	1,229	17,1	19,59
A. del Val	Med. 5	1	32,76	0	—	32,76
	Med. 13	—	—	—	—	—
Pte. de Toledo	Med. 5	1	26,06	0	—	26,06
	Med. 13	2	18,005	0,042	17,86	18,15
La Cistérniga	Med. 5	—	—	—	—	—
	Med. 13	1	19,55	0	—	19,55

Tabla 20.—Dimensiones y resultados estadísticos del DT del magno.

Yacimiento	Variable	N	Media	Varianza	Mínimo	Máximo
Alhambra	DT	19	26,04	2,004	23,16	28,32
Retama	DT	4	29,617	0,963	28,78	31,01
Acacias	DT	3	25,56	0,317	25,08	26,18
Paracuellos V	DT	3	27,826	0,913	27,25	28,93
Vallecas	DT	13	26,606	0,628	25,43	28,53
E. Imperial	DT	2	24,59	0,005	24,54	24,64
Arroyo del Olivar	DT	4	26,592	0,324	25,99	27,3

PARATIPOS. PAV-330 (FC 1) (lámina 2, fig. 9), PAV-407 (MT II) Y PAV-485 (fragmento de maxilar izquierdo) (lámina 2, fig. 11). MNCN de Madrid.

LOCALIDAD TIPO. Paracuellos V (Paracuellos del Jarama, Madrid, Cuenca de Madrid).

EDAD. Aragoniense superior (MN 6).

LOCALIDADES. Restringida a la localidad tipo.

DERIVATIO NOMINIS. El nombre deriva del término latino *Procerus-a-erum* (de talla grande).

DIAGNOSIS. Anquiterino grande con dentición yugal grande. En el MC III existe foseta supraarticular distal. Las FC 2 presentan los valores más altos, en la longitud total, como en la dorsal. Presenta calcáneos dorsalmente alargados (medida 2) y con el *tuber calcis* antero-posteriormente largo. La faceta para el ectocuneiforme en el MT III y los naviculares, así como la

Tabla 21.—Lista de los caracteres morfológicos utilizados.

1. MT III: foseta no articular en la faceta proximal (0, ausencia; 1, presencia).
2. MT III: longitud de la faceta para el MT IV (0, contacta con el tubérculo para el músculo interóseo; 1, no contacta).
3. MT III: faceta posterior para el MT II (0, presente; 1, ausente).
4. MT III: quilla sagital distal (0, incompleta; 1, completa).
5. MT III: faceta para el cuboides (0, verticalizada; 1, horizontalizada).
6. Navicular: foseta no articular en la faceta proximal (0, ausencia; 1, presencia).
7. Navicular: faceta anterior para el cuboides (0, ausencia; 1, presencia).
8. MT II: faceta para el ectocuneiforme (0, presencia; 1, ausencia).
9. MT II: faceta posterior para el MT III (0, presencia; 1, ausencia).
10. MC II: faceta para el magno (0, ausencia; 1, presencia).
11. MC III: sección de la diáfisis (0, elíptica; 1, subcircular).
12. MC III: faceta para el MC IV (0, presencia; 1, ausencia).
13. MC III: foseta supraarticular distal (0, ausencia; 1, presencia).
14. Ectocuneiforme: faceta posterior para el mesentocuneiforme (0, presencia; 1, ausencia).
15. Caninos de macho: tamaño (0, más grandes que los incisivos; 1, de tamaño similar).
16. P<sub>1</sub>: (0, presente; 1, ausente).
17. M<sup>3</sup>: pliegue prefoseta corto (0, ausente; 1, presente).
18. Relación tamaño corporal-tamaño dentición yugal (0, dientes pequeños; 1, dientes grandes).

Los caracteres 1 y 6 aparecen representados en la figura 2. Los caracteres 2, 8 y 13 se representan en la figura 3. Los caracteres, 3, 4, 5, 7, 10, 12 y 14 se representan en la figura 4. El carácter 17 aparece en la figura 6.

faceta para el navicular en el astrágalo son anteroposteriormente largas. No presenta fosetas no articular en la faceta para el ectocuneiforme del MT III. Sólo aparece la faceta anterior para el MT III en el MT II, no existiendo ni faceta posterior ni faceta para el ectocuneiforme, y la faceta para el MT IV no contacta con el tubérculo posterior para el músculo interóseo; además los MT II son estrechos. La faceta posterior para el mesentocuneiforme en el ectocuneiforme está ausente. Los caninos masculinos son de tamaño similar a los incisivos. Ausencia de estilos de esmalte en el valle central de los P<sup>2</sup>, así como de cíngulo

Tabla 23.—Estimación de la masa corporal de los anquiterinos españoles en base a la medida 13 del MC III, y según los estudios de Alberdi *et al.* (1995).

Especies	N	M	LnM	Masa corporal estimada
<i>A. aurelianense</i>	1	MC13	2,812	72,24 kg
<i>A. procerum</i>	1	MC13	3,011	131,63 kg
<i>A. corcolense</i>	29	MC13	2,984	121,51 kg
<i>A. castellanum</i>	10	MC13	2,923	101,49 kg
<i>A. matritense</i> (EO)	4	MC13	2,888	90,92 kg
<i>A. matritense</i> (Vall)	5	MC13	2,885	90,01 kg
<i>A. alberdiae</i>	1	MC13	2,867	84,77 kg
<i>Anchitherium</i> sp. (Cist.)	1	MC13	3,008	130,32 kg
<i>A. cursor</i>	9	MC13	2,791	67,35 kg

EO: Estación Imperial; Vall: Puente de Vallecas; Cist: La Cistérniga; N: número de muestra; M: medida utilizada; LnM: logaritmo neperiano de la medida. El rango de pesos utilizados por Alberdi *et al.* (1995) varía desde 180 kg hasta 800 kg, por lo que los valores estimados para los anquiterinos deben tomarse como aproximativos.

bucal a nivel Metalófidio-Hipolófidio en los M<sub>3</sub>. No aparece pliegue prefoseta largo, y el corto está presente en todas las piezas yugales superiores salvo en los P<sup>2</sup> y M<sup>3</sup>. Existe pliegue postfoseta en los M<sup>1</sup>. No hay estilos de esmalte en el valle distal de los P<sub>4</sub>, M<sub>1</sub> y M<sub>3</sub> (del resto no hay datos).

DIAGNOSIS DIFERENCIAL. Se distingue del resto de especies, salvo de *A. cursor*, por la presencia de foseta supraarticular distal en los MC III, por la ausencia de foseta no articular en la faceta para el ectocuneiforme del MT III, y por tener el *tuber calcis* con anchura transversal y diámetro anteroposterior grandes. Se diferencia de *A. corcolense*, *A. matritense* y *A. castellanum* por la ausencia de faceta posterior para el MT III y de faceta para el ectocuneiforme en el MT II, así como por la menor anchura proximal de este mismo hueso. Se diferencia también de *A. corcolense* y *A. castellanum* en que la faceta para el MT IV en el MT III es corta, no contactando con el tubérculo posterior para la inserción del músculo interóseo, y no superando la longitud de la faceta para el cuboides. Se distingue del resto de anquiterinos españoles por sus calcáneos dorsalmente largos con el *tuber calcis* alargado, por sus FC 2 largos (tanto en la medida 1 como en la 2), por tener significativamente los mayores valores en la longitud (DAP) de los naviculares, y de la faceta para este hueso en el astrágalo, y por tener los escafoides alargados (DAP); se diferencia de *A. cursor* por su mayor tamaño corporal, por la presencia de pliegue postfoseta, por no

Tabla 22.—Matriz de caracteres en la que se observa el estado de éstos en las distintas especies españolas de *Anchitherium*. La especie dada como *Anchitherium* sp. aparece, de los yacimientos estudiados, en Sansan y Pontlevoy (Francia).

Taxa	Caracteres																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>A. cursor</i>	0	1	0&1	1	0	0	0	?	?	1	1	0	1	1	1	0	0	1
<i>A. castellanum</i>	0&1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	1
<i>A. alberdiae</i>	1	1	1	0	0	0	0&1	1	0&1	0	0	?	0	0	1	1	0	1
<i>A. procerum</i>	0	1	0&1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1
<i>A. matritense</i>	1	1	1	0	0	0	0&1	0	0	1	0	0&1	0	0	1	0	0&1	1
<i>A. aurelianense</i>	1	0	0	0	0	0	1	?	?	1	0	?	0	0	0	0	1	0
<i>A. corcolense</i>	0&1	0	0	0	0	0	0&1	0	0	1	0	0	0	0&1	0	0	0&1	1
<i>A. parequinum</i>	1	0	0	?	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Anchitherium</i> sp.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0&1	1	0	0&1	0
<i>Mesohippus</i>	0	?	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	0	0	0	0	0





Tabla 24.—(Continuación)

Localidades	M3 s - 3	M3 i - 3	P4 i - 3	Cma - 1	P3 i - 3	P2 i - 1	M3 i - 2	P1 s - 2	P2 s - 2	M3 s - 2	M3 s - 1	P4 s - 3	P3 i - 1	M1 s - 2	M1 i - 1
Te-Bu															
Bar-Cor	*	S	*		S	N	N	S	N	N	*		S		
Bar-Ote					N								N		
Bar-Isi															N
Bar-Tole			N		N								N		
Bar-NvI					N								S		S
Bar-Bu					N								S		N
Cor-Ote	N	S			N	*	S	S	N	S	N		S	N	S
Cor-Isi				S		N		N	N						*
Cor-Tole	S	N	N		S	N	N	S		S	N		N	N	
Cor-NvI				N	N	N							S		s
Cor-Bu		S	*	S	S	S	S						S	S	S
Ote-Isi															
Ote-Tole					N								N		
Ote-NvI					N										
Ote-Bu					N								S		S
Isi-Tole															
Isi-NvI				S											
Isi-Bu															S
Tole-NvI					N										
Tole-Bu			N		N								S		S
NvI-Bu													S		S

S: existen diferencias significativas entre los dos yacimientos; N: no existen diferencias significativas entre los dos yacimientos; \*: no se ha podido determinar; casilla en blanco: no se dispone de datos (*Abreviaturas*: i: inferior; s: superior; l: longitud mesiodistal; 2: anchura bucolingual; 3: índice longitud/anchura; Cma: Canino masculino; Alh: Alhambra-Túneles; Ret: La Retama; Ac: Paseo de las Acacias; PaV: Paracuellos V; Vall: Puente de Vallecas; Te: El Terrero; Bar: La Barranca; Cor: Córcoles; Ote: Cerro del Otero; Isi: San Isidro; Tole: Puente de Toledo; NvI: Nombrevilla I; Bu: Buñol.

tener completa la quilla sagital distal del MT III, y por la ausencia de esmalte en el valle distal de la dentición yugal inferior.

***Anchitherium alberdiae* sp. nov.**

HOLOTIPO. AC-3 (fragmento mandibular derecho) (lámina 3, fig. 1). MNCN de Madrid.

PARATIPOS. AC-116 (FC 1) (lámina 3, fig. 2) y AC-145 (MT III) (lámina 3, fig. 3). MNCN de Madrid.

LOCALIDAD TIPO. Paseo de las Acacias (Madrid, Cuenca de Madrid).

EDAD. Aragoniense medio (MN 5).

LOCALIDADES. Paseo de las Acacias, y probablemente en PAR-Peñuelas y la Hidroeléctrica (todos en Madrid).

DERIVATIO NOMINIS. La especie está dedicada a la Dra. María Teresa Alberdi.

DIAGNOSIS. Anquiterino de talla media con dentición grande. Presenta FC2 estrechas y FL2 cortas. Los MC II son proximalmente estrechos. Los cuboides son cortos (DAP), altos y estrechos (DT). Los naviculares son anchos (DT) y cortos (DAP). El *tuber calcis* es anteroposteriormente estrecho. Los MT II son proximalmente estrechos; presentan de forma variable faceta posterior para el MT III y no poseen faceta para el ectocuneiforme. La faceta para el MT IV en el MT III es corta, no contactando con el tubérculo donde se origina el músculo interóseo. Además, presenta foseta no articular en la faceta para el ectocuneiforme en ese mismo hueso. Los caninos masculinos tienen un tamaño similar al de los incisivos, siendo ésta la especie que posee los caninos masculinos comparativamente más pequeños. Se observa la reducción del P<sub>1</sub>, que falta en la totalidad de las mandíbulas completas de las que se dispone, existiendo en una de ellas un D<sub>1</sub> retenido. P<sub>1</sub> de pequeño tamaño. Aparecen estilos en el valle distal de los M<sub>3</sub> con elevada frecuencia (71,42 %).

DIAGNOSIS DIFERENCIAL. La combinación de los siguientes caracteres diferencia a *A. alberdiae* del resto de anquiterinos considerados en el estudio: naviculares cortos (DAP; sólo *A. parequinum* los tiene significativamente más cortos), FC 2 y MT III estrechos, FL 2 cortas, *tuber calcanei* anteroposteriormente estrecho, presencia variable en el MT II de faceta posterior para el MT III y ausencia de faceta para el ectocuneiforme, MT II y MC II proximalmente estrechos, presencia de foseta no articular en la faceta para el ectocuneiforme en el MT III y P<sub>1</sub> reducido o ausente. El P<sub>1</sub> es significativamente más pequeño que el de la especie contemporánea *A. matritense*, al igual que los caninos masculinos, lo que, junto al resto de caracteres, sirve para su separación.

***Anchitherium parequinum* sp. nov.**

HOLOTIPO. TE-1 (FC 1) (lámina 3, fig. 7). MNCN de Madrid.

PARATIPOS. TE-4 (MT III) (fig. 2-2), TE-7 (navicular) (Lámina 3, fig. 5), TE-9 (fragmento distal de tibia) (lámina 3, fig. 8), TE-10 (ectocuneiforme) (lámina 3, fig. 6) y TE-11 (escafoides) (lámina 3, fig. 4). MNCN de Madrid.

LOCALIDAD TIPO. El Terrero (Villafeliche, Zaragoza, Cuenca del Ebro).

EDAD. Aragoniense medio (MN 5).

LOCALIDADES. Aparece en los yacimientos de El Terrero y Valdemoros 11 (lámina 3, fig. 9), ambos en Villafeliche, Zaragoza.

DERIVATIO NOMINIS. El nombre deriva de los términos latinos *Par-paris* (análogo, igual) y *Equinus-a-um* (equino).

DIAGNOSIS. Anquiterino muy pequeño, con FC 1 muy gráciles. Los MT III son proximalmente estrechos y de aspecto redondeado, y presentan la faceta para el cuboides formando un ángulo mayor respecto a la faceta para el ectocuneiforme que en los demás *Anchitheriinae* estudiados.

DIAGNOSIS DIFERENCIAL. Se distingue del resto de especies consideradas por la excepcional gracilidad de sus FC 1, por la



Tabla 25.—(Continuación)

Localidades	FC1 1/3	Calca.2	Na.DAP	Calca.5	McIII.13	FL1.1/5	Cub.DT	McIII.5	MtIII.3	Cub <sub>DAP/DT</sub>	FC2.3	Esc.DAP	Mag.DT	FC2.4
Vall-Val		N		S										N
Vall-Cor	S				S	S	N			S		N	N	N
Vall-AO			N										N	
Vall-Cist					N									
Vall-Tole					N									
Vall-EO	N		N		N								N	
Vall-Pa III														
Vall-Vald11														S
Vall-Pons.			N											
Vall-Bu					N									N
Te-Val														
Te-Cor	S		S									S		
Te-AO														
Te-Cist														
Te-Tole														
Te-EO														
Te-Pa III														
Te-Vald11														
Te-Pons.														
Te-Bu														
Val-Cor		N		S				S			N			N
Val-AO														
Val-Cist														
Val-Tole														
Val-EO														
Val-Pa III														
Val-Vald11														
Val-Pons.														
Val-Bu														
Cor-AO	S		N									N	N	
Cor-Cist					N	N								
Cor-Tole	S				N			S						
Cor-EO	S	N	*	N	S	S	S	N		N	S		N	
Cor-Pa III	N										S			
Cor-Vald11														S
Cor-Pons			N											
Cor-Bu					S	N								S
AO-Cist														
AO-Tole														
AO-EO	S												N	
AO-Pa III														
AO-Vald11														
AO-Pons.														
AO-Bu														
EO-Tole	S				N									
EO-Cist					N	N								
EO-Pa III														
EO-Vald11														
EO-Pons.														
EO-Bu					N	S								

S: existen diferencias significativas entre los dos yacimientos; N: no existen diferencias significativas entre los dos yacimientos; \*: no se ha podido determinar; casilla en blanco: no se dispone de datos) (*Abreviaturas*: DAP: diámetro anteroposterior; DT: diámetro transverso; Mag: magno; Esc: escafoides; Cub: cuboides; Calca: calcáneo; Na: navicular; Numeración: medidas de la pieza correspondiente según Eisenmann *et al.* (1988); Alh: Alhambra-Túneles; Ret: La Retama; Ac: Paseo de las Acacias; PaV: Paracuellos V; PaIII: Paracuellos III; Vall: Puente de Vallecas; Te: El Terrero; Val: Arroyo del Val; Cor: Córcoles; Tole: Puente de Toledo; Bu: Buñol; AO: Arroyo del Olivar; EO: Estación Imperial; Vald11: Valdemoros 11; Cist: La Cistérniga; Pons: Can Ponsic-I.

presencia de foseta no articular en la faceta proximal del navicular, por la poca longitud de este hueso (significativamente los más cortos de los anquiterinos analizados), así como por tener la faceta para el cuboides en el MT III formando un ángulo mayor con el plano de la faceta para el ectocuneiforme.

## Discusión

Se pudo comprobar que el  $M_1$  de Montabuzard no entraba dentro de los límites de variabilidad de ninguna de las poblaciones españolas con un número de elementos suficiente (La Retama, Alhambra, Córcoles, Acacias y Puente de Vallecas) debido a sus reducidas dimensiones. El material de Buñol, sin embargo, presenta un tamaño muy similar al del yacimiento francés, y ya fue determinado por Abusch como *A. aurelianense aurelianense* en 1983, los restos de Alto de Ballester 1 no incluyen ningún  $M_1$ , pero su dentición superior es métrica y morfológicamente muy parecida a la de Buñol. Lo mismo ocurre con el material de Sant Andreu de la Barca (MN 3), que incluye elementos dentarios y postcraneales. Por lo tanto, el único material español de los que hemos tenido ocasión de estudiar, que, en nuestra opinión, debe ser asignado a *A. aurelianense* sería el procedente de Buñol, Alto de Ballester 1 y Sant Andreu de la Barca. Los escasos restos de Agreda (Teruel), sólo dos yugales inferiores (lámina 1, figs. 2 y 3), presentan un tamaño muy parecido, aunque algo mayor, al de *A. aurelianense*. Por lo tanto, y a la espera de encontrar más material queda como *A. cf. A. aurelianense*. En Francia existe el yacimiento de Baigneaux-en-Beauce, bastante abundante en restos de *Anchitherium* y que es de edad similar a Montabuzard (un poco más moderno) (Bruijn *et al.*, 1992); el *Anchitherium* de esta localidad ha podido ser perfectamente caracterizado, y hemos comprobado que los restos españoles de Buñol, Alto de Ballester 1, Sant Andreu de la Barca y Agreda y los franceses de Montabuzard, entran dentro de los límites de variabilidad de Baigneaux; además, su coincidencia con la distribución cronológica de todas estas poblaciones (desde la MN 3 hasta la MN 4 inicial) nos permiten determinar al équido de Baigneaux como *Anchitherium aurelianense*.

La especie *Anchitherium ezquerrae* Meyer 1844, fue creada en base a escasos restos dentarios del yacimiento madrileño del Cerro de San Isidro, que son imposibles de distinguir significativamente de los de otras poblaciones que sí son claramente diferentes por su esqueleto postcraneal (por ejemplo: La Retama, Alhambra-Túneles, Puente de Vallecas, etc.). Por tanto, restringimos esta especie a los restos dentarios ya comentados.

El holotipo de la especie *A. osmundseni* (Crusafont y Golpe, 1971, 1974), que consiste en un molar inferior, ha sido atribuido en revisiones posteriores a *Chalicotherium grande* Blainville 1849 (Crusafont, 1976; Abusch, 1983; Forstén, 1991). Reconocemos tal asignación como correcta, y por lo tanto la especie *A. osmundseni* debe considerarse *nomen nudum*, a pesar de que algún autor posterior ha aceptado dicha especie como válida o al menos de identificación taxonómica controvertida (Iñigo, 1993, 1997). El navicular de Can Ponsic I, atribuido también a la especie *A. osmundseni*, debe considerarse *Anchitherium* sp. debido a la imposibilidad de asignar tan escasos restos a alguna de las especies existentes.

En el yacimiento de La Cistérniga (Valladolid, MN 7/8) aparecen representadas dos formas; una pertenece a un anquiterino de talla grande, que debido a la escasez de material se asigna a *Anchitherium* sp., aunque presenta la siguiente sinapomorfía: la faceta para el MT IV en el MT III es corta, no llegando a contactar con el tubérculo en el que se origina el músculo interóseo, y no llega a sobrepasar a la faceta para el cuboides. El otro anquiterino representado es una forma de tamaño significativamente menor que puede asignarse tentativamente por su talla y morfología (presenta foseta no articular en la faceta para el navicular en el MT III, y la faceta para el MT IV, en este mismo hueso, presenta la morfología derivada ya comentada anteriormente) a la especie *A. matritense*; esta asignación significaría alargar la distribución cronológica de esta especie.

Los restos del yacimiento de Puente de Toledo (Madrid) son escasos, y en los análisis estadísticos realizados no se han obtenido resultados concluyentes. El estudio de la dentición revela algunas diferencias significativas con la población de Puente de Vallecas, pero al analizar el postcraneal se observan grandes semejanzas. Por ello, y debido a la distribución geográfica y temporal de los mismos podría ser incluido con las debidas reservas en *A. matritense*.

Las escasas piezas dentarias de La Fuentecilla (Torrejón de Ardoz, Madrid) entraron dentro de los límites de variabilidad de varias poblaciones, salvo el  $P_2$ , que sólo puede ser incluido en la población de Puente de Vallecas. Por ello este material queda como *A. cf. A. matritense*.

Del anquiterino procedente de la localidad madrileña de Paracuellos III sólo se puede decir que se trata de una forma grande. Los escasísimos restos recuperados (lámina 2, fig. 8) no permiten la identificación específica de este animal, por lo que queda como *Anchitherium* sp.

El material del yacimiento de Las Cases de la Valenciana (Barcelona, Cuenca del Vallès-Penedès,

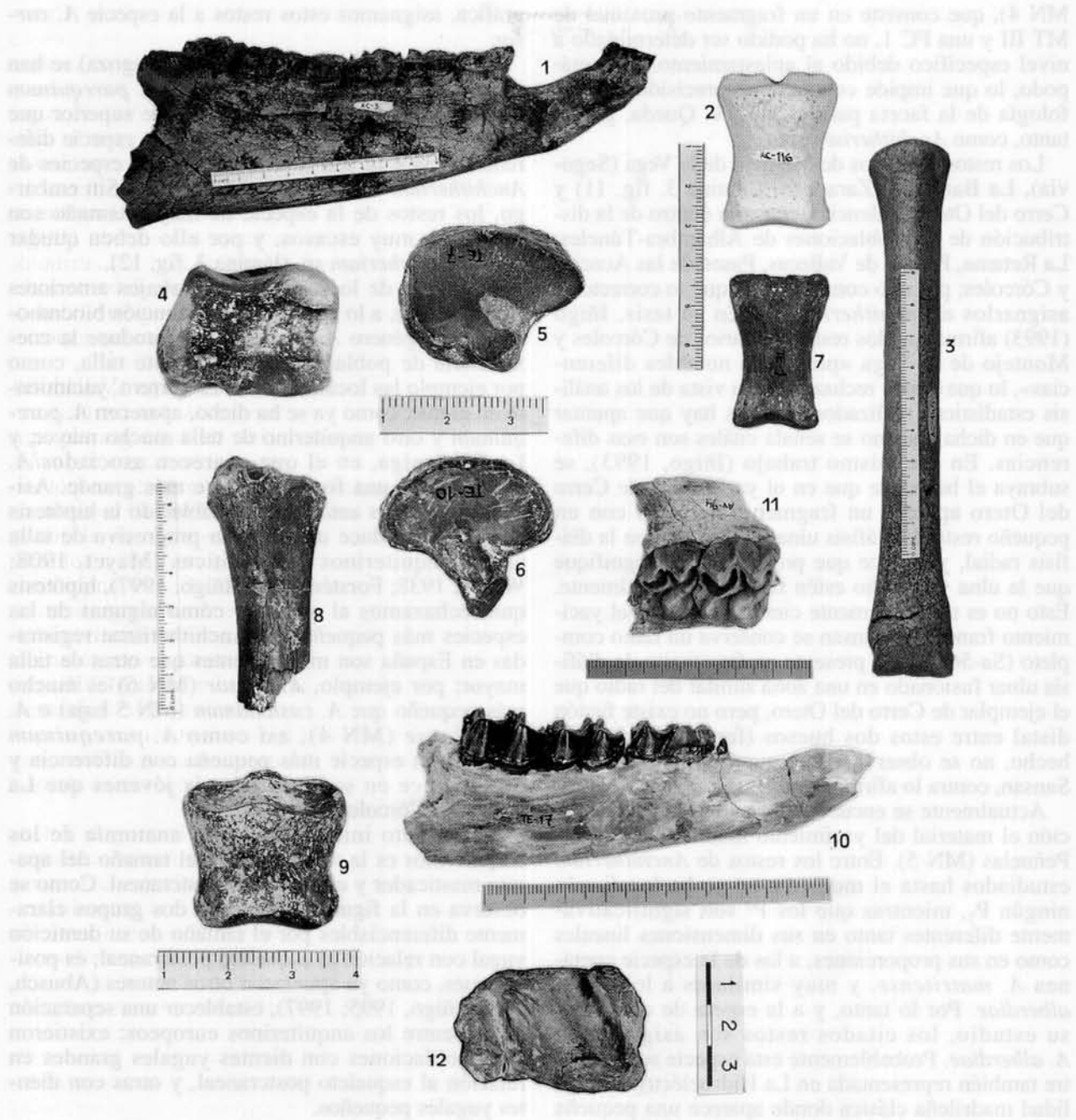


Lámina 3  
 Fig. 1.—Holotipo de *A. alberdiae* sp. nov. de Paseo de las Acacias (Madrid), hemimandíbula derecha en vista bucal.  
 Fig. 2.—Paratipo de *A. alberdiae* sp. nov. de Paseo de las Acacias (Madrid), FC 1 derecha en vista anterior.  
 Fig. 3.—Paratipo de *A. alberdiae* sp. nov. de Paseo de las Acacias (Madrid), MT III izquierdo en vista anterior.  
 Fig. 4.—Paratipo de *A. parequinum* sp. nov. de El Terrero (Zaragoza), escafoides derecho en vista lateral.  
 Fig. 5.—Paratipo de *A. parequinum* sp. nov. de El Terrero (Zaragoza), navicular derecho en vista proximal.  
 Fig. 6.—Paratipo de *A. parequinum* sp. nov. de El Terrero (Zaragoza), ectocuneiforme derecho en vista proximal.  
 Fig. 7.—Holotipo de *A. parequinum* sp. nov. de El Terrero (Zaragoza), FC 1 derecha en vista anterior.  
 Fig. 8.—Paratipo de *A. parequinum* sp. nov. de El Terrero (Zaragoza), extremo distal de tibia izquierda en vista anterior.  
 Fig. 9.—FC 2 de *A. parequinum* sp. nov. de Valdemoros 11 (Zaragoza).  
 Fig. 10.—Fragmento de hemimandíbula derecha de *Anchitherium* sp. de El Terrero (Zaragoza), con D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub> y D<sub>4</sub>.  
 Fig. 11.—Fragmento de maxilar derecho de *Anchitherium* sp. de Arroyo del Val (Zaragoza), con M<sup>2</sup> y M<sup>3</sup>.  
 Fig. 12.—Fragmento distal de tibia izquierda de *Anchitherium* sp. de El Terrero (Zaragoza).

MN 4), que consiste en un fragmento proximal de MT III y una FC 1, no ha podido ser determinado a nivel específico debido al aplastamiento del metápodo, lo que impide conocer con precisión la morfología de la faceta para el MT IV. Queda, por lo tanto, como *Anchitherium* sp.

Los restos dentarios de Montejo de la Vega (Segovia), La Barranca (Zaragoza) (lámina 3, fig. 11) y Cerro del Otero (Palencia), entraron dentro de la distribución de las poblaciones de Alhambra-Túneles, La Retama, Puente de Vallecas, Paseo de las Acacias y Córcoles; por ello consideramos que lo correcto es asignarlos a *Anchitherium* sp. En su tesis, Iñigo (1993) afirma que los restos dentarios de Córcoles y Montejo de la Vega «presentan notables diferencias», lo que puede rechazarse a la vista de los análisis estadísticos realizados; además hay que apuntar que en dicha tesis no se señala cuáles son esas diferencias. En ese mismo trabajo (Iñigo, 1993), se subraya el hecho de que en el yacimiento de Cerro del Otero aparece un fragmento de radio con un pequeño resto de diáfisis ulnar fusionado con la diáfisis radial, y se dice que probablemente signifique que la ulna y el radio estén fusionados distalmente. Esto no es necesariamente cierto, ya que en el yacimiento francés de Sansan se conserva un radio completo (Sa-5642) que presenta un fragmento de diáfisis ulnar fusionado en una zona similar del radio que el ejemplar de Cerro del Otero, pero no existe fusión distal entre estos dos huesos (fenómeno que, de hecho, no se observa en ninguno de los radios de Sansan, contra lo afirmado por Iñigo, 1993).

Actualmente se encuentra en período de restauración el material del yacimiento madrileño de PAR-Peñuelas (MN 5). Entre los restos de *Anchitherium* estudiados hasta el momento no se ha localizado ningún P<sub>1</sub>, mientras que los P<sup>1</sup> son significativamente diferentes tanto en sus dimensiones lineales como en sus proporciones, a los de la especie coetánea *A. matritense*, y muy similares a los de *A. alberdiae*. Por lo tanto, y a la espera de completar su estudio, los citados restos son asignados a *A. alberdiae*. Probablemente esta especie se encuentre también representada en La Hidroeléctrica, localidad madrileña clásica donde aparece una pequeña FL 2 cuyas dimensiones son mucho menores que las de *A. matritense*, siendo similares en talla a las pequeñas FL 2 de *A. alberdiae*.

Del yacimiento de Arroyo del Olivar (Madrid) se dispone de pocos restos, pero entre los pocos caracteres que se pueden estudiar se observa la ausencia de foseta no articular en la faceta para el ectocuneiforme del MT III y la ausencia de faceta posterior para el mesentocuneiforme en el ectocuneiforme. Considerando además su pertenencia a la cuenca de Madrid, su pequeño tamaño y su situación estrati-

gráfica, asignamos estos restos a la especie *A. cursor*.

Entre el material de El Terrero (Zaragoza) se han recuperado piezas pertenecientes a *A. parequinum* junto a otras de tamaño notablemente superior que constituyen con toda probabilidad una especie diferente; sería ésta una nueva cita de dos especies de *Anchitherium* en un mismo yacimiento. Sin embargo, los restos de la especie de mayor tamaño son por ahora muy escasos, y por ello deben quedar como *Anchitherium* sp. (lámina 3, fig. 12).

En contra de lo afirmado en trabajos anteriores (Iñigo, 1995), a lo largo de la distribución biocronológica del género *Anchitherium* se produce la coexistencia de poblaciones de diferente talla, como por ejemplo las localidades de El Terrero, yacimiento en el que, como ya se ha dicho, aparecen *A. parequinum* y otro anquiterino de talla mucho mayor, y La Cistérniga, en el que aparecen asociados *A. matritense* y una forma bastante más grande. Asimismo, algunos autores han establecido la hipótesis de que se produce un aumento progresivo de talla en los anquiterinos euroasiáticos (Mayet, 1908; Wehrli, 1938; Forstén, 1991; Iñigo, 1997), hipótesis que rechazamos al observar cómo algunas de las especies más pequeñas de Anchitheriinae registradas en España son más recientes que otras de talla mayor; por ejemplo, *A. cursor* (MN 6) es mucho más pequeño que *A. castellanum* (MN 5 baja) o *A. corcolense* (MN 4), así como *A. parequinum* (MN 5), la especie más pequeña con diferencia y que aparece en sedimentos más jóvenes que La Retama o Córcoles.

Un aspecto interesante de la anatomía de los anquiterinos es la relación entre el tamaño del aparato masticador y el esqueleto postcraneal. Como se observa en la figura 8, aparecen dos grupos claramente diferenciables por el tamaño de su dentición yugal con relación al esqueleto postcraneal; es posible pues, como ya apuntaron otros autores (Abusch, 1983; Iñigo, 1995; 1997), establecer una separación básica entre los anquiterinos europeos: existieron unas poblaciones con dientes yugales grandes en relación al esqueleto postcraneal, y otras con dientes yugales pequeños.

### Propuesta filogenética

El estudio global de los caracteres morfológicos proporcionó 2 cladogramas; de éstos se eligió el que se representa en la figura 7, por considerar redundante el otro. Se eligió como «outgroup» el género norteamericano *Mesohippus* Marsh 1875.

Se propone la existencia de dos líneas evolutivas de anquiterinos (*Anchitheriinae sensu* Evander,

1989), ambas presentes en la Península Ibérica, donde cada una de ellas parece sufrir una radiación adaptativa; ambos procesos de diversificación están separados temporalmente, fenómeno que se traduce en la sucesión cronológica de un linaje por el otro (fig. 9). La primera línea evolutiva es un grupo de anquiterinos caracterizados por presentar faceta anterior para el cuboides en el navicular y una acumulación de plesiomorfías en el esqueleto postcranial; es la línea más antigua en España, apareciendo por vez primera en la biozona MN 3 (morfortipo de pequeña talla de la especie *Anchitherium aurelianense*). El evento de radiación que se produce a continuación da lugar al resto de las especies del linaje: *A. corcolense*, *A. castellanum* y, finalmente, al pequeño y avanzado *A. parequinum*. Mientras que *A. aurelianense*, al igual que sus representantes franceses y del resto de Europa, mantiene una dentición pequeña y de corona baja, una de las características más llamativas de la radiación española es el aumento de talla de la dentición respecto a la talla del esqueleto postcranial, probablemente debido a la adaptación a ambientes más abiertos, con vegetación más abrasiva, como bosques abiertos o sabanas arboladas (Forstén, 1991). No conocemos el tamaño de la dentición yugal de *A. parequinum* (debido a la imposibilidad de asignar los escasos restos dentarios de El Terrero a *A. parequinum* o a la otra especie de talla mayor), por lo que su posición en el cladograma es incierta; siendo el último representante de una línea que ya había aumentado el tamaño de la dentición yugal, cabe suponer que en esta especie se habría producido también esta circunstancia. De confirmarse este hecho mediante futuros hallazgos, esta especie aparecería formando una tricotomía con *A. castellanum* y *A. corcolense*, y si tuviera dientes pequeños quedaría por debajo del clado formado por las dos especies citadas anteriormente. Los representantes más modernos de este linaje (*A. castellanum* y *A. parequinum*) no llegan, cronológicamente hablando, más allá de la mitad de la biozona MN 5, momento en el que se produce la diversificación del segundo grupo de anquiterinos. Este está constituido por un clado definido por las siguientes sinapomorfías: los caninos masculinos no son más grandes que los incisivos, y la faceta para el MT IV en el MT III es corta, no llegando a contactar con el tubérculo para el músculo interóseo y no sobrepasando la longitud de la faceta para el cuboides. Este linaje tiene una importante presencia en la cuenca de Madrid, donde se diversifica, aunque una de sus especies representantes (*A. matritense*) puede ser identificada con reservas fuera de la citada cuenca sedimentaria, concretamente en el yacimiento vallisoletano de La Cistérniga (cuenca del

Duero). Por lo tanto, la distribución cronológica de este grupo, con los datos que ahora tenemos (y si aceptamos la presencia de *A. matritense* en La Cistérniga), cabría extenderla desde la mitad de la biozona MN 5 hasta la biozona MN 7/8. Todos los representantes españoles de esta línea evolutiva poseen dientes grandes en comparación con el tamaño corporal, pero sus parientes europeos más cercanos (*Anchitherium* sp. de Sansan y Pontlevoy) son anquiterinos de dentición pequeña; por esto cabe pensar que el tamaño de la dentición aumentó después de la entrada en España de este linaje, como respuesta a la invasión de medios más abiertos y de forma paralela a lo ocurrido con la otra línea evolutiva. El momento en que se produce dicha entrada no está nada claro, debido a la escasísima muestra fósil correspondiente a la biozona MN 3 y al comienzo de la MN 4.

Dada la escasez del material de *A. sampelayoi*, ha sido imposible incluirlo en los estudios filogenéticos. En su día se llegó a apuntar la posibilidad de que este taxón constituyera un género distinto a *Anchitherium* (Crusafont y Golpe, 1974), pero hasta que no se descubran nuevos restos no hay posibilidad de discutir esta cuestión. Igualmente, muchas de las localidades en las que aparecen los últimos anquiterinos españoles (MN 7/8-MN 9) no disponen de suficiente material (o de material mínimamente bien conservado) para llevar a cabo análisis filogenéticos que nos permitan completar la compleja historia evolutiva de este género en España, por lo que no conocemos la extensión cronológica real de los dos linajes propuestos.

## Conclusiones

La historia evolutiva del género *Anchitherium* Meyer 1834, simplificada tradicionalmente en los estudios paleomastológicos, se presenta en este trabajo como un proceso mucho más complejo de lo que se suponía, al menos en la península ibérica. Se plantea la hipótesis de la existencia de dos linajes de anquiterinos durante su distribución cronológica en España, diferenciables por su esqueleto postcranial, y que muestran un paralelismo en el desarrollo de dentición yugal significativamente más grande que las formas europeas. La línea de esqueleto postcranial derivado sustituye en el registro al otro linaje a partir de la mitad de la biozona MN 5.

Los últimos anquiterinos españoles son mal conocidos, y no pueden ser asignados a ninguno de los dos grupos propuestos, de ahí que no pueda establecerse la extensión cronológica completa de dichas líneas evolutivas.

## AGRADECIMIENTOS

A la Dra. María Teresa Alberdi (Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid), por sus críticas y correcciones al presente trabajo. A Manuel Nieto y al Dr. Edgardo Ortiz Jaureguizar (ambos del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid), por su ayuda en la realización de los análisis estadísticos y sistemáticos. Al Dr. Remmert Daams (Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid), por su ayuda en la Estratigrafía. Al Dr. Jordi Agustí (Instituto de Paleontología Miquel Crusafont de Sabadell), al Dr. Francisco Alférez (Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid), al Dr. Alfonso Arribas (Museo Geominero, Madrid), a la Dra. Margarita Belinchón (Museo Paleontológico Municipal de Valencia), a Jordi Galindo (Instituto de Paleontología Miquel Crusafont de Sabadell), al Dr. Leonard Ginsburg (Muséum National d'Histoire Naturelle de París), al Dr. Daniel Goujet (Muséum National d'Histoire Naturelle de París), al Dr. Carlos Iñigo (Museo Geominero, Madrid), al Dr. Herve LeLievre (Muséum National d'Histoire Naturelle de París), al Dr. Plinio Montoya (Universidad de Valencia), al Dr. Salvador Moyá (Instituto de Paleontología Miquel Crusafont de Sabadell), por su buena acogida y por las facilidades dadas para el estudio de los restos por ellos custodiados. Finalmente, a Carlos Langa, de Daroca, y a Julio García, de Villafeliche, por poner a nuestra disposición sus conocimientos de la zona y todo el material que les pedimos.

Un agradecimiento especial a la Consejería de Educación y Cultura (Sección de Arqueología) de la Comunidad Autónoma de Madrid por su continuo apoyo y financiación de las excavaciones y conservación del patrimonio paleontológico de Madrid, ya que muchos de los fósiles aquí estudiados han sido recuperados gracias a esta colaboración. También nuestra gratitud a la Consejería de Educación y Cultura de la Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha que durante años subvencionó las excavaciones del yacimiento de La Retama (Loranca del Campo, Cuenca).

Este trabajo ha sido posible gracias al programa de Becas de Formación de Personal Investigador, del cual son beneficiarios los dos primeros firmantes, dentro de los proyectos PB-95-0113-CO2-01 y PB-95-0114, respectivamente.

## Referencias

- Abusch-Siewert, S. (1983). Gebißmorphologische Untersuchungen an eurasiatischen Anchitherien (Equidae, Mammalia) unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 62, 361 págs.
- Alberdi, M. T., Cerdeño, E. y Herráez, E. (1983). Perissodactyla del municipio de Madrid. *Mamíferos Terciarios y Cuaternarios del Municipio de Madrid*, inédito.
- Alberdi, M. T., Cerdeño, E. y Herráez, E. (1985). Perissodactyla de la provincia de Madrid. *Geología y Paleontología del Terciario Continental de la provincia de Madrid* (M. T. Alberdi, coord.), CSIC-MNCN, 61-78.
- Alberdi, M. T., Prado, J. L. y Ortiz-Jaureguizar, E. (1995). Patterns of body size changes in fossil and living Equini (Perissodactyla). *Biol. Linnean Soc.*, 54, 349-370.
- Alberdi, M. T., Morales, J. y Sesé, C. (1981). Moratines: primeros micromamíferos en el Mioceno medio del área de Madrid. *Estudios Geol.*, 37, 291-305.
- Alférez, F., Molero, G., Brea, P. y Santafé, J. V. (1982). Precisiones sobre la geología, fauna, cronoestratigrafía y paleoecología del yacimiento mioceno de Córcoles. *Rev. Acad. Cienc. Exact. Fisic. y Nat. de Madrid*, 76, 249-276.
- Blainville, D. (1850). *Ostéographie ou Description iconographique comparée des mammifères récents et fossiles*, París.
- Boné, E., Alberdi, M. T., Hoyos, M. y López, N. (1980). Prospección paleontológica de la región de Torralba de Ribota (Burdigalien du Bassin de Calatayud, Zaragoza, España). *Palaeovertebrata*, Mem. Juvil. R. Lavocat, 233-247.
- Borissiak, A. A. (1945). On the Equidae from the Middle Miocene of Northern Caucasus (Engl. m. russ. Zusammenfassung). *Trudy paleont. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 13, 52 S., 14 Abb., 3 Taf.; Moskau.
- Bruijn, H. de, Daams, R., Daxner-Hock, G., Fahlbusch, V., Ginsburg, L., Mein, P. y Morales, J. (1992). Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reinsburg, 1990. *News. Stratigr.*, 26, 65-118.
- Calvo, J. P., Daams, R., Morales, J., López-Martínez, N., Agustí, J., Anadón, P., Armenteros, I., Cabrera, I., Cívís, J., Corrochano, A., Díaz-Molina, M., Elizaga, E., Hoyos, M., Martín-Suárez, E., Martínez, J., Moissenet, E., Muñoz, A., Pérez-García, A., Pérez-González, A., Portero, J. M., Robles, F., Santisteban, C., Torres, T., Van der Meulen, A. J., Vera, J. A. y Mein, P. (1993). Up-to-date spanish continental Neogene synthesis and paleoclimatic interpretation. *Rev. Soc. Geol. España*, 6, 29-40.
- Colbert, E. H. (1939). A new Anchitheriinae horse from the Tung Gur Formation of Mongolia. *Amer. Mus. novitates*, 1019, 1-9.
- Crusafont, M. (1976). A dos notas sobre la presencia del género *Anchitherium* en el Mioceno del Vallès. *Bol. Inf. Inst. Prov. Paleont. Sabadell*, 8, 27-28.
- Crusafont, M. y Golpe, J. M. (1971). Hallazgo del género *Anchitherium* Meyer, 1844 en el Vindoboniense terminal del Vallés-Penedés. *Bol. R. Soc. Española Hist. (Geol.)*, 69, 297-298.
- Crusafont, M. y Golpe, J. M. (1974). Asociación de *Anchitherium* Meyer, 1834, con *Hipparion* Christ 1832, en el Alto Mioceno del Vallés. *Bol. R. Soc. Española Hist. (Geol.)*, 72, 75-93.
- Crusafont, M. y Truyols, J. (1957). Descubrimiento del primer yacimiento de mamíferos miocénicos de la Cuenca Valenciana. *Not. y Com. Inst. Geol. Min. de España*, 48, 3-22.
- Crusafont, M., Villalta, J. F. y Truyols, J. (1955). El Burdigaliense continental de la cuenca del Vallés Penedés. *Mem. Com. un.*, Dip. Prov. de Barcelona, 12, 272 págs.
- Cuvier, G. (1825). *Recherches sur les ossements fossiles*. Dufour et d'Ocagne edit., París, 4,514 págs.
- Daams, R., Peláez, P., Alvarez, M. A. y Van der Meulen, A. J. (en prensa). Aragonian magnetostratigraphy reconsidered. *C. R. Acad. Sci.*, París.
- Damuth, J. (1990). Problems in estimating body masses of archaic ungulates using dental measurements. *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications* (J. Damuth y B. J. McFadden, edit.), Cambridge University Press, Cambridge, 229-253.
- Depéret, C. (1887). Recherches sur la sucesion des faunes vertebrés Miocènes de la Valle du Rhone. *Ann. Mus. de Lyon*.
- Eisemann, V., Alberdi, M. T., De Giuli, C. y Staesche, U. (1988). Collected papers after the New York International *Hipparion* Conference, 1981. In: *Studying fossil horses. Vol. 1: Methodology* (Woodburne, M. & Sondaar, P., edit.), E. J. Brill, 1-71.



- Evander, R. L. (1989). Phylogeny of the family Equidae. *The Evolution of Perissodactyls* (D. R. Prothero & R. M. Schoch, edit.), Oxford University Press, New York, 109-127.
- Filhol, H. (1891). *Etudes sur les mammifères fossiles de Sansan*, Masson, G. 319 págs.
- Forstén, A. (1990). *Anchitherium* from Pasalar, Turkey. *J. Human Evol.*, 19, 471-478.
- Forstén, A. (1991). Size trends in holarctic Anchitherines (Mammalia, Equidae). *J. Paleont.*, 65, 147-159.
- Fraas, O. (1870). *Die Fauna von Steinheim. Mit Rücksicht auf die miocenen Säugethier und Vogelreste des Steinheimer Beckens*, 54 S., 11 Taf.; Stuttgart.
- Herráez, E. (1982). *Estudio descriptivo y taxonómico del Anchitherium aurelianense (CUVIER) del yacimiento del Puente de Vallecas (Madrid)*, Tesis de Licenciatura, Universidad Complutense de Madrid, 192 págs.
- Hussain, S. T. (1975). Evolutionary and Functional Anatomy of the Pelvic Limb in Fossil and Recent Equidae (Perissodactyla, Mammalia). *Anat. Histol. Embryol.*, 4, 179-222.
- Iñigo, C. (1993). *Estudio de los Perisodáctilos del yacimiento mioceno de Córcoles (Guadalajara)*, Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, 560 págs.
- Iñigo, C. (1995). Diversidad métrica en *Anchitherium* (Equidae, Mammalia) y paleosistemas asociados. *XI Jornadas de Paleontología* (G. López, A. Obrador y E. Vicens, edit.).
- Iñigo, C. (1997). *Anchitherium corcolense* nov. sp., a new anchitherine (Equidae, Mammalia) from the early Aragonian site of Córcoles (Guadalajara, Spain). *Geobios*, 30, 848-865.
- Kowalewsky, W. (1873). Sur l'*Anchitherium aurelianense* et sur l'histoire paléontologique des chevaux. *Mémoires de l'Académie imp. des Sciences de Saint-Pétersbourg*, 8.<sup>a</sup> série, 1-73.
- Lartet (1851). *Notice sur la colline de Sansan*, Auch, in-8.<sup>o</sup>
- MacFadden, B. (1992). *Fossil horses. Systematics, Paleobiology and Evolution of the family Equidae*, Cambridge University Press, Cambridge, 369 págs.
- Mayet, L. (1908). Etude des mammifères miocènes des Sables de l'Orleanais et des Faluns de La Touraine. *Ann. de l'Univ. de Lyon. Nouvelle série. I Sci., Médecine*, 4, 36 págs.
- Mayr, E. (1968). *Especies animales y evolución*, Ediciones de la Universidad de Chile, Ediciones Ariel, S. A., 808 págs.
- Meyer, H. von (1834). *Die fossilen Zähne und Knochen und ihre Ablagerung in der Gegend von Georgesmünd in Bayern*, Frankfurt am Main, verlag v. J. D. Sauerländer.
- Meyer, H. von (1844). Die fossilen Knochen aus dem Tertiär-Gebilde des Cerro de San Isidro bei Madrid. *N. Jb. Mineral., Geognosie, Geol. und Peterfaktenkunde*, 289-310.
- Montoya, P., Peñalver, E., Ruiz-Sánchez, F. J., De Santiesteban, C., Alcalá, L., Belinchón, M. y Lacomba, J. L. (1996). Los yacimientos paleontológicos de la Cuenca Terciaria Continental de Rubielos de Mora (Aragón). *Rev. Esp. Paleont.*, n.<sup>o</sup> extraordinario, 215-224.
- Morales, J. (1993). El yacimiento del Aragoniense medio de La Retama (Depresión Intermedia, provincia de Cuenca, España): significado de las faunas con *Hispanotherium*. *Scripta Geol.*, 103, 23-39.
- Prothero, D. R. y Shubin, N. (1989). The Evolution of Oligocene Horses. *The Evolution of Perissodactyls* (D. R. Prothero & R. M. Schoch, edit.), Oxford University Press, New York, 142-175.
- Rohlf, O. (1996). *NTSYS-PC. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System*, Exeter Software.
- Salesa, M. J., Sánchez, I. M., Nieto, M., Alberdi, M. T. y Morales, J. (1997). Variabilidad morfológica del género *Anchitherium* (Equidae, Perissodactyla) en España. *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico* (J. P. Calvo y J. Morales, edit.), 193-196.
- Sondaar, P. Y. (1968). The Osteology of the Manus of Fossil and Recent Equidae, with Special Reference to Phylogeny and Function. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlanden Akademie van Wetenschappen, AFD, Natuurkunde Eerste Reeks, Dell XXV*, n.<sup>o</sup> 1.
- Sondaar, P. Y. (1971). An *Anchitherium* from the Vallesian of Soblay (Ain, France). *Mémoires du BRGM V<sup>o</sup> Congrès du Néogène Méditerranéen*, tomo 1, 78, 247-253.
- Stehlin, H. G. (1925). Catalogue des ossements de mammifères Tertiaires de la Collection Bourgeois à l'école de Pont-Levoy (Loir-et-Cher). *Bull. Soc. Hist. Natur. Anthropol. Loir-et-Cher.*, 18, 7-205.
- Thenius, E. (1950). Über den Nachweis von *Anchitherium aurelianense* im Pannon des Wiener Beckens. *Anz. Österr. Akad. Wiss., Math., Naturwiss., Kl.*, 8, 174-181.
- Villalta, J. F. y Crusafont, M. (1945). Un *Anchitherium* en el Pontiense español. *Anchitherium sampelayoi*, nova sp. *Notas y Comun.*, 14, 51-82.
- Wehrli, H. (1938). *Anchitherium aurelianense* CUV. von STEINHEIM A. Albuch und seine Stellung im Rahmen den übrigen anchitheriene Pferde. *Paleontographica, suppl.*, 7, 56 págs.

Recibido el 2 de enero de 1998.  
Aceptado el 3 de febrero de 1998.