



Universitat Autònoma de Barcelona

ADVERTIMENT. L'accés als continguts d'aquesta tesi queda condicionat a l'acceptació de les condicions d'ús establertes per la següent llicència Creative Commons:  http://cat.creativecommons.org/?page_id=184

ADVERTENCIA. El acceso a los contenidos de esta tesis queda condicionado a la aceptación de las condiciones de uso establecidas por la siguiente licencia Creative Commons:  <http://es.creativecommons.org/blog/licencias/>

WARNING. The access to the contents of this doctoral thesis it is limited to the acceptance of the use conditions set by the following Creative Commons license:  <https://creativecommons.org/licenses/?lang=en>

TESI DOCTORAL
Universitat Autònoma de Barcelona
Doctorat en Biodiversitat
2020

El gènere *Agerinia* (Primates, Adapiformes) i la seva evolució durant l'Eocè inferior al nord-est de la península Ibèrica

Joan Femenias Gual



Directors
Dr. Salvador Moyà Solà
Dr. Raef Minwer-Barakat Requena



Departament de Paleoprimateologia i Paleontologia Humana



Departament de Biologia Animal, de Biologia Vegetal i d'Ecologia

**El gènere *Agerinia* (Primates, Adapiformes)
i la seva evolució durant l'Eocè inferior
al nord-est de la península Ibèrica**

**Joan Femenias Gual
Tesi doctoral
2020**

IMATGES: Holotip d'*Agerinia smitborum* en vista lingual (portada) i bucal (contraportada).

El gènere *Agerinia* (Primates, Adapiformes) i la seva evolució durant l'Eocè inferior al nord-est de la península Ibèrica

Memòria presentada per Joan Femenias Gual per optar al títol de Doctor amb Menció Internacional per la Universitat Autònoma de Barcelona en el Programa de Doctorat en Biodiversitat. Aquesta tesi doctoral ha estat dirigida per:

Dr. Salvador Moyà Solà, professor investigador ICREA a l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont i a la Unitat d'Antropologia Biològica del Departament de Biologia Animal, de Biologia Vegetal i d'Ecologia de la Universitat Autònoma de Barcelona.

Dr. Raef Minwer-Barakat Requena, investigador del Programa de Reincorporació del Pla Propi d'Investigació de la Universitat de Granada i investigador associat a l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont.

Dr. Salvador Moyà Solà

Dr. Raef Minwer-Barakat Requena

**MOYA SOLA
SALVADOR
JOSE MARIA
- 42963183B**
Digitally signed by MOYA SOLA
SALVADOR JOSE MARIA -
42963183B
DN: c=ES,
serialNumber=DCE5-42963183B,
givenName=SALVADOR JOSE
MARIA, sn=MOYA SOLA,
cn=MOYA SOLA SALVADOR JOSE
MARIA - 42963183B
Date: 2020.07.01 10:10:13 +02'00'

**Joan Femenias Gual
FEMENIAS
GUAL, JOAN
(FIRMA)**
Digitally signed by
FEMENIAS GUAL,
JOAN (FIRMA)
Date: 2020.06.29
18:32:15 +02'00'

**MINWER
BARAKAT
REQUENA
RAEF -
26492821
H**
Firmado
digitalmente
por MINWER
BARAKAT
REQUENA RAEF
- 26492821H
Fecha:
2020.06.30
12:33:04 +02'00'

La realització d'aquesta tesi doctoral ha estat possible gràcies a les següents fonts de finançament:

Ministerio de Economía, Industria y Competitividad

- Beca de “Formación del Personal Investigador” (BES-2012-052951).
- Ayudas Movilidad Predoctoral para Estancias Breves en Centros I+D 2013 (EEBB-I-14-08986).
- Projecte “Historia evolutiva de los primates del Paleógeno y Neógeno de la Península Ibérica” (CGL2011-27343 MINECO/FEDER, UE)”.
- Projecte “El registro fósil de primates de la Península Ibérica durante el Cenozoico: paleobiología, biocronología y contexto paleoambiental” (CGL2014-54373-P MINECO/FEDER, UE).
- Projecte “Los primates del Cenozoico de la Península Ibérica: evolución, aspectos paleoambientales y paleobiogeográficos” (CGL2017-82654-P MINECO/FEDER, UE).

Generalitat de Catalunya

- Projecte “Estudi dels primats i faunes associades del Paleogen de Catalunya” (2014/100604).
- Grup de Recerca Consolidat “Paleoprimatologia i Paleontologia Humana, PIPH” (2014 SGR 416 GRC; 2017 SGR 86 GRC).
- Projecte “Els primats i altres vertebrats del Paleogen de Catalunya” (2018-2021) (CLT009/18/00069).
- CERCA Programme / Generalitat de Catalunya.

Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont

Mireu...

- Mireu aquells ocells en aquells arbres.
- Voleu dir aquells pardals, més enllà de les pruneres.

Joan Brossa, *El dia a dia (1988-1992)*,
p.65

A mumpare, mumare i na Joana

ÍNDIX

Resum / Resumen / Abstract.....	15
1. Introducció.....	23
1.1. Què són els primats?.....	25
1.2. Els subordres Haplorhini i Strepsirrhini.....	27
1.3. Plesiadapiformes, Omomyiformes i Adapiformes.....	27
1.4. L'origen geogràfic dels primats.....	33
1.5. L'estudi dels primats del Paleogen de la península Ibèrica.....	34
1.6. El gènere <i>Agerinia</i>	38
1.7. Context geogràfic i geològic.....	42
1.7.1. Conca Sudpirinenca: subconques d'Àger i de Tremp.....	42
1.7.2. Conca de l'Ebre.....	46
1.7.3. Localització i descripció de les àrees prospectades i dels jaciments estudiats.....	47
1.8. Objectius i estructura de la tesi.....	54
1.8.1. Objectius.....	54
1.8.2. Estructura de la tesi.....	55
2. Material i mètodes.....	57
2.1. Material.....	59
2.1.1. Material de les col·leccions clàssiques de l'ICP.....	59
2.1.2. Material procedent de les intervencions realitzades en el marc de la tesi.....	60
2.1.3. Material de comparació.....	63
2.2. Mètodes.....	64
2.2.1. Tècniques de treball de camp.....	64
2.2.2. Tècniques de laboratori.....	67
2.2.3. Tècniques de despatx.....	68
3. Resultats.....	75
3.1. New dental material and redescription of <i>Agerinia roselli</i> (Primates, Adapiformes) from Les Saleres (early Eocene, NE Iberian Peninsula).....	77
3.2. <i>Agerinia smithorum</i> sp. nov., a new early Eocene primate from the Iberian Peninsula.....	97

3.3. <i>Agerinia marandati</i> sp. nov., a new early Eocene primate from the Iberian Peninsula, sheds new light on the evolution of the genus <i>Agerinia</i>	109
3.4. New dental and postcranial material of <i>Agerinia smithorum</i> (Primates, Adapiformes) from the type locality Casa Retjo-1 (early Eocene, Iberian Peninsula)	147
3.5. New lower Eocene fossil sites with primate remains from the Iberian Peninsula.....	159
4. Discussió.....	171
4.1. Distribució geogràfica i temporal.....	173
4.2. Evolució morfològica del gènere <i>Agerinia</i>	178
4.3. Massa corporal.....	182
4.4. Inferències locomotores.....	183
4.5. Diferenciació genèrica entre <i>Agerinia</i> i <i>Periconodon</i>	186
4.6. Relacions filogenètiques.....	187
5. Conclusions / conclusiones / conclusions.....	189
6. Agraïments.....	201
7. Referències.....	211
Annex I. Informació suplementària de l'article “ <i>Agerinia marandati</i> sp. nov., a new early Eocene primate from the Iberian Peninsula, sheds new light on the evolution of the genus <i>Agerinia</i> ” (apartat 3.3).....	233
Data S1. Character-taxon matrix used for the phylogenetic analyses.....	235
Data S2. Constraint tree used for the phylogenetic analyses.....	249
Data S3. List of synapomorphies of different nodes specified in Fig. 9.....	250
Annex II. Material suplementari en línia de l'article “New dental and postcranial material of <i>Agerinia smithorum</i> (Primates, Adapiformes) from the type locality Casa Retjo-1 (early Eocene, Iberian Peninsula)” (apartat 3.4)	251
SOM 1. Character-taxon matrix used for the phylogenetic analyses.....	253
SOM 2. Constraint tree used for the phylogenetic analyses.....	266
SOM 3. Unambiguous synapomorphies supporting different nodes illustrated in Figure 6.....	267

RESUM / RESUMEN / ABSTRACT





RESUM

La informació sobre els primats de l'Eocè inferior d'Europa és a dia d'avui molt escassa, especialment pel que fa a la península Ibèrica. Amb el propòsit de contribuir al coneixement dels primers primats d'aquesta àrea, aquesta tesi s'ha endinsat en l'estudi d'un dels pocs tàxons coneguts durant aquest període, el gènere *Agerinia*. L'estudi d'aquest gènere ha inclòs, en primer lloc, la revisió del material prèviament assignat a *Agerinia* i l'estudi del material inèdit d'aquest gènere dipositat a les col·leccions de l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (Sabadell, Barcelona). D'altra banda, s'han dut a terme diverses campanyes de camp als dipòsits continentals de l'Eocè inferior de distintes conques catalanes i s'ha estudiat en detall el material trobat en aquestes intervencions.

De forma més concreta, l'estudi del material inèdit d'*Agerinia roselli* del jaciment de les Saleres, juntament amb la revisió de les restes ja publicades d'aquesta espècie, ha permès esmenar la seva diagnosi. Aquest estudi ha evidenciat la presència d'algunes característiques no descrites fins ara, i ha consolidat la diferenciació d'aquest gènere amb altres adapiformes euroasiàtics. Per altra banda, l'estudi del material dentari d'*Agerinia* procedent del jaciment de Masia de l'Hereuet ha conclòs amb l'erecció de l'espècie *Agerinia marandati*. La definició d'aquest nou tàxon ha possibilitat la descripció per primera vegada les dP_4 , dP^4 , M^1 , M^2 i M^3 del gènere, així com constatar que no tenia les hemimandíbules fusionades. La revisió del material de diverses localitats assignat prèviament al gènere *Agerinia* ha resultat amb el canvi d'algunes determinacions taxonòmiques que resultaven inadequades. A més a més, s'ha constatat que l'únic euprimat identificat a l'Eocè inferior al nord-est de la península Ibèrica és *Agerinia*, ja que les mencions al gènere *Cantius* en alguns jaciments d'aquesta àrea no semblen suficientment fonamentades.

La prospecció i el mostreig dels materials continentals de l'Eocè inferior realitzats en les conques Sudpirinenca i de l'Ebre han suposat el descobriment d'onze localitats amb restes de vertebrats, sis de les quals han proporcionat fòssils atribuïts al gènere *Agerinia*. L'estudi del material procedent de Casa Retjo-1 ha conclòs amb la definició de la nova espècie *Agerinia smithorum*, que ha permès la primera descripció pel gènere de la P_2 , P^2 , P^3 i P^4 . D'altra banda, les restes recuperades a Casa Retjo-3 i Cabana del Llúcio-1, molt semblants a les de Casa Retjo-1, s'han assignat també a *Agerinia smithorum*, i han fet possible la primera descripció pel gènere de la I^1 , I^2 i P^1 . Per contra, l'escassetat de les peces trobades als nivells

de Font del Torricó-1 i 3 només ha permès la seva determinació a nivell de gènere, pel que s'han assignat a *Agerinia* sp.

Les diferències morfològiques observades en les espècies estudiades s'han interpretat com canvis evolutius en un llinatge format per *A. smithorum* – *A. marandati* – *A. roselli*. Aquests canvis inclouen, entre altres, la reducció i el desplaçament bucal de la P₁, la reducció del número d'arrels en la P₂, la progressiva molarització de la P₄, el tancament del trigònid de l'M₁, la reducció del paracònid de l'M₁ i l'M₂ i el creixement de l'hipocon, paracònul, metacònul i l'augment de la crenulació de l'esmalt de l'M¹ i l'M². Aquesta hipòtesi està suportada per la posició estratigràfica relativa dels jaciments d'on s'han recuperat les restes de cada una d'aquestes espècies.

En aquest estudi s'han inferit també dos trets importants de la biologia d'*Agerinia*: el mode de locomoció i la massa corporal. L'estudi dels calcanis d'*A. smithorum* recuperats a Casa Retjo-1 i Cabana del Llúcio-1 ha permès interpretar aquesta espècie com un quadrúpede arbori moderadament actiu amb capacitat pel salt, tot i que no seria un saltador o grimpador vertical especialitzat. Per altra banda, la massa corporal estimada és molt similar per a les tres espècies d'*Agerinia* i oscil·la entre uns 500 i 900 g.

Finalment, s'han realitzat diverses anàlisis filogenètiques, que en tots els casos han agrupat en un sol clade les tres espècies d'*Agerinia* i han situat *A. smithorum* com a la més primitiva de totes, suportant així la hipòtesi del llinatge *A. smithorum* – *A. marandati* – *A. roselli*. El resultat d'aquestes anàlisis estableixen els sivaladàpids *Hoanghoni* i *Rencunius* com a clade germà d'*Agerinia*, mentre que no resolen les relacions d'aquests gèneres amb distints grups d'adapiformes europeus, posant en dubte l'origen monofilètic dels cercamònids (o cercamonins) i dels adapiformes.

RESUMEN

La información sobre los primates del Eoceno inferior de Europa es a día de hoy muy escasa, especialmente en relación a la Península Ibérica. Con el propósito de contribuir al conocimiento de los primeros primates de esta área, esta tesis se ha adentrado en el estudio de uno de los pocos taxones conocidos durante este período, el género *Agerinia*. El estudio de este género ha incluido, en primer lugar, la revisión del material previamente asignado a *Agerinia* y el estudio del material inédito de este género depositado en las colecciones del Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (Sabadell, Barcelona). Por otro lado, se han llevado a cabo diversas campañas de campo en los depósitos continentales del Eoceno inferior de distintas cuencas catalanas, y se ha estudiado en detalle el material encontrado en estas intervenciones.

De forma más concreta, el estudio del material inédito de *Agerinia roselli* del yacimiento de Les Saleres, junto con la revisión de los restos ya publicados de esta especie, ha permitido enmendar su diagnóstico. Este estudio ha evidenciado la presencia de algunas características no descritas hasta ahora, y ha consolidado la diferenciación de este género de otros adapiformes euroasiáticos. Por otro lado, el estudio del material dentario de *Agerinia* procedente del yacimiento de Masia de l'Hereuet ha concluido en la erección de la especie *Agerinia marandati*. La definición de este nuevo taxón ha permitido describir por primera vez los dP_4 , dP^4 , M^1 , M^2 y M^3 del género, así como constatar que no tenía las hemimandíbulas fusionadas. La revisión del material de diversas localidades asignado previamente al género *Agerinia* ha resultado en el cambio de algunas determinaciones taxonómicas que resultaban inadecuadas. Además, se ha constatado que el único euprimate identificado en el Eoceno inferior del noreste de la Península Ibérica es *Agerinia*, ya que las menciones al género *Cantius* en algunos yacimientos de esta área no parecen suficientemente fundamentadas.

La prospección y el muestreo de los materiales continentales del Eoceno inferior realizados en las cuencas Surpirenaica y del Ebro han supuesto el descubrimiento de once localidades con restos de vertebrados, seis de las cuales han proporcionado fósiles atribuidos al género *Agerinia*. El estudio del material procedente de Casa Retjo-1 ha llevado a la definición de la nueva especie *Agerinia smithorum* y ha permitido la primera descripción para el género del P_2 , P^2 , P^3 y P^4 . Por otro lado, los restos recuperados en Casa Retjo-3 y Cabana del Llúcio-1,

muy semejantes a los de Casa Retjo-1, se han asignado también a *Agerinia smithorum*, y han hecho posible la primera descripción para el género del I¹, I² y P¹. Por el contrario, la escasez de las piezas encontradas en los niveles de Font del Torricó-1 y 3 sólo ha permitido su determinación a nivel de género, por lo que se han asignado a *Agerinia* sp.

Las diferencias morfológicas observadas en las especies estudiadas se han interpretado como cambios evolutivos en un linaje formado por *A. smithorum* – *A. marandati* – *A. roselli*. Estos cambios incluyen, entre otros, la reducción y el desplazamiento bucal del P₁, la reducción del número de raíces del P₂, la progresiva molarización del P₄, el cierre del trigónido del M₁ y la reducción del paracónido del M₁ y el M₂. Esta hipótesis está soportada por la posición estratigráfica relativa de los yacimientos en los que se han recuperado los restos de cada una de estas especies.

En este estudio se han inferido también dos rasgos importantes de la biología de *Agerinia*: el modo de locomoción y la masa corporal. El estudio de los calcáneos de *A. smithorum* encontrados en Casa Retjo-1 y Cabana del Llúcio-1 ha permitido interpretar esta especie como un cuadrúpedo arbóreo moderadamente activo con capacidad para el salto, aunque no sería un saltador o trepador vertical especializado. Por otro lado, la masa corporal estimada es muy similar para las tres especies de *Agerinia* y oscila entre unos 500 y 900 g.

Finalmente, se han realizado diversos análisis filogenéticos, que en todos los casos han agrupado en un solo clado las tres especies de *Agerinia* y han situado a *A. smithorum* como la más primitiva de todas, apoyando así la hipótesis del linaje *A. smithorum* – *A. marandati* – *A. roselli*. Los resultados de estos análisis sitúan a los sivaladápidos *Hoangbonius* y *Rencunius* como el clado hermano de *Agerinia*, mientras que no resuelven las relaciones de estos géneros con los distintos grupos de adapiformes europeos, poniendo en duda el origen monofilético de los cercamónidos (o cercamoninos) y de los adapiformes.

ABSTRACT

The information about the early Eocene primates from Europe is nowadays very scarce, especially regarding the Iberian Peninsula. In order to contribute to the knowledge of the first primates of this area, this thesis delve into the study of one of the scarce known taxa from this period, the genus *Agerinia*. The study of this genus has included, on the one hand, the revision of the material previously assigned to *Agerinia* and the study of the unpublished material of this genus stored at the collections of the Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (Sabadell, Barcelona). On the other hand, several field campaigns have been developed in the lower Eocene continental deposits from different Catalan basins, and the material found in these interventions has been studied in detail.

More specifically, the study of the unpublished material of *Agerinia roselli* from Les Saleres, together with the revision of the already published remains of this species, has allowed emending its diagnosis. This study has demonstrated the presence of several traits undescribed until now, and has consolidated the distinction between this genus and other Euroasiatic adapiforms. Besides, the study of the dental material of *Agerinia* from the locality of Masia de l'Hereuet has led to the erection of the species *Agerinia marandati*. The definition of this new taxon has allowed the description for the first time of the dP_4 , dP^4 , M^1 , M^2 and M^3 of the genus, and has confirmed that it has unfused hemimandibles. The revision of the material from several localities previously assigned to the genus *Agerinia* has resulted in the change of some taxonomic determinations that were inadequate. In addition, *Agerinia* has been confirmed as the only euprimate identified during the early Eocene in the northeastern Iberian Peninsula, because the mentions to the genus *Cantius* from some localities of this area do not seem enough substantiated.

The prospection and sampling of the lower Eocene continental deposits carried out in the Southern Pyrenean and Ebro basins have led to the discovery of eleven localities with vertebrate remains, six of them providing fossils assigned to the genus *Agerinia*. The study of the material from Casa Retjo-1 has resulted in the definition of the new species *Agerinia smithorum* and has allowed the first description of the P_2 , P^2 , P^3 and P^4 for the genus *Agerinia*. Besides, the remains recovered from Casa Retjo-3 and Cabana del Llúcio-1, very similar to those from Casa Retjo-1, have been also assigned to *Agerinia smithorum*, and have allowed the first description for the genus of the I^1 , I^2 and P^1 . On the contrary, the scarcity

of the remains found in the levels of Font del Torricó-1 and 3 has only allowed their determination at the generic level, being therefore assigned to *Agerinia* sp.

The morphological differences between the studied species have been interpreted as evolutionary changes in a lineage consisting of *A. smithorum* – *A. marandati* – *A. roselli*. These changes include, among others, the reduction and buccal displacement of the P₁, the reduction of the number of roots of the P₂, the progressive molarization of the P₄, the closure of the trigonid of the M₁, the reduction of the paraconid of the M₁ and M₂, the development of the hypocone, paraconule and metaconule, and the increase of the enamel crenulation of the M¹ and M². This hypothesis is supported by the relative stratigraphical position of the localities where the remains of each species have been recovered.

Two important biological traits of *Agerinia* have been inferred on the basis of the studies here presented: the locomotor behaviour and the body mass. The study of the calcanei of *A. smithorum* recovered from Casa Retjo-1 and Cabana del Llúcio-1 has allowed the interpretation of this species as a moderately active arboreal quadruped capable of leaping, although not specialized for vertical climbing or leaping. On the other hand, the estimated body mass is very similar for the three species of *Agerinia* and varies between 500 and 900 g, approximately.

Finally, several phylogenetic analyses have been performed, which in all cases have nested the three species of *Agerinia* in a single clade, placing *A. smithorum* as the most primitive, thus supporting the hypothesis of the lineage integrated by *A. smithorum* – *A. marandati* – *A. roselli*. The results of these analyses nest the sivaladapids *Hoangbonius* and *Rencunius* as the sister clade of *Agerinia*, but does not resolve the relations between these genera and several groups of European adapiforms, thus bringing into question the monophyletic origin of the cercamonids (or cercamoniines) and of the adapiforms.

1.

INTRODUCCIÓ





La publicació de “L’origen de les espècies” al 1859 per Charles R. Darwin va agitar bruscament els fonaments del coneixement, i va assentar les bases del que es coneix a dia d’avui com la síntesi evolutiva moderna o neodarwinisme. La teoria sobre l’evolució de les espècies per la selecció natural va qüestionar el fixisme imperant fins llavors i va entrar en conflicte amb les explicacions religioses sobre l’origen diví de les espècies, entre elles l’esser humà. Aquesta nova visió de l’origen i evolució de la vida no va deixar indiferent a ningú de l’època i va ser el focus de grans i encesos debats tant a nivell acadèmic com social. No obstant, amb el pas dels anys i amb l’aportació de cada cop més dades i arguments que recolzaven i donaven validesa a la teoria en qüestió, el rebuig va anar mudant a acceptació. A dia d’avui, la teoria de l’evolució per selecció natural està àmpliament reconeguda tot i que encara quedin molts d’interrogants per resoldre.

Si bé és comprensible que una de les branques de la ciència que més interès desperta en la societat sigui aquella que va a la recerca dels orígens de la nostra pròpia espècie, moltes incògnites envolten encara l’origen i evolució primerenca del grup de mamífers al qual pertanyem, l’ordre Primates. Per aquest motiu, i amb la intenció en d’aprofundir en el coneixement dels orígens del grup, aquesta tesi doctoral s’ha focalitzat en l’estudi d’un dels gèneres d’aquests primers primats que habitaren el continent europeu, i més concretament la península Ibèrica, durant l’Eocè inferior. Abans d’entrar en detall, però, cal intentar donar llum a una sèrie de qüestions sobre les que, directa o indirectament, es recolza el treball realitzat.

1.1. Què són els primats?

Definir clarament què són els primats i quins grups de mamífers s’encabeixen dins d’aquesta categoria taxonòmica i quins no sembla que hauria de ser una tasca senzilla, però res més lluny de la realitat. La literatura està plena de controvèrsies sobre la inclusió i exclusió de distints grups de mamífers en el que considerem avui en dia l’ordre Primates, com per exemple els plesiadapiformes (Gunnell, 1989; Silcox 2001, 2007; Tavaré et al., 2002; Kirk et al., 2003; Soligo i Martín, 2006; Bloch et al., 2007; Ni et al., 2013; Silcox et al., 2015; entre d’altres). Això és perquè, al llarg de la història evolutiva dels mamífers, els primats han mantingut una morfologia general i inespecífica molt semblant a la que presenten alguns grups de mamífers primitius. Per aquest motiu, per poder distingir els primats de la resta de mamífers, és imprescindible diferenciar entre les característiques

primitives i derivades que els fan únics.

Primer de tot, cal esmentar que els primats presenten un nombre molt reduït de característiques pròpies, i totes elles estan relacionades amb una forma de vida arbòria o amb el seu cicle biològic (Ross i Martin, 2007; McGraw, 2010). Entre aquestes destaquen l'augment de la dependència de la vista amb una elevada convergència orbital, que els permet tenir visió estereoscòpica del món que els envolta. Aquesta adaptació els capacita per calcular la distància dels objectes que tenen al seu voltant, com per exemple les branques dels arbres per les que solen moure's amb soltesa la majoria d'ells. Contràriament, mostren una reducció del prognatisme facial i de la capacitat olfactiva. Una altra característica és la tendència a tenir un cervell més gran del que s'esperaria per un mamífer d'una grandària similar, especialment pel que fa al neocòrtex, que és la part de l'escorça cerebral més evolucionada (McGraw, 2010). La presència d'una barra postorbital que encercla l'òrbita connectant la part frontal del neurocrani amb l'os zigomàtic és també un tret diferencial del grup, malgrat que també pot presentar-se en altres mamífers no primats (Heesy, 2005; McGraw, 2010). Per altra banda, la formació d'una bul·la auditiva a partir d'un engrossiment de l'os petrós esdevé la única especialització del basicrani en tot el tàxon Primates (Rasmussen, 2002). La retenció de la clavícula al llarg de la història evolutiva del grup és una característica pròpia estretament lligada amb un comportament arbori i suspensor (Voisin, 2006). També n'és un tret particular relacionat amb aquest mode de vida la presència d'*ballux* i *pollex* oposables a la resta dels dits, que els permet l'habilitat d'agafar i manipular objectes. Les urpes de les mans i peus modificades en forma d'ungla plana també en són característiques, tot i que hi ha algunes excepcions com són la retenció d'urpes d'empolainament en els tarsers, o la presència d'una urpa evolucionada a partir d'una ungla plana primitiva en algunes espècies de títis, entre altres (Cartmill, 1972, 1992; Wible i Covert, 1987; Martin, 1990; Gunnell, 2017).

Respecte a la biologia dels primats, n'és una característica general un llarg període de gestació amb parts simples o petites ventrades. A més, tenen un allargament de totes les etapes vitals que resulta amb una major esperança de vida en comparació a la resta de mamífers d'una grandària similar. Per altra banda, els primats es caracteritzen per tenir una gran facilitat per a l'aprenentatge i una elevada capacitat cultural, entenent "cultura" com habilitat d'aprenentatge de comportaments transmesos socialment (McGraw, 2010). A més,

també presenten organitzacions socials d'una gran diversitat i complexitat, sobretot pel que fa a les relacions individuals (Cartmill, 1972, 1992; Wible i Covert, 1987; Martin, 1990).

1.2. Els subordres Haplorhini i Strepsirrhini

Tots els organismes que formen part de l'ordre Primates presenten la gran majoria de les característiques abans esmentades, amb qualque excepció puntual. Un cop tenim clar quins són aquells organismes que s'inclouen en l'ordre Primates, podem prestar atenció a les semblances i diferències que tenen els integrants d'aquest gran grup. La divisió principal separa els primats actuals en dos grans subgrups monofilètics, és a dir, en dos conjunts d'organismes que comparteixen un avantpassat en comú. Aquests són el subordre Strepsirrhini, que inclou els lèmurs, loris i gàlags com a representants actuals, i el subordre Haplorhini, que inclou tàrsids i antropoïdeus, i al qual hi pertanyem els humans (McGraw, 2010).

Els integrants del clade Strepsirrhini, a més de les característiques primitives presents en tots els primats, retenen altres trets primitius dels mamífers, com són el *tapetum lucidum*, el rinari i una major dependència de l'olfacte que els haplorrhins. Entre les característiques derivades dels estrepssirrhins destaquen les relacionades amb la higiene individual, i inclouen una urpa d'empolainament en el segon dígit del peu i l'estructura anatòmica formada per el conjunt d'incisives i canines inferiors que adopten una forma aplanada i lleugerament corbada, anomenada pinta dental o toothcomb. Per altra banda, els representants del clade Haplorhini presenten com a característiques derivades més destacables la fusió de la sínfisi mandibular, la fusió dels ossos frontals (o sutura metòpica), el tancament ossi postorbital o una encefalització més elevada que els estrepssirrhins (McGraw, 2010).

1.3. Plesiadapiformes, Omomyiformes i Adapiformes

Una de les dificultats que existeixen alhora de determinar quan van aparèixer els primats és l'escassetat del registre fòssil dels primers representants del grup. A més a més, tan sols les característiques relacionades amb l'esquelet o la dentició són les que es preserven al registre fòssil i, per tant, les que ens permeten destriar si un taxó extint pertany a aquest grup o a un altre. Tal i com ja s'ha esmentat, els primats presenten un nombre molt petit de característiques distintives, però a més a més cal tenir en compte que en primats arcaics el nombre total de trets propis pot ser encara més reduït. En qualsevol cas, abans d'avaluar

quan apareixen els primers representants del grup és necessari aclarir que hi ha diferents opinions sobre quins grups s'inclouen en aquest ordre.

Per un costat, alguns autors han considerat que l'ordre Primates inclou tant els Euprimates, primats d'aspecte modern relacionats amb els membres actuals de l'ordre (és a dir, estrepsirrins i haplorrins), com els Plesiadapiformes, un grup sense representants actuals que va existir durant el Paleocè i l'Eocè (Simpson, 1945; Hoffstetter, 1977; Szalay i Delson, 1979; MacPhee et al., 1983; Szalay et al., 1987, entre altres). Això es deu a que els plesiadapiformes presenten, entre altres trets, una morfologia dentària més similar a la dels euprimats que a la resta de mamífers coetanis (Silcox i López-Torres, 2017). Per aquest motiu, diversos científics consideren els plesiadapiformes com un grup basal de primats, pròxim als ancestres dels euprimats, tot i sostenir que és probable que no sigui un grup monofilètic (Gunnell, 1989; Silcox, 2001, 2007; Bloch et al., 2007; Silcox et al., 2015). Contràriament, altres investigadors consideren que les característiques presents en els Euprimates però absents en els Plesiadapiformes (com ara la barra postorbital, les òrbites convergents, les ungles planes o els *hallux* i *pollex* oposables) constitueixen un motiu suficient per excloure aquests darrers de l'ordre dels primats (Tavare et al., 2002; Kirk et al., 2003; Soligo i Martin, 2006; Ni et al., 2013). En qualsevol cas, en aquesta tesi doctoral s'han considerat els plesiadapiformes com a membres arcaics de l'ordre Primates, seguint així la teoria més acceptada fins al moment.

Estudis realitzats a partir de dades moleculars han estimat que l'últim avantpassat comú dels primats actuals seria anterior al Cretaci final (Wilkinson et al., 2011; Steiper i Seiffert, 2012). Tot i així, els primers registres fòssils de l'ordre Primates corresponen a distintes espècies de plesiadapiformes del gènere *Purgatorius* que habitaven Amèrica del Nord a l'inici del Paleocè, fa aproximadament 66 milions d'anys (Van Valen i Sloan, 1965; Van Valen, 1994; Buckley, 1997; Fox i Scott, 2011). La gran diversitat d'espècies de plesiadapiformes ens indica que el grup va sofrir una important radiació durant el Paleocè i l'Eocè inferior. Pel que fa al continent europeu, els primers registres corresponen al gènere *Berruvius* i representants de les famílies Saxonellidae i Plesiadapidae al Paleocè superior (Silcox, 2001; Bloch et al., 2007). Pel que respecta a la península Ibèrica, el primer registre de plesiadapiformes data de l'Eocè inferior, tot i que tan sols s'han recuperat escasses restes del gènere *Arcius*, membre de la família Paromomyidae. Aquest gènere està representat per l'espècie *Arcius zbyzenskii* del jaciment de Silveirinha (conca de Mondego, Portugal;

Estravís, 2000) i per *Arcius ilerdensis* del jaciment de Masia de l'Hereuet (conca d'Àger, Espanya; Marigó et al., 2012; López-Torres i Silcox, 2018).

Durant l'Eocè, les condicions climatològiques de temperatures càlides i humitat elevada van permetre que boscs de selva tropical amb afinitats indomalaies cobrissin àmpliament els continents de l'hemisferi nord (Conroy, 1990). Aquesta situació ambiental, per tant, va propiciar un dels passos més importants en la radiació primerenca de l'ordre, la diversificació dels Euprimates (Bloch et al., 2007; Silcox et al., 2015). De fet, tal i com defensa Soligo (2017), és inevitable pensar que totes les situacions hipotètiques que envolten l'origen de l'ordre contemplin un context arbori, donat que la majoria d'espècies de primats actuals habiten boscs plujosos tropicals.

L'espècie més antiga que s'ha proposat pertanyent al grup dels Euprimates és *Altiatlasius koulchii* del Paleocè de Marroc (Sigé et al., 1990; Godinot, 2017), tot i que l'escassetat de material (tan sols es coneixen vuit dents aïllades) fa que aquesta assignació s'hagi de prendre amb precaució. En tot cas, l'expansió d'aquests primats d'aspecte modern no va ocórrer fins a l'Eocè inferior. En aquest moment, i quasi de forma simultània, van aparèixer a diferents punts d'Àsia, Europa i Nord Amèrica els representants més basals dels Euprimates com els gèneres *Altanius*, *Donrussellia*, *Teilbardina*, *Cantius* o *Archicebus* (Rose, 1995; Covert, 2002; Smith et al., 2006; Ni et al., 2013).

Durant l'Eocè inferior, aquests primats d'aspecte modern es diferenciaren en dos grans grups taxonòmics diferents, els Omomyiformes i els Adapiformes. Seguint la teoria més acceptada, aquests dos grups estan possiblement relacionats amb els dos grans clades de primats actuals, els Haplorhini i els Strepsirrhini, respectivament (Seiffert et al., 2009; Ni et al., 2013; Godinot, 2015; entre altres). Tot i que alguns autors consideren els Adapiformes com un grup basal del clade dels haplorrins (*e.g.*, Gingerich et al., 2010; Gingerich, 2012), en aquesta tesi doctoral s'ha optat per seguir la teoria àmpliament més acceptada, *i. e.*, la seva inclusió dins dels estrepsirrhins.

Tots els integrants dels taxons Adapiformes i Omomyiformes es reconeixen com a primats per la presència d'una combinació de les característiques anteriorment esmentades, com poden ser una bulla auditiva formada per l'os petrós, una barra postorbital, *hallux* i *pollex* oposables, ungles planes en lloc d'urpes, o un gran cervell especialment pel que fa al

neocòrtex, entre altres (Cartmill, 1972, 1992; Wible i Covert, 1987; Martin, 1990; Gunnell, 2017). Tot i les característiques compartides, cada un d'aquests grups presenta uns trets morfològics específics que ens permeten diferenciar-los. Entre d'altres podem destacar que els Adapiformes mostren, en general, una major mida que els Omomyiformes. Tot i que la majoria dels Adapiformes superen el kilogram, el rang de massa corporal d'aquest grup és molt ampli, i oscil·la des de les espècies més petites com *Anchomomys gallardi*, amb una massa corporal estimada de 110 g, fins a les espècies més grans com *Notharctus robustior*, que arriba als quasi 7 kg (Conroy, 1987; Fleagle, 2013). Per altra banda, entre els Omomyiformes més petits destaca l'espècie *Teilhardina asiatica*, amb una massa estimada en uns 28 g (Ni et al., 2004), i entre les formes més grans els gèneres *Macrotarsius* i *Ourayia*, amb una massa corporal entre 1.5 i 2 kg (Conroy, 1987; Dunn et al., 2006). Respecte a la dentició, els Omomyiformes presenten incisives centrals agudes enlloc d'espatulades, canines petites que no denoten dimorfisme sexual i una tendència a l'escurçament mesiodistal de les premolars. En canvi, els Adapiformes presenten unes canines més grans que les incisives, a vegades amb un dimorfisme sexual marcat. Pel que fa a les característiques cranials, s'ha observat que els Omomyiformes tenen un rostre relativament acurçat i unes òrbites oculars grans i frontalitzades relacionades amb un mode de vida nocturn (Gunnell i Rose, 2002; Godinot, 2015; Gunnell, 2017). En canvi, els Adapiformes tenen un musell més ample, un nas més llarg i les òrbites més petites en relació amb la llargada del crani, adaptació associada amb un mode de vida diürn (Kay i Cartmill, 1977; Gingerich 1980). A més, els Adapiformes presenten una constricció postorbital i una grandària del cervell menor que molts de primats actuals (Gingerich i Martin, 1981; Conroy, 1990). Pel que fa als elements postcranials, els Omomyiformes tenen els tarsals allargats, incloent cuboide, navicular i cuneïformes, i les parts distals de la tibia i la fíbula situades molt a prop una de l'altra, sovint mostrant-se fusionades en una tibiofíbula (Gunnell, 2017).

Respecte a la dieta, cal considerar que es troba més lligada a la mida del primat en qüestió que al grup taxonòmic en si mateix. Així doncs, la gran majoria d'Omomyiformes, de dents amb cúspides apuntades, i els Adapiformes de mida petita o mitjana i dents amb cúspides elevades i moderadament agudes, com *Anchomomys*, *Donrussellia*, *Periconodon*, *Microadapis*, *Agerinia* o *Pronycticebus*, tindrien una dieta majoritàriament insectívora. En canvi, els Adapiformes de massa corporal superior a un kilogram, que mostren en general un tipus de

dentició amb crestes molt desenvolupades, tindrien una dieta folívora, mentre que alguns Omomyiformes com el gènere *Microchoerus*, amb l'esmalt crenulat, tindrien una alimentació principalment frugívora (Covert, 1986; Ramdarshan et al., 2012; Gunnell, 2017).

Els Omomyiformes estan representats, d'acord amb la majoria d'autors, tan sols per la família Omomyidae, la qual es subdivideix en tres subfamílies: Anaptomorphinae, Omomyinae i Microchoerinae. Entre els anaptomorffins, alguns autors hi inclouen el gènere *Teilbardina*, considerat fins a dia d'avui el representant més basal conegut dels Omomyiformes i l'únic anaptomorffí present en el continent europeu (Gunnell i Rose, 2002). De fet, exceptuant *Teilbardina*, els únics representants europeus dels Omomyiformes són els que integren la subfamília Microchoerinae, exclusiva d'aquest continent (Godinot, 2015).

Durant l'Eocè inferior, a Europa tan sols es té registre de tres gèneres de primats Omomyiformes, l'anaptomorffí *Teilbardina* a Bèlgica i els microchoerins *Nannopithec* i *Melaneremia* a França i Anglaterra (Teilhard de Chardin, 1927; Simpson 1940; Hooker, 2007, 2012; Gebo et al., 2012; 2015), mentrestant a la península Ibèrica no es té cap evidència d'aquest grup (Marigó et al., 2014). En canvi, durant l'Eocè mitjà i superior els microchoerins foren molt més abundants i diversos a tot Europa, amb representants de diferents gèneres com *Pseudoloris*, *Nannopithec*, *Necrolemur* o *Microchoerus*, (Szalay i Delson, 1979; Gebo, 2002). Més concretament, durant aquest període a la península Ibèrica s'han registrat representants dels gèneres *Pseudoloris*, *Necrolemur* i *Microchoerus* (Crusafont-Pairò, 1967; Godinot, 1983; Minwer-Barakat et al., 2010, 2012, 2013a, 2013b, 2015a, 2015b, 2016, 2017, 2018; Marigó et al., 2014, entre d'altres), com s'explicarà als següents apartats.

Els Adapiformes foren un grup molt divers i biogeogràficament dispers durant l'Eocè, i particularment a l'Eocè mitjà, quan experimentaren una gran radiació. Des de l'inici de l'Oligocè fins a finals del Miocè, quan s'extingeixen, el grup va ser poc abundant i la seva distribució geogràfica va estar restringida principalment al sud-est asiàtic. Aquest grup inclou les famílies Notharctidae, Adapidae i Sivaladapidae. L'evolució dels Adapiformes es va donar en un context en què els diferents continents que habitaven restaven separats per barreres geogràfiques, fet que contribuï a que l'evolució fos més local que global. Com a resultat, sorgiren diferents clades endèmics a distintes masses continentals (Beard, 2017). A principis de l'Eocè inferior apareixen els primers primats Adapiformes, representats pels

gèneres *Cantius* a Amèrica del nord i Europa i *Donrussellia* a Europa, aquest darrer documentat únicament a França i Portugal (Estravís, 2000; Beard, 2004; Godinot, 2015). El gènere *Donrussellia* representa el taxó més basal dels Adapiformes al continent europeu. De fet, l'espècie *Donrussellia provincialis* de Rians (França), descrita per Godinot (1978), presenta la morfologia dentària més arcaica coneguda per aquest grup i estaria prop de l'origen de la radiació d'alguns dels Adapiformes europeus posteriors com per exemple *Agerinia*, *Periconodon* o *Darwinius*, entre d'altres (Godinot, 2015).

Al llarg de l'Eocè inferior, a més de *Donrussellia* i *Cantius*, al continent europeu sorgeixen diferents gèneres d'Adapiformes com per exemple *Europolemur*, *Rouxilemur* o *Agerinia* (Crusafont-Pairó, 1967; Godinot et al., 2018). Pel que fa a la península Ibèrica, durant aquest període, fins a la publicació dels resultats inclosos en aquesta tesi, s'havien documentat *Cantius* sp. al jaciment de la Coma o la Morera del Montsant-2 (conca de l'Ebre, Tarragona) i a Güell III (conca de Tremp, Osca; Antunes et al., 1997), l'espècie *Donrussellia lusitanica* al jaciment de Silveirinha (conca de Mondego, Estravís, 2000) i l'espècie *Agerinia roselli* al jaciment de les Saleres (conca d'Àger, Crusafont-Pairó, 1967) i a diverses localitats de la conca de Tremp (Crusafont-Pairó i Golpe-Posse, 1968, 1973, 1974, 1975), a més de diverses restes sense determinació específica assignades a aquests gèneres (Colombo et al., 1995; Peláez-Campomanes, 1995). Durant l'Eocè mitjà i superior, el nombre d'espècies d'Adapiformes descrites al continent Europeu augmenta considerablement, amb una o varies espècies dels gèneres *Darwinius*, *Barnesia*, *Buxella*, *Caenopithecus*, *Cercamoni*, *Europolemur*, *Protoadapis*, *Pronycticebus*, *Periconodon*, *Cryptadapis*, *Palaeolemur*, *Magnadapis*, entre d'altres (Gebo 2002; Fleagle, 2013). Més específicament, a la península Ibèrica apareixen també una ampla diversitat d'Adapiformes durant aquest període amb representants dels gèneres *Leptadapis*, *Adapis*, *Microadapis*, *Anchomomys*, *Mazateronodon* i *Nievesia* (Antunes et al., 1997, Gebo 2002; Marigó et al., 2010, 2011, 2013, 2014, entre d'altres), com s'explicarà amb més detall en apartats posteriors.

Fa aproximadament 34 milions d'anys, en el trànsit Eocè-Oligocè, les temperatures globals van sofrir una dràstica caiguda associada a l'aïllament de l'Antàrtida d'Austràlia i Sud Amèrica. Aquest refredament va provocar un desplaçament dels biomes cap a l'equador, amb una conseqüent reducció de l'extensió de boscs de l'hemisferi nord (Frost, 2017). Al continent europeu, aquest gran canvi ecològic provocà un fenomen d'extinció massiva i un reemplaçament per faunes més adaptades a aquestes noves condicions climàtiques. Aquest

esdeveniment, conegut pel nom de *Grande coupure* (Stehlin, 1910), també va conduir a l'extinció de tots els Adapiformes i Omomyiformes d'Europa, Amèrica i la zona nord d'Àsia, amb l'excepció d'unes poques espècies. Una d'aquestes formes resistents del continent europeu fou l'espècie *Pseudoloris godinoti* trobada a la península Ibèrica a dos jaciments de l'Oligocè inferior de la conca de l'Ebre, Fonollosa i Santpedor (Köhler i Moyà-Solà, 1999). També a la península Ibèrica s'ha identificat la presència de *Microchoerus* sp. al jaciment de l'Oligocè inferior d'Aguatón (conca de Calatayud), representat per una dent aïllada (Peláez-Campomanes, 2000). Durant aquest episodi de refredament de les temperatures globals, la part més meridional d'Àsia mantingué unes condicions climàtiques que van proporcionar refugi als primats sivaladapins i ekgmowechashalins. Els primers van continuar la seva evolució aïllada al sud d'Àsia fins al final del Miocè, mentre que alguns grups d'ekgmowechashalins van creuar el pont continental de Bering colonitzant Nord Amèrica durant un curt període de temps entre l'Oligocè final i l'inici del Miocè (Beard, 1998, 2017; Godinot, 2015; Samuels et al., 2015; Ni et al., 2016, Frost, 2017).

1.4. L'origen geogràfic dels primats

El continent asiàtic és el lloc d'origen més probable de l'ordre dels primats, així com del grup dels Euprimats. Aquesta afirmació es recolza principalment en les evidències del registre fòssil trobades a diferents jaciments asiàtics, com són les restes dels euprimats *Altanius orlovi*, *Archicebus achilles* i *Teilhardina asiatica*, així com les d'un nombre elevat d'espècies de Plesiadapiformes. A més a més, també es basa en el fet que els membres dels ordres Dermoptera i Scandentia, taxons germans dels primats, segueixen habitant avui en dia aquest continent (Silcox, 2008).

Cal remarcar, però, que no es poden descartar altres indrets que també podrien haver estat el bressol del l'ordre dels primats. Per una banda, a Amèrica del nord s'ha constatat el registre fòssil més antic conegut de l'ordre, amb la presència de diferents espècies del gènere *Purgatorius* que daten d'uns 66 milions d'anys. Per altra banda, al continent africà hi trobem l'espècie *Altiatlasius koulchii* que és considerada per la majoria d'autors l'euprimat més antic conegut a dia d'avui. Finalment, tampoc es pot perdre de vista el registre fòssil de l'Eocè inferior europeu, ja que també inclou alguns dels representants més basals dels Euprimates. En aquest continent es troben alguns dels primers Adapiformes existents, com *Donrussellia*, o dels primers Omomyiformes, com l'espècie *Teilhardina belgica*. A més a més, a

Europa també hi ha representants de la família Toliapinidae, un possible taxó germà dels euprimats. Per tot això, d'acord amb Silcox (2008), tot i que el continent asiàtic sigui a hores d'ara el lloc més probable on s'originà l'ordre dels primats, no es poden deixar de banda interpretacions alternatives a la llum de nous descobriments.

1.5. L'estudi dels primats del Paleogen de la península Ibèrica

Els primers estudis sobre els primats del Paleogen de la península Ibèrica daten de principis de la segona meitat del segle XX i van ser realitzats majoritàriament pel Dr. Miquel Crusafont Pairó. Cal esmentar que algunes d'aquestes determinacions genèriques i específiques realitzades al llarg del segle XX han anat canviant els últims anys, a mesura que s'han descobert noves restes o s'ha estudiat en profunditat el material d'aquests jaciments. La primera referència bibliogràfica que es pot trobar consisteix en la descripció del material assignat a *Adapis priscus* procedent del jaciment de l'Eocè mitjà de Capella, situat en la província d'Osca (Crusafont-Pairó, 1958). Així i tot, no fou fins set anys més tard en què Crusafont-Pairó (1965) va revisar el material procedent de varis jaciments de l'Eocè prepirinenc i hi va documentar la presència de la nova espècie *Pivetonia isabena* i d'un primat sense determinació genèrica al jaciment de Capella, així com dels primats *Pseudoloris parvulus*, *Necrolemur antiquus* i *Microchoerus erinaceus* en el jaciment de Sossís (Lleida), tot i que algunes d'aquestes determinacions canviaren posteriorment.

Durant aquests anys es va realitzar la primera datació dels sediments continentals de l'Eocè de la vall d'Àger a partir de l'estudi de la fauna de vertebrats de 15 noves localitats d'aquesta zona (Crusafont-Pairó i Rosell-Sanuy, 1966). En la localitat anomenada les Saleres, Crusafont-Pairó (1967) hi va descriure les restes del que en aquell moment es convertiria en el primer primat de l'Eocè inferior identificat a la península Ibèrica, *Agerinia roselli*. En aquest treball també es fa un recull de la fauna de mamífers present en diferents conques del Prepirineu. D'aquesta manera, l'autor dona a conèixer els llistats faunístics actualitzats de diversos jaciments, i en descriu alguns primats presents en els jaciments de Capella (Conca de Tremp), les Saleres (Conca d'Àger), Sossís (Conca de Noguera Pallaresa) i Sant Cugat de Gavadons-Colluspina (Conca de Vic-Moià). Cal esmentar que, a més de descriure les espècies ja conegudes en el jaciment de Sossís, l'autor indica la descoberta d'una espècie indeterminada d'*Adapis*. Per altra banda, en el jaciment de Sant Cugat de

Gavadons s'hi descriuen les espècies *Pseudoloris reguanti*, *Microchoerus ornatus* i *Necrolemur* sp., a més de d'anunciar-hi la troballa d'unes restes indeterminades d'un adàpid.

En un treball sobre nous jaciments de l'Eocè d'Espanya, Crusafont-Pairó i Golpe-Possé (1968) descriuen, entre altres, quatre jaciments situats a la conca de Tremp que contenen restes de primats, entre els que es troba el ja esmentat Capella. Les altres tres localitats són Güell, Mont de Roda i Casa Picantón. Malgrat aquests tres jaciments continguin restes de primats, els autors consideren que el material recuperat de Güell i Mont de Roda podria correspondre a un mateix primate indeterminat, mentre que el de Casa Picantón podria atribuir-se al gènere *Agerinia*. En un nou treball realitzat pels mateixos autors (Crusafont-Pairó i Golpe-Possé, 1973) en què descriuen dos nous jaciments de vertebrats de l'Eocè situats en la conca de Tremp, destaca la localitat de Castigaleu per l'aparició d'un fragment de mandíbula que els autors assignen a *Agerinia roselli*. Poc després, aquests mateixos autors van realitzar un primer un recull de les restes de primats descoberts a Espanya (Crusafont-Pairó i Golpe-Possé, 1974), i en segon lloc un recull dels Adapiformes de l'Eocè del Prepirineu (Crusafont-Pairó i Golpe-Possé, 1975). Com a novetat, cal destacar les noves restes de l'espècie *Agerinia roselli* descobertes als jaciments de les Badies i Escarlà, així com la presència d'*Adapis* cf. *magnus* al jaciment de Roc de Santa (Conca de Noguera-Pallaresa). En aquest últim jaciment, Casanovas-Cladellas (1975) hi va descriure també la presència del microchoerí *Necrolemur antiquus*.

Durant la dècada de 1980 pràcticament no hi va haver avenços en l'estudi dels primats del Paleogen de la península Ibèrica, exceptuant els treballs d'Anadón et al. (1983), que van esmentar la presència d'un omomyiforme indeterminat al jaciment de l'Eocè mitjà de Pontils (conca de l'Ebre), i de Peláez-Campomanes et al. (1989), que van documentar les restes d'*Anchomomys* cf. *stebliini* del jaciment de Santa Clara (conca del Duero). A partir dels anys 90 es revifà l'interès pels primats del Paleogen amb la documentació de varis jaciments amb presència de primats en la conca del Duero (Moyà-Solà i Köhler, 1992). A més d'assignar a *Anchomomys* cf. *pigmaeus* les restes del primate de Santa Clara, documentaren la presència d'*Anchomomys* sp. i *Microadapis* sp. al jaciment de Caenes, i de *Pseudoloris*, un Anchomomyini i un adàpid indeterminat als jaciments de Mazaterón i Miñana. Per altra banda, Moyà-Solà i Köhler (1993) van donar a conèixer la presència de tres primats al jaciment de Sant Jaume de Frontanyà (Barcelona), situat als Pirineus orientals, entre els que es trobaven una nova espècie d'*Anchomomys*, *Adapis* sp. i *Pseudoloris* sp.

Poc després, Peláez-Campomanes (1995) va descriure les restes fòssils de dos gèneres de primats sense determinació específica al jaciment de l'Eocè mitjà de Casa Ramón (Osca): *Pseudoloris* sp. i *Agerinia* sp. El mateix any, Colombo et al. (1995) van documentar diversos jaciments de vertebrats del Paleogen de la conca de l'Ebre on s'hi trobaren restes de primats. Destaca la presència dels gèneres *Cantius* i *Agerinia* al jaciment de l'Eocè inferior de la Morera, i d'anchomyins indeterminats als jaciments d'Ulldemolins, Montblanc, Coll de l'illa i Molí del Pont.

A finals dels 90, Antunes et al. (1997) van publicar un compendi de tots els jaciments de mamífers de l'Eocè de la península Ibèrica. El més remarcable és que, juntament al llistat faunístic de cada jaciment, també s'indicava per primer cop la seva edat estimada, assignant cada localitat a la corresponent unitat MP (nivell de referència de l'escala biocronològica de mamífers per al Paleogen europeu, Schmidt-Kittler, 1987).

A finals del segle XX és important destacar també la descripció de la nova espècie *Pseudoloris godinoti* al jaciments oligocens de Fonollosa i Santpedor (Conca de l'Ebre; Köhler i Moyà-Solà, 1999) i la descripció d'una única molar inferior del gènere *Microchoerus* a la localitat d'Aguatón (Terol; Peláez-Campomanes, 2000). Com ja s'ha indicat, aquestes dues troballes són les úniques evidències de la presència de primats que van sobreviure a la crisi climàtica del límit Eocè-Oligocè a Europa.

Per altra banda, també cal remarcar la importància de les troballes realitzades al jaciment de l'Eocè inferior de Silveirinha (conca de Mondego, Portugal) descrites per Estravís (2000). Entre altres mamífers, aquesta autora va descriure les noves espècies d'adaptiforme *Donrussellia lusitanica* i de plesiadaptiforme *Arcinus zbyzjevskii*, a més d'indicar la presència d'un tercer primate indeterminat, que a dia d'avui són els primats més antics coneguts a la península Ibèrica. Ja al segle XXI, Badiola et al. (2009) actualitzaren les dades sobre mamífers de l'Eocè de la península Ibèrica i modificaren l'edat preestablerta d'alguns jaciments amb restes de primats, com per exemple Masia de l'Hereuet (conca d'Àger).

A partir de l'any 2010, l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), hereu de l'antic Institut de Paleontologia de Sabadell, va incorporar un nou equip investigador que va reprendre la línia de recerca sobre els primats de l'Eocè de la península Ibèrica iniciada dècades abans. El treball desenvolupat en aquesta última etapa ha inclòs una nova anàlisi de

material anteriorment publicat (en ocasions implicant canvis en les determinacions taxonòmiques prèvies), l'estudi de restes recuperades a les dècades de 1980 i 1990 però encara no descrites, així com la realització de noves campanyes de camp i la descripció de les noves restes trobades. Així, l'última dècada ha resultat, sens dubte, la més prolífica en termes de noves publicacions. En primer lloc, s'han descrit dues noves espècies de primats al jaciment de l'Eocè mitjà de Mazaterón (conca d'Almazán, Soria): l'anchomomyí *Mazateronodon endemicus* per Marigó et al. (2010) i el microchoerí *Pseudoloris cuestai* per Minwer-Barakat et al. (2012). Per altra banda, l'estudi detallat dels primats de la secció de l'Eocè mitjà de Sant Jaume de Frontanyà (Barcelona) va resultar en un seguit de publicacions. Als nivells més antics de la seqüència (Sant Jaume de Frontanyà-3C i 3D), Minwer-Barakat et al. (2010) i Marigó et al. (2011) van descriure els primats *Pseudoloris pyrenaicus* i *Anchomomys frontanyensis*, respectivament. Poc després, en nivells més recents (Sant Jaume de Frontanyà-1 i 2), Minwer-Barakat et al. (2015a) van descriure una nova espècie de microchoerí, *Necrolemur anadoni*. L'estudi dels elements de l'esquelet postcranial de l'espècie *A. frontanyensis* ha permès realitzar també interessants interpretacions sobre el tipus de locomoció d'aquest primate (Moyà-Solà et al., 2012; Marigó et al., 2016, 2020). A més a més, l'estudi dels rosegadors d'aquest mateix jaciment va permetre l'assignació del nivell de Sant Jaume de Frontanyà-1 al Robiacià mitjà (MP15; Bonilla-Salomón et al., 2016).

Pel que respecta a l'Eocè superior, en aquests últims anys s'han estudiat amb detall els primats del jaciment de Sossís (Lleida), en els Pirineus centrals, ja documentats originalment per Crusafont-Pairó (1965, 1967). Les restes d'aquest jaciment han permès la descripció de la mostra més abundant del gènere *Pseudoloris* de la península Ibèrica, atribuïda a *Pseudoloris parvulus* per Minwer-Barakat et al. (2015b), així com la definició de dos nous primats, *Nievesia sossisensis* i *Microchoerus bookeri*, publicats respectivament per Marigó et al. (2013) i Minwer-Barakat et al. (2017). Aquesta darrera espècie inclou les restes anteriorment atribuïdes a *Microchoerus erinaceus* i *Necrolemur antiquus* per Crusafont-Pairó (1967). A més a més, s'ha revisat el material de primats del jaciment de Sant Cugat de Gavadons, originalment estudiat per Crusafont-Pairó (1967). La descripció d'algunes restes inèdites d'aquesta localitat ha permès la designació d'un neotipus per a l'espècie *Pseudoloris reguanti*, després de la desaparició de l'holotip original (Minwer-Barakat et al., 2013a); a més a més, s'ha revisat un exemplar prèviament assignat a l'espècie *Microchoerus ornatu*s, posant de manifest que aquesta determinació específica era errònia (Minwer-Barakat et al., 2016).

Per altra banda, les restes de *Microchoerus* del jaciment de Zambrana, en la conca de Miranda-Trebiño, estudiades en col·laboració amb investigadors de la Universitat del País Basc (Minwer-Barakat et al., 2013b), han resultat en la publicació del registre més occidental d'aquest gènere en la península Ibèrica. Entre els últims treballs realitzats destaca la revisió del material clàssic del jaciment de Roc de Santa, prèviament assignat a *Necrolemur antiquus* i *Leptadapis magnus* (Casanovas-Cladellas, 1975; Antunes et al., 1997). El treball realitzat per Minwer-Barakat et al. (2018) conclou que tot el material disponible de Roc de Santa correspon a l'espècie *Microchoerus bookeri*, descrita recentment al jaciment de Sossís i també identificada a Eclépens-B, Suïssa (Minwer-Barakat et al., 2017). Gran part d'aquestes dades, amb l'excepció de les més recents, es troben recollides en una revisió del registre dels primats fòssils de la península Ibèrica publicada per Marigó et al. (2014).

Tot i l'elevat nombre de publicacions d'aquesta última dècada, la majoria dels treballs han estat focalitzats en l'estudi de les faunes de primats de l'Eocè mitjà i superior, deixant de banda l'estudi dels primats de l'Eocè inferior. Només la descripció de les restes del gènere *Arcius* provinents del jaciment de l'Eocè inferior de Masia de l'Hereuet (conca d'Àger) ha resultat en la definició de l'espècie *A. ilerdensis*, l'únic plesiadapiforme conegut fins ara a Espanya (Marigó et al., 2012; López-Torres i Silcox, 2018). Per altra banda, els euprimats de l'Eocè inferior de la península Ibèrica han estat l'objecte principal d'estudi d'aquesta tesi doctoral, donant lloc a la publicació de cinc articles que es presenten en l'apartat de resultats.

1.6. El gènere *Agerinia*

L'any 1967 Miquel Crusafont-Pairó va descriure les restes d'un primat procedents de la localitat de les Saleres, ja documentada per Crusafont-Pairó i Rosell-Sanuy (1966). La singularitat d'aquestes noves restes va resultar amb la descripció d'un nou gènere i espècie anomenada originalment *Agerina roselli*. Com que el nom genèric original es trobava prèviament ocupat per un gènere de trilobit, en una nota breu Crusafont-Pairó (1973) va modificar la denominació *Agerina* per a l'actual *Agerinia*. No obstant, Crusafont-Pairó no va proporcionar la ubicació de la localitat de les Saleres, més enllà d'indicar que es trobava a les proximitats del poble de l'Ametlla del Montsec (Conca d'Àger). Per aquest motiu, la localització exacta del jaciment segueix sent encara desconeguda.

Poc després de la descripció del gènere, l'investigador del Hunter College de New York Frederick S. Szalay va visitar l'Institut de Paleontologia de Sabadell (actualment Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont) i demanà en préstec el material disponible d'*Agerinia* per fer-ne una revisió (veure Crusafont-Pairó i Golpe-Possé, 1974). En aquest nou estudi, Szalay (1971) analitzà la major part del material descrit per Crusafont-Pairó (1967), juntament amb dues noves restes inèdites: un fragment mandibular amb P₃-P₄ del mateix jaciment de les Saleres i un fragment mandibular amb una M₂ procedent del jaciment de Casa Picantón. Alguns dels resultats d'aquesta revisió van ser l'ampliació de la descripció original, la primera diagnosi del gènere i espècie i l'assignació d'un espècimen tipus.

Així i tot, la validesa d'aquest gènere tampoc ha estat absent d'opinions contraposades. Per exemple, en els treballs de Gingerich (1976, 1977a, 1977b) el gènere *Agerinia* apareix sinonimitzat amb *Periconodon* basant-se en les similituds de grandària entre el material de Geiseltal i les Saleres. No obstant, en treballs posteriors com els de Szalay i Delson (1979), Godinot (1983, 1988, 2015) o Gebo (2002), es considerarien altre cop gèneres diferents.

Respecte a la ubicació supragenèrica d'*Agerinia*, Crusafont-Pairó (1967) havia suggerit incloure'l provisionalment en el grup dels Omomyiformes. No obstant, l'estudi realitzat per Szalay (1971) conclou que, a partir de les semblances amb els gèneres *Protoadapis*, *Pelycodus* i *Pronycticebus*, *Agerinia* s'ubicaria com a membre de la família Adapidae. Posteriorment, Szalay i Delson (1979) inclouen el gènere *Agerinia* en la subfamília Adapinae. En canvi, Godinot (1998) considera *Agerinia* com integrant de la subfamília Pronycticebinae, que alhora forma part d'una família *incertae sedis* entre els Adapiformes. Actualment encara hi ha poc consens sobre la ubicació d'aquest gènere a nivell de família o subfamília. Per una banda, podem trobar autors com Gebo (2002) o Godinot (2015, 2017) que consideren *Agerinia* com a membre de la família Notharctidae i de la subfamília Cercamoniinae; per una altra banda, Fleagle (2013) ascendeix la subfamília Cercamoniinae al nivell de família, considerant així que *Agerinia* pertany a la família Cercamoniidae, que restaria separada dels nothàrcids. No obstant, diverses anàlisis filogenètiques constaten que els cercamònids (o cercamonins) són un grup polifilètic (*e.g.* Kirk i Williams, 2011; Marigó et al., 2011, 2013, 2016; Seiffert et al., 2018; Chavasseau et al., 2019). De fet, les anàlisis filogenètiques que s'inclouen als resultats d'aquesta tesi (apartats 3.3 i 3.4) recolzen la naturalesa polifilètica del grup. D'aquesta manera, tot i que en els dos primers articles inclosos com a resultats de la tesi (apartats 3.1 i

3.2) es va considerar *Agerinia* com a membre de la subfamília Cercamoniinae, seguint la classificació de Gebo (2002), en els tres últims (apartats 3.3, 3.4 i 3.5) aquest gènere es considera com a membre de la família Notharctidae sense donar cap assignació a nivell de subfamília.

Respecte a les relacions filogenètiques del gènere *Agerinia*, Godinot (2015, 2017) suggereix una estreta relació amb els gèneres *Darwinius* i *Periconodon*. Aquesta suposició està basada en les similituds dentàries que presenten, especialment *Agerinia* i *Darwinius*, els quals comparteixen característiques derivades poc comunes, com una morfologia de l'M₂ amb un trigònid molt curt i un talònid molt ample. No obstant, les anàlisis filogenètiques d'autors com Marigó et al. (2011, 2013), així com els dels resultats d'aquesta tesi (apartat 3.3), no semblen suportar aquesta hipòtesi.

La distribució geogràfica d'*Agerinia*, tal i com mostra la **figura 1**, s'estén des del nord-est de la península Ibèrica (Conca Sudpirinenca i conca de l'Ebre), passant per la localitat d'Azillanet (àrea de Minervois), en el sud de França, fins al jaciment de Condé-en-Brie, situat en la conca de París (Godinot, 1983, 1998; Antunes et al., 1997; Herbomel i Godinot, 2011; Marigó et al., 2014; entre altres). Pel que fa a la distribució temporal, *Agerinia* ha estat citada en jaciments amb edats compreses entre el Neustrià (MP8+9, Condé-en-Brie, Herbomel i Godinot, 2011) i el Geiseltalià (MP11/MP12, Casa Ramón, Peláez-Campomanes, 1995). A més a més, cal tenir en compte que a les localitats de Rians (Provença) i Sainte-Eulalie (àrea de Minervois), en el sud de França, i a la localitat de Chorlakkī, al Pakistan, també s'hi ha descrit la presència de formes semblants a *Agerinia* (cf. *Agerinia*; Danilo et al., 2013; Godinot, 1983; Russell i Gingerich, 1987). No obstant, la mala preservació i l'escassetat de les restes recuperades (una M₂ a Rians, una M₃ a Sainte-Eulalie i un trigonid d'una M₁ a Chorlakkī) no permeten una assignació genèrica definitiva que podria ampliar l'abast de la distribució geogràfica i temporal del gènere.

En tot cas, és a la península Ibèrica on es concentren la majoria de jaciments amb material assignat a *Agerinia* (veure Marigó et al., 2014, entre altres). No obstant, a la llum dels resultats d'aquesta tesi, s'ha observat que les restes atribuïdes a *Agerinia* en moltes d'aquestes localitats espanyoles no presenten els trets diagnòstics suficients per una correcta atribució genèrica i/o específica. Per aquest motiu, la validesa de cada una d'aquestes atribucions s'analitzarà en més detall en l'apartat de discussió (capítol 4).

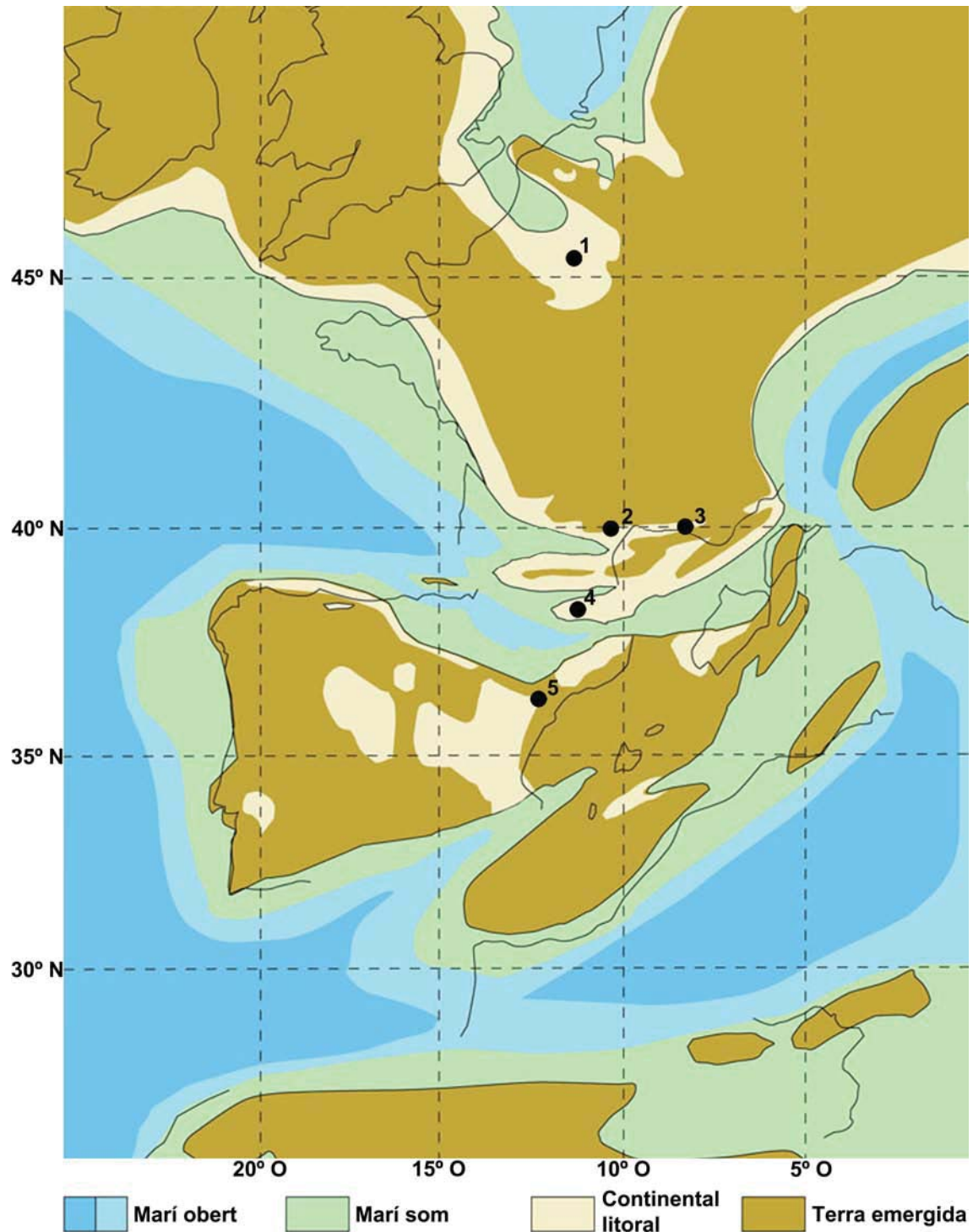


Figura 1: Mapa paleogeogràfic d'Europa occidental durant l'Eocè inferior on es situen les localitats amb presència del gènere *Agerinia* i formes similars (cf. *Agerinia*). 1. Condé-en-Brie; 2. Azillanet i Sainte-Eulalie; 3. Rians; 4. Casa Retjo-1 i 3, Cabana del Llúcio-1, Font del Torricó-1 i 3, Masia de l'Hereuet, les Saleres, Casa Picantón, Escarlà i Casa Ramón; 5. la Morera. Modificada de Marandat et al. (2012).

1.7. Context geogràfic i geològic

L'estudi de la majoria de les restes fòssils presentades en aquesta tesi no hagués estat possible sense la realització prèvia d'una gran quantitat de treball de camp. Durant els darrers anys, s'han dut a terme un nombre elevat de prospeccions i mostrejos per tal de descobrir nous nivells fossilífers amb presència de primats. Les intervencions realitzades abracen distintes conques del territori català on afloren materials continentals de l'Eocè inferior, com són la conca Sudpirinenca, amb campanyes de camp realitzades tant a la subconca d'Àger (municipis d'Àger i Camarasa, comarca de la Noguera) com a la subconca de Tremp (municipis de Tremp, Sant Esteve de la Sarga i Llimiana, comarca del Pallars Jussà) i la conca de l'Ebre (municipis d'Ulldemolins, Morera del Montsant, Cornudella de Montsant i Poboleda, comarca del Priorat), tal i com s'observa a la **figura 2**. A continuació s'exposa el context geogràfic i geològic d'aquestes dues conques, amb especial referència a les zones prospectades. Finalment, de forma més concreta, es descriuen les seccions on s'han dut a terme mostrejos i els jaciments en els quals s'han recuperat restes fòssils del gènere *Agerinia* en quantitats significatives.

1.7.1. Conca Sudpirinenca: subconques d'Àger i de Tremp

La vall d'Àger és una petita depressió que es localitza al nord-est de la península Ibèrica, a la comarca de la Noguera, i que es troba limitada per la serra del Montsec al nord, per la serra del Montclús al sud i pels rius Noguera-Ribagorçana a l'est i Noguera-Pallaresa a l'oest. Just al nord de la vall d'Àger, es localitza la conca de Tremp, en la comarca del Pallars Jussà. Geogràficament, aquesta es troba limitada per la serra del Montsec al sud, que la separa de la conca d'Àger, per les serres interiors dels Prepirineus com Sant Gervàs i Boumort al nord, per la serra de Comiols i la serra del Grau de Moles a l'est, i per les serra de Montllobar i serra de Lleràs a l'oest.

Geològicament, aquestes dues àrees es situen dins de la conca Sudpirinenca. Cal aclarir que a la literatura es troben diferents terminologies que es refereixen a aquestes zones com a conques o com a subconques (Teixell i Muñoz, 2000; Barnolas et al., 2004, 2019; Martinius, 2012; Minelli et al., 2013; Poyatos-Moré, 2014; Roigé et al., 2016; Chanvry et al., 2018; Odlum et al., 2019; Thomson et al., 2020, entre altres). En aquest treball es segueixen les denominacions “subconca d'Àger” i “subconca de Tremp”, considerant que, en termes

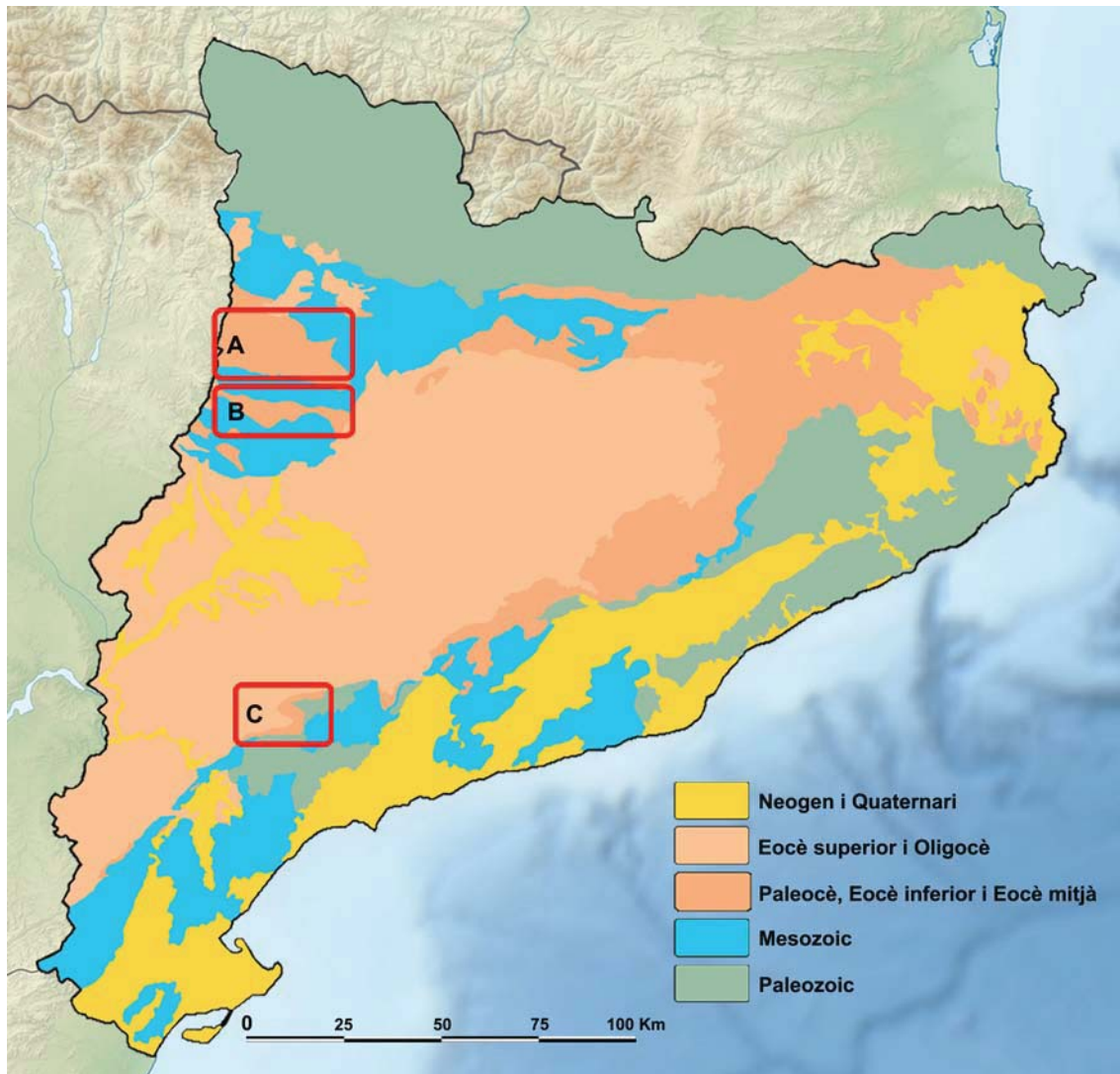


Figura 2. Mapa geològic simplificat de Catalunya on s'indiquen les àrees prospectades: **A**, subconca de Tremp; **B**, subconca d'Àger; **C**, conca de l'Ebre. Modificada de Costantino i Angelini (2011).

geològics, ambdues són subconques dins de la conca Sudpirinenca; no obstant, en termes geogràfics es pot parlar de conques d'Àger i de Tremp. A més a més, atès que la conca (o subconca) de Tremp comunica a l'oest amb la de Graus, amb la que comparteix una història geològica i unes característiques sedimentàries similars, moltes vegades s'anomena “conca (o subconca) de Tremp-Graus”; en aquest treball, per simplificar, s'ha optat per denominar-la “subconca de Tremp”, entenent que inclou també la de Graus.

Els Pirineus són una alineació muntanyenca que s'estén des del Golf de Lleó fins al Golf de Biscaia, i es subdivideixen de nord a sud en tres grans zones (Zona Nordpirinenca, Zona Axial i Zona Sudpirinenca), segons la zonació clàssica de Mattauer (1986). Durant el Mesozoic, l'àrea pirinenca fou sotmesa a condicions distensives intermitents, i des del

Cretàcic Superior (Santonian) fins al Miocè, la convergència i col·lisió de les plaques Ibèrica i Europea van causar la inversió i deformació en condicions compressives de les conques sedimentàries mesozoiques, en el context de l'orogènia Alpina o Pirinenca (Puigdefàbregas et al., 1992; Beaumont et al., 2000; Busquets et al., 2003; Barnolas et al., 2004, 2019; Garcés et al., 2020). A la part meridional dels Pirineus es va formar una conca allargada en direcció aproximada est-oest, coneguda com conca Sudpirinenca, amb una geometria molt influenciada per la inversió i reactivació d'estructures extensionals del Mesozoic. La conca Sudpirinenca es va omplir per sediments sinorogènics i, fins l'Eocè superior, augmentava de profunditat cap a l'oest i estava oberta a l'Oceà Atlàntic pel Golf de Biscaia.

Durant el Paleocè, la sedimentació a les parts oriental i central d'aquesta conca va estar caracteritzada principalment per les “fàcies garumnianes” (lutites continentals de colors vermells), intercalades amb dipòsits lacustres. Aquests ambients passaven cap a l'oest a plataformes carbonatades i sediments marins profunds. En general, l'espessor dels materials del Paleocè és relativament petita, degut a la baixa aportació de sediments durant aquesta època. El trànsit entre el Paleocè i l'Eocè està marcat per la transgressió Ilerdiana, que va suposar una expansió de les plataformes carbonatades someres.

A partir del Cuisià inferior (Eocè inferior), la inversió tectònica de les conques cretàciques dels Pirineus centrals va donar lloc a la compartimentació de la conca Sudpirinenca en diverses subconques amb característiques estructurals i sedimentàries pròpies (Barnolas et al., 2004, 2019). Durant l'Eocè inferior i mitjà, a les àrees més orientals va predominar la sedimentació fluvio-deltaica, que passava a dipòsits costaners, de plataforma, talús i conca marina profunda cap a sectors occidentals (Barnolas et al., 2004, 2019; Garcés et al., 2020). La zona central de la conca, compresa entre les falles del Segre a l'est i de Pamplona a l'oest, va quedar dividida al menys en dues subconques, la de Tremp i la de Jaca, tot i que freqüentment s'al·ludeix a altres subconques, com són les d'Ainsa i Àger. Pel que fa a aquesta darrera, hi ha autors que consideren que durant l'Eocè inferior la subconca d'Àger estava separada de la de Tremp per l'alt estructural de l'encavalcament del Montsec, mentre que, segons altres, la principal elevació d'aquest encavalcament es va produir després, de manera que durant l'Eocè inferior no hi havia una separació efectiva entre ambdues àrees (per diferents opinions, veure Mutti et al., 1988; Nijman i Puigdefàbregas, 1991; Nijman, 1998; Teixell i Muñoz, 2000; Barnolas et al., 2004, 2019; Martinius, 2012; Poyatos-Moré, 2014; Chanvry et al., 2018; Thomson et al., 2020). Independentment de la seva separació, el

patró de distribució d'ambients sedimentaris durant l'Eocè inferior és similar en ambdues subconques, com s'especifica a continuació, tot i que les unitats litostratigràfiques descrites en cadascuna reben noms diferents.

La subconca de Tremp està limitada al nord per l'encavalcament de Bóixols i al sud pel del Montsec. Des de la seva individualització al Cuisià inferior, va presentar una distribució d'ambients sedimentaris asimètrica, amb sedimentació terrígena en fàcies continentals a l'est i marines poc profundes a l'oest, que passarien després a ambients marins més profunds cap a les subconques occidentals d'Ainsa i Jaca (Barnolas et al., 2004, 2019; Garcés et al., 2020). Paleogeogràficament, es distingeix un sistema fluvio-deltaic progradant segons l'eix de la conca en direcció SE-NO i ventalls al·luvials situats al marge pirinenc que s'interdigiten amb el sistema fluvio-deltaic. Des del Cuisià mitjà fins a l'inici del Lutecià mitjà, es reconeixen quatre seqüències transgressives-regressives majors marcades per la progradació dels sistemes fluvio-deltaics. Durant el Lutecià mitjà té lloc una important transgressió i es dipositen materials marins a l'extrem occidental de la conca. Des del Bartonian a l'Oligocè inferior es produeix un important desenvolupament de ventalls al·luvials (Barnolas et al., 2004).

Més concretament, els sediments prospectats a la subconca de Tremp en el context d'aquesta tesi pertanyen a la Formació Castissent, atribuïda al Cuisià, que inclou dipòsits fluvio-deltaics que passen gradualment cap a l'oest a dipòsits de talús (principalment seqüències turbidítiques) d'altres formacions marines a la subconca d'Ainsa (Mutti et al., 1988; Poyatos-Moré, 2014; Honneger et al., 2020). A la formació Castissent, intercalats amb els dipòsits terrígens groguencs (conglomerats i gresos) que constitueixen els complexos de canals fluvials, apareixen lutites de plana d'inundació susceptibles de contenir restes de vertebrats terrestres. Segons Honneger et al. (2020), la correlació dels dipòsits de la formació Castissent amb sediments marins amb nanoplàncton (zona NP13) i les dades de paleomagnetisme d'algunes seccions permeten datar-la entre 50.5 i 49.7 milions d'anys.

La subconca d'Àger està delimitada pels encavalcaments del Montsec al nord i de les Serres Marginals al sud. A aquesta subconca, la sedimentació a l'Eocè inclou dipòsits marins a l'Ilerdià (calcàries d'Alveolina, sistema deltaic de la Baronia, lutites transgressives de la Passarel·la). Sobre ells, la formació Ametlla està formada per dipòsits deltaics del Ilerdià superior-Cuisià (Mutti et al., 1985; Dreyer i Fält, 1993; Zamorano, 1993). Per sobre, es

situen els dipòsits fluvials de la formació Corçà, que van ser estudiats en primera instància per Crusafont-Pairó i Rosell-Sanuy (1966) i posteriorment per Rosell-Sanuy i Llompart-Díaz (1988), Checa (1995) i Badiola et al. (2009), entre altres, i que també s'han prospectat de manera intensiva durant aquesta tesi. Segons Poyatos-Moré (2014), l'equivalència de fàcies, litologia i direccions de paleocorrents permet correlacionar la formació Corçà amb la formació Castissent, descrita a la subconca de Tremp a l'altra banda del Montsec. D'acord amb Thomson et al. (2020), les formacions fluvials Castissent i Corçà representarien en conjunt la principal aportació de sediments als sistemes turbidítics i de ventalls submarins desenvolupats a les subconques d'Ainsa i Jaca. Als dipòsits fluvials de la formació Corçà se'ls hi assigna una edat cuisiana sobre la base de l'estudi de les restes de mamífers que hi apareixen. Aquests materials estan formats per cossos arenosos i localment conglomeràtics, intercalats en una sèrie lutítica de 100 m de potència màxima (Nijman, 1989; Barnolas i Gil-Peña, 2001). Els dipòsits de gra fi, com les argiles, s'interpreten com a dipòsits de plana d'inundació; els cossos arenosos que apareixen a la part inferior de la formació s'interpreten com dipòsits de canals d'un sistema meandriforme, mentre que els nivells arenosos i conglomeràtics de la part superior correspondrien a un sistema fluvial amb règim trenat (Crusafont-Pairó i Rosell-Sanuy, 1966; Solé, 1985; Checa, 1995; Poyatos-Moré et al., 2013). A la base d'aquesta unitat són abundants els troncs limonitzats, així com restes fòssils de mamífers, cocodrils i quelonis, i en les lutites de desbordament són freqüents els horitzons edafitzats amb nòduls de carbonat càlcic i, localment, restes de vertebrats.

1.7.2. Conca de l'Ebre

La conca de l'Ebre es situa al nord-est de la península Ibèrica i es troba limitada pels Pirineus al nord, la serralada Ibèrica al sud-oest, i el sistema Mediterrani Català al sud-est. La conca de l'Ebre representa la darrera fase d'evolució de la conca d'avantpaís Sudpirinenca, que s'originà a partir de la inversió de les conques sedimentàries mesozoiques com a conseqüència de la col·lisió entre la placa Ibèrica i la placa Europea que tingué lloc des de finals del Cretaci fins al Miocè (Puigdefàbregas et al., 1992; Busquets et al., 2003; Pardo et al., 2004; Barnolas et al., 2019; Garcés et al., 2020). El reompliment sedimentari d'aquesta compren fins a 5000 metres de sediments marins i continentals amb edats compreses entre el Cretaci Superior i el Miocè superior. Fins a finals de l'Eocè, la conca de l'Ebre va restar oberta cap a l'Atlàntic a través del golf de Biscaia; durant aquesta etapa, la sedimentació fou majoritàriament marina en la zona nord de la conca, i predominantment

continental amb alguns episodis marins a la zona sud. En tot cas, les localitats amb presència de vertebrats terrestres de l'Eocè inferior i mitjà són força escasses en aquesta conca. La connexió marina es va interrompre al Priabonià (fa aproximadament 36 Ma, segons Costa et al., 2010), i des de llavors fins al Miocè superior la conca va tenir un sistema de drenatge endorreic, amb sistemes al·luvials alimentats pels marges tectònicament actius que canviaven lateralment a sistemes lacustres (Agustí et al., 1987; Barberà et al., 2001; Sáez et al., 2007).

Les àrees prospectades en aquesta tesi corresponen al denominat Complex d'Ulldemolins (Colombo, 1980, 1986), integrat per dipòsits continentals de l'Eocè inferior i mitjà. El Complex d'Ulldemolins es caracteritza per una varietat de materials dipositats en diferents subambients, tots situats a la part distal d'un sistema al·luvial: planes lutítiques, canals fluvials, basses d'inundació periòdica, llacs soms d'inundació permanent i llacs evaporítics efímers de tipus *sabkha* (Colombo i Escarré, 1994). Així, en aquest complex dominen les lutites, però apareixen també trams evaporítics (guixos), nivells de gresos i alguns nivells carbonatats (Colombo i Escarré, 1994; Colombo et al., 1995). En aquests materials s'han trobat alguns nivells amb restes de vertebrats (en general molt escasses), ostracodes, gasteròpodes i caròfits, que han permès la seva atribució a l'Eocè inferior-mitjà. Entre els jaciments de vertebrats cal mencionar les localitats de les Vinyes, la Coma (també anomenada la Morera-2), Ulldemolins o Molí del Pont, entre altres (Colombo et al., 1995; Antunes et al., 1997; Checa i Colombo, 2004).

1.7.3. Localització i descripció de les àrees prospectades i dels jaciments estudiats

Àrees prospectades

Subconca d'Àger

Les diferents prospeccions dutes a terme en la vall d'Àger s'han realitzat seguint la carretera que connecta el Pantà de Canelles i els pobles de Corçà, Agulló i Àger, la carretera C-12 que connecta Àger amb la C-13, i els camins i pistes accessòries a aquestes carreteres, generalment situats al flanc sud de la Serra del Montsec. A més a més, s'han explorat els camins, pistes i els terrenys limítrofs a aquests a les rodalies del poble de l'Ametlla del Montsec.

Pel que respecta al sector occidental de la vall, a l'est del Pantà de Canelles i just a la vora de la carretera que comunica amb Corçà, s'ha localitzat una àrea on afloren nivells d'arenas amb intercalacions de lutites, en les quals s'observen en superfície osteoderms de quelonis i cocodrils, estelles d'os i fragments de dents de cocodrils. En aquesta zona s'han mostrejat tres punts anomenats Pantà Canelles-1, 2 i 3 (PC-1, PC-2 i PC-3).

Pel que fa al sector més oriental, situat al nord-est del poble de l'Ametlla del Montsec, s'han localitzat tres zones amb presència de restes de vertebrats en superfície. La primera d'aquestes àrees correspon a uns nivells d'argiles situats al nord de la masia de Casa Camperol, en que s'han mostrejat tres punts anomenats Font del Torricó-1, 3 i 4 (FT-1, FT-3 i FT-4).

La segona zona de mostreig es localitza a mig camí entre l'Ametlla del Montsec i l'edificació de Casa Retjo, i al sud dels punts de mostreig de Font del Torricó. En aquesta zona, s'hi han mostrejat tres punts anomenats Casa Retjo-1, 2 i 3 (CR-1, CR-2 i CR-3), que corresponen a un mateix nivell d'argiles groguenques.

Finalment, la tercera àrea mostrejada es localitza a l'est del jaciment de Casa Retjo i al nord de construcció anomenada Cabana del Llúcio. S'ha mostrejat un sol punt anomenat Cabana del Llúcio-1 (LLU-1), localitzat gràcies a l'observació d'una gran quantitat de restes de vertebrats en superfície provinents d'un nivell d'argiles situat a pocs metres del camí.

Subconca de Tremp

Les prospeccions dutes a terme a l'àrea de Tremp comprenen les rodalies de Pont de Montanyana, així com els voltants de les carreteres que uneixen aquesta localitat amb Tremp, Escarlà, Castissent i Alsamora. Una de les zones mostrejades es situa a les vores de la carretera que uneix Pont de Montanyana i Castissent, on es van localitzar quatre punts de mostreig anomenats Castissent-1, 3A, 3B i 3C (CAS-1, CAS-3A, CAS-3B i CAS-3C). En aquests punts afloraven argiles obscures que mostraven en superfície restes de vertebrats, majoritàriament osteoderms de quelonis, però també fragments de dents i d'ossos llargs de mamífers de mida gran.

Una segona zona de mostreig se situa a la carretera que costea el riu Noguera Ribagorçana al seu pas pel congost de Mont-rebei, unint el poble d'Alsamora amb Pont de Montanyana.

A la vora de la carretera s'hi observa una alternança de dipòsits detrítics (arenes, llims i argiles). En aquest punt es mostrejaren dos nivells: Congost de Mont-rebei-1A (CMR-1A), corresponent a unes argiles de color marró, i Congost de Mont-rebei-1B (CMR-1B), corresponent a unes arenas fines i poc cimentades de color gris, amb presència de restes vegetals, que afloren a sostre de les argiles de CMR-1A.

Conca de l'Ebre

Finalment, les prospeccions dutes a terme a la comarca del Priorat s'han realitzat envoltant la carretera TV-7021 entre les localitats de la Morera del Montsant i Cornudella del Montsant, les rodalies de la carretera C-242 a les proximitats del poble d'Ulldemolins i envoltant el poble d'Albarca.

En aquestes prospeccions s'han localitzat dues àrees de mostreig, totes dues corresponents a materials continentals de l'Eocè inferior del Complex d'Ulldemolins. D'una banda, s'ha prospectat la carretera TV-7021, on el Dr. Salvador Moyà-Solà i col·laboradors van descobrir a la dècada de 1990 el jaciment anomenat la Morera-2 (LM-2). A més a més de localitzar aquest jaciment, es van agafar mostres d'altres punts, anomenats la Morera-11, 12 inf, 12 sup, 13, 14 i 15 (LM-11, LM-12 inf, LM-12 sup, LM-13, LM-14 i LM-15). Tots aquests punts de mostreig corresponen a sediments margosos o argilosos de color obscur, a vegades amb restes vegetals.

La segona àrea de mostreig es localitza a la vora de la carretera C-242, a mig camí entre Ulldemolins i Albarca. En aquesta zona s'han localitzat dos punts de mostreig anomenats Ulldemolins-3 tou (ULL-3 tou) i Ulldemolins-7 (ULL-7). El primer punt (ULL-3 tou) es situa just per sota d'un paquet de calcàries amb presència d'escasses restes de vertebrats anomenat ULL-3, mostrejat per l'equip d'investigació de l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont en actuacions anteriors. El segon punt de mostreig (ULL-7) es situa a uns 150 m de la carretera, en una seqüència de margues grises i vermelles que afloren al sostre de les calcàries d'ULL-3.

Descripció dels jaciments estudiats

A continuació, es descriuen amb més detall els jaciments als quals s'han trobat restes fòssils atribuïbles al gènere *Agerinia* en quantitats suficients per permetre un estudi complet i una

determinació a nivell específic, restes que constitueixen el material analitzat en detall en aquesta tesi (apartats 3.1 al 3.5). Aquests jaciments inclouen dues localitats ja conegudes des del segle XX, que van proporcionar restes incloses a les col·leccions de l'ICP (les Saleres i Masia de l'Hereuet). La resta (Casa Retjo-1 i 3, Cabana del Llúcio-1, Font del Torricó-1 i 3) corresponen a nivells descoberts a les campanyes de camp desenvolupades en el context d'aquesta tesi (figura 3).



Figura 3. Mapa geogràfic de la vall d'Àger. Les estrelles vermelles indiquen la localització dels jaciments de Masia de l'Hereuet (MH), Font del Torricó-1 (FT-1), Font del Torricó-3 (FT-3), Cabana del Llúcio-1 (LLU-1), Casa Retjo-1 (CR-1) i Casa Retjo-3 (CR-3). Modificada de Femenias-Gual et al. (2020), apartat 3.5.

Les Saleres

El jaciment de les Saleres fou descobert per Crusafont-Pairó i Rosell-Sanuy (1966) a les proximitats del poble de l'Ametlla del Montsec (Municipi de Camarasa), tot i que la seva situació exacta és desconeguda. Crusafont-Pairó (1967) i Szalay (1971) van atribuir el jaciment al Cuisià. Posteriorment, Antunes et al. (1997) van concretar-ne l'edat assignant-lo a la unitat MP10 d'acord amb el llistat faunístic del jaciment, que comprèn diversos tàxons de mamífers com marsupials, perissodàctils, artiodàctils, carnívors i primats. No obstant, tal com s'explica amb més detall a l'apartat 3.1, aquest llistat faunístic presentava algunes inconsistències pel que fa a les determinacions de diferents espècies d'artiodàctils i carnívors. Per aquest motiu, s'ha considerat preferible no assignar-lo a cap unitat MP concreta fins que es realitzi una revisió detallada de tota la fauna, tot i que es pot afirmar

sens dubte que el jaciment correspon a l'Eocè inferior, que és l'edat assignada a tots els materials continentals de la formació Corçà (Barnolas et al., 2004; Poyatos-Moré, 2014). Com s'ha explicat anteriorment, les Saleres és el jaciment tipus de l'espècie *Agerinia roselli*. A l'apartat 3.1 es redescríu el material descrit originalment per Crusafont Pairó (1967) juntament amb altres restes inèdites que estaven dipositades a les col·leccions de l'ICP.

Masia de l'Hereuet

El jaciment de Masia de l'Hereuet va ser descobert a finals del segle XX pel Dr. J. Rosell (Departament de Estratigrafia, Universitat Autònoma de Barcelona) al sud de la carretera que connecta els pobles de Corçà i Agulló, uns 200 m al sud de la masia que li dona nom. La descoberta va ser comunicada al Dr. Salvador Moyà-Solà i col·laboradors, els quals van dur a terme diverses campanyes de prospecció de la zona i el mostreig del jaciment durant els anys 90.

La secció de Masia de l'Hereuet està composta per diverses unitats fluvials representades per bancs de gresos de 5 a 20 m de potència que alternen amb paquets de lutites de planes d'inundació, corresponents a la formació Corçà, que descansen sobre dipòsits deltaics pertanyents a la formació Ametlla (**figura 4**). Més concretament, el jaciment correspon a un nivell de gresos de gra fi i color vermellós.

Fins al descobriment dels jaciments de Casa Retjo i Cabana del Llúcio, descrits a continuació, el jaciment de vertebrats de Masia de l'Hereuet era considerat els més antic de la subconca d'Àger (Badiola et al., 2009; Marigó et al., 2012). No obstant, com s'explica als apartats 3.3, 3.4 i 3.5, s'ha observat que la posició estratigràfica de Casa Retjo i Cabana del Llúcio és més baixa que la de Masia de l'Hereuet (**figura 4**). En qualsevol cas, l'anàlisi de la fauna present al jaciment va permetre a Antunes et al. (1997) assignar-lo al nivell de referència MP10 (Grauvià). No obstant, segons Badiola et al. (2009), els rosegadors, artiodàctils i perissodàctils d'aquesta localitat indiquen una edat més antiga, pel que van assignar-la finalment al nivell de referència MP8-9 (Neustrià).

Les restes recuperades en aquest jaciment, inclouen diferents grups de vertebrats com perissodàctils, artiodàctils, rosegadors, insectívors, marsupials, escamosos i peixos (Checa, 1995; Antunes et al., 1997; Badiola et al., 2009; Bolet, 2017), tot i que la majoria d'aquests no han estat estudiats encara amb detall. A més a més, aquest jaciment va proporcionar les

Figura 4. Correlació entre les seccions de Masia de l'Hereuet i l'Ametlla del Montsec. La representació mostra la potència de les unitats principals de gres, els canvis laterals de les fàcies i la localització dels jaciments: Masia de l'Hereuet (**MH**), Font del Torricó-1 (**FT-1**), Font del Torricó-3 (**FT-3**), Cabana del Llàucio-1 (**LLU-1**), Casa Retjo-1 (**CR-1**) i Casa Retjo-3 (**CR-3**). Modificada de Femenias-Gual et al. (2020), apartat 3.5.

restes d'*Arcius ilerdensis* que és l'únic plesiadapiforme trobat a Espanya fins a dia d'avui (Marigó et al., 2012; López-Torres i Silcox, 2018). Les restes d'*Agerinia* d'aquesta localitat es descriuen en l'apartat 3.3.

Casa Retjo-1 i 3

Com s'ha explicat, els jaciments de Casa Retjo-1 i 3 es troben al nord-est de l'Ametlla del Montsec (municipi de Camarasa), a les proximitats del camí que porta a la casa de la que pren el nom. Ambdós jaciments es troben separats per uns 25 m, tot i que pertanyen al mateix nivell estratigràfic. Aquesta localitat pertany als nivells continentals més antics de la subconca d'Àger, tal com indica la correlació estratigràfica de les seccions estudiades a les zones de l'Ametlla del Montsec i la Masia de l'Hereuet (**figura 4**).

Litològicament, els punts anomenats CR-1 i CR-3 se situen a un nivell d'uns 3 m de potència de lutites groguenques amb restes de vertebrats observables en superfície. Com s'explica amb més detall al capítol 2, aquests jaciments han proporcionat restes d'artiodàctils, perissodàctils, rosegadors i insectívors, tot i que són relativament escassos i no s'han estudiat en detall. A més a més, s'hi han trobat diverses restes atribuïbles al gènere *Agerinia*, estudiades en els apartats 3.2, 3.4 i 3.5.

Cabana del Llúcio-1

El jaciment de Cabana del Llúcio-1 es localitza també al nord-est de l'Ametlla del Montsec (municipi de Camarasa), seguint el mateix camí que porta al jaciments de Casa Retjo però situat a uns 700 m al nord-est d'aquests, a les proximitats de la cabana que li dona nom. Aquesta localitat es troba estratigràficament uns 10 m per sobre de Casa Retjo (**figura 4**). El jaciment correspon a un nivell d'argiles grises-groguenques d'1.5 m de potència i escassa continuïtat lateral, que presenta una elevada concentració de restes de vertebrats en superfície. A aquest jaciment s'han trobat restes de mamífers com rosegadors, artiodàctils i insectívors que no han estat estudiats en detall, a banda de diverses restes d'*Agerinia* que es descriuen en l'apartat 3.5.

Font del Torricó-1 i 3

Finalment, els jaciments de Font del Torricó-1 i 3 es situen poc menys d'1 km al nord de l'Ametlla del Montsec, a uns 280 m al nord de la masia de Casa Camperol i a uns 550 m dels jaciments de Casa Retjo. Els dos es troben separats per uns 20 m, però Font del Torricó-3 es situa estratigràficament uns 4 m sobre Font del Torricó-1. D'aquesta manera, amb l'excepció de les Saleres (del qual es desconeix la localització exacta i per tant la posició estratigràfica), Font del Torricó-3 es pot considerar el jaciment amb presència de primats més recent de la subconca d'Àger, ja que es troba estratigràficament per sobre de Casa Rejo, Cabana del Llúcio i Masia de l'Hereuet (**figura 4**).

FT-1 correspon a un nivell d'1 m de potència d'argiles versicolors (marró, groc i gris) on s'han trobat escasses restes de quelonis, cocodrils, insectívors, artiodàctils i primats. A més, Bolet (2017) també hi va documentar fòssils d'iguànids, gliptosàurids i ànguids. Per altra banda, FT-3 correspon a un nivell d'1 m de potència d'argiles blavoses on s'hi han recuperat algunes dents d'artiodàctils i primats. Les restes de primats d'aquests dos nivells, assignades al gènere *Agerinia*, es descriuen a l'apartat 3.5.

1.8. Objectius i estructura de la tesi

1.8.1. Objectius

Aquesta tesi ha estat motivada per diferents raons. En primer lloc, l'escassetat d'informació relativa als primats de l'Eocè inferior d'Europa, i molt particularment als de la península Ibèrica, fa que l'estudi d'aquest grup tingui una especial rellevància. Per altra banda, la disponibilitat de material inèdit d'*Agerinia* dipositat a les col·leccions de l'ICP i la necessitat de revisar de manera exhaustiva el material ja publicat han estat factors clau alhora d'iniciar els estudis d'aquest gènere. I, finalment, l'existència de dipòsits continentals de l'Eocè inferior en distintes conques catalanes, amb un gran potencial per descobrir nous nivells fossilífers amb restes de primats, ha tingut un pes fonamental davant la necessitat d'ampliar el material per a la realització d'aquesta tesi.

Per tot això, els objectius específics d'aquesta tesi són els següents:

- I. Revisar les restes dentàries d'*Agerinia* del jaciment de les Saleres (subconca d'Àger, Lleida) [capítol 3; apartat 3.1]
- II. Estudiar les restes dentàries d'*Agerinia* del jaciment de Masia de l'Hereuet (subconca d'Àger, Lleida) [capítol 3; apartat 3.3]
- III. Revisar les determinacions taxonòmiques del material assignat prèviament al gènere *Agerinia* [capítol 4; apartat 4.1]
- IV. Prospeccionar i mostrejar els dipòsits de l'Eocè inferior de la subconca d'Àger (Lleida) [capítol 2; apartat 2.1.2]
- V. Prospeccionar i mostrejar els dipòsits de l'Eocè inferior de la subconca de Tremp (Lleida) [capítol 2; apartat 2.1.2]
- VI. Prospeccionar i mostrejar els dipòsits de l'Eocè inferior de la conca de l'Ebre a la comarca del Priorat (Tarragona) [capítol 2; apartat 2.1.2]
- VII. Estudiar les restes de primats recuperades en les intervencions dutes a terme [capítol 3; apartat 3.2, 3.4 i 3.5]

1.8.2. Estructura de la tesi

Aquesta tesi es presenta com un compendi de publicacions, les quals constitueixen la part principal de la memòria. Abans d'aquestes publicacions, el capítol 1 presenta el marc introductor de la tesi doctoral. En segon lloc, en el capítol 2 s'introdueixen els materials i mètodes utilitzats en les distintes publicacions incloses en la tesi. Acte seguit, en el capítol 3 es presenten els cinc treballs elaborats a partir de l'estudi de les restes d'*Agerinia* provinents de diferents localitats de l'Eocè inferior de la península Ibèrica, els quals han estat publicats a revistes científiques internacionals incloses en el Science Citation Index (SCI). Aquests articles són:

Femenias-Gual, J., Minwer-Barakat, R., Marigó, J., Moyà-Solà, S., 2016. New dental material and redescription of *Agerinia roselli* (Primates, Adapiformes) from Les Saleres (early Eocene, NE Iberian Peninsula). *Palaeontologia Electronica*, 19.2.17A:1-17. [capítol 3; apartat 3.1]

Femenias-Gual, J., Minwer-Barakat, R., Marigó, J., Moyà-Solà, S., 2016. *Agerinia smithorum* sp. nov., a new early Eocene primate from the Iberian Peninsula. *American Journal of Physical Anthropology*, 161:116-124. [capítol 3; apartat 3.2]

Femenias-Gual, J., Minwer-Barakat, R., Marigó, J., Poyatos Moré, M., Moyà-Solà, S., 2017. *Agerinia marandati* sp. nov., a new early Eocene primate from the Iberian Peninsula, sheds new light on the evolution of the genus *Agerinia*. *PeerJ*, 5:e3239. [capítol 3; apartat 3.3]

Femenias-Gual, J., Marigó, J., Minwer-Barakat, R., Moyà-Solà, S., 2017. New dental and postcranial material of *Agerinia smithorum* (Primates, Adapiformes) from the type locality Casa Retjo-1 (early Eocene, Iberian Peninsula). *Journal of Human Evolution*, 113:127-136. [capítol 3; apartat 3.4]

Femenias-Gual, J., Minwer-Barakat, R., Marigó, J., Moyà-Solà, S., 2020. New lower Eocene fossil sites with primate remains from the Iberian Peninsula. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 40(1), e1766478. [capítol 3; apartat 3.5]

Seguidament, en el capítol 4 es discuteixen els resultats generals obtinguts a partir del conjunt de publicacions. Al capítol 5 s'exposen les conclusions finals de la tesi. El capítol 6 correspon als agraïments i el capítol 7 inclou les referències citades als capítols 1, 2 i 4, ja que cada un dels apartats del capítol 3 conté la seva pròpia secció de referències. Finalment, els annexos I i II contenen informació suplementària dels articles corresponents als apartats 3.3 i 3.4, respectivament.

2.

MATERIAL I MÈTODES





2.1. Material

2.1.1. Material de les col·leccions clàssiques de l'ICP

Tal i com ja s'ha esmentat en apartats anteriors, part del material estudiat va ser recuperat en diferents intervencions paleontològiques realitzades a la segona meitat del segle XX i actualment es troba dipositat en les col·leccions de l'ICP.

Per una banda, s'ha estudiat el material del jaciment de les Saleres, que correspon a un total de dotze peces dentàries inferiors de l'espècie *Agerinia roselli*, recol·lectades entre els anys 50 i 60 pel Dr. Miquel Crusafont Pairó. Tot i que la majoria d'aquestes peces van ser breument descrites per aquest mateix autor (Crusafont-Pairó, 1967) i posteriorment estudiades de forma més detallada per Szalay (1971), alguns trets importants van passar desapercebuts i alguns espècimens van restar sense estudiar. Per aquest motiu, en l'apartat 3.1 s'ha realitzat una revisió i descripció detallada d'*Agerinia roselli* de les Saleres, que inclou tot el material dentari conegut (**taula 1**). Cal mencionar també que el material de les Saleres comprèn diverses restes de l'esquelet postcranial assignades a *A. roselli* (un calcani, un astràgal i un navicular), que no s'han inclòs en aquesta tesi ja que es troben en una fase preliminar d'estudi.

Nº de catàleg	Element
IPS-2543	Fragment de mandíbula amb P ₃ -P ₄
IPS-82793	M ₁
IPS-82816	M ₁
IPS-2542	Fragment de mandíbula amb M ₂
IPS-82794	Fragment de mandíbula amb M ₂
IPS-1981	Fragment de mandíbula amb M ₂ -M ₃
IPS-2541	Fragment de mandíbula amb M ₂ -M ₃
IPS-82790	Fragment de mandíbula amb M ₃
IPS-82795	Fragment de mandíbula amb M ₃

Taula 1. Espècimens estudiats d'*Agerinia roselli* de les Saleres.

Per altra banda, s'ha estudiat el material dentari recuperat a finals del segle passat al jaciment de Masia de l'Hereuet, que ha permès la descripció d'una nova espècie anomenada *Agerinia marandati* (apartat 3.3). El conjunt inclou un fragment de mandíbula amb la sèrie P₂-P₄ i 15 peces dentàries aïllades, totes elles també dipositades a l'ICP (**taula 2**).

Nº de catàleg	Element
IPS-82796	dP ₄
IPS-82797	dP ₄
IPS-82807	Fragment de mandíbula amb P ₂ -P ₄
IPS-82806	P ₄
IPS-82800	M ₁
IPS-82801	M ₁
IPS-82802	M ₁ incompleta
IPS-82805	M ₂
IPS-82798	M ₂ incompleta
IPS-82803	M ₃
IPS-82804	M ₃
IPS-82814	dP ⁴
IPS-82808	M ¹
IPS-82809	M ¹
IPS-82815	M ²
IPS-82799	M ³

Taula 2. Espècimens estudiats d'*Agerinia marandati* de Masia de l'Hereuet.

2.1.2. Material procedent de les intervencions realitzades en el marc de la tesi

Les intervencions paleontològiques dutes a terme amb l'objectiu de localitzar tant alguns jaciments clàssics com noves localitats amb presència de primats han donat el seu fruit. Dels 25 nivells mostrejats quasi la meitat han donat resultats positius, amb presència de restes de mamífers, i sis d'aquests han proporcionat restes de primats (**taula 3**).

Als punts mostrejats a l'àrea del Pantà de Canelles (PC-1, PC-2 i PC-3), tot i l'observació de restes de vertebrats en superfície, els resultats han estat negatius (és a dir, no s'han obtingut elements identificables després del processat de les mostres agafades).

A dues de les mostres agafades a la secció de la Font del Torricó (FT-1 i FT-3) s'han trobat restes de vertebrats (artiodàctils en totes dues, i quelonis, cocodrils i insectívors a FT-1). A més a més, en ambdues s'hi han localitzat restes d'*Agerinia*.

De les mostres agafades a la zona de Casa Retjo, el nivell CR-1 ha proporcionat dents aïllades d'artiodàctils, rosegadors, insectívors i una mandíbula i varies dents aïllades d'*Agerinia* que han permès la descripció d'una nova espècie (*A. smithorum*). Pel que fa a CR-2, tan sols ha proporcionat escasses restes d'un artiodàctil indeterminat. No obstant, a CR-3 s'hi han trobat dents aïllades de perissodàctil i insectívor, i una dent d'*Agerinia*.

Conca/ subconca	Nivell mostrejat	Campanya	Volum de mostra (en kg de sediment)	Nº de restes identificables	Llistat faunístic
Àger	FT-1	2014	840	33	<i>Agerinia</i> sp. Artiodactyla indet. Eulipotyphla indet. Mammalia indet. Crocodilia indet. Testudines indet.
	FT-3	2014	200	2	<i>Agerinia</i> sp. Artiodactyla indet.
	FT-4	2014	200	0	-
	CR-1	2014 i 2015	3240	58	<i>A. smithorum</i> Artiodactyla indet. Eulipotyphla indet. Rodentia indet. Mammalia indet.
	CR-2	2014	200	1	Artiodactyla indet.
	CR-3	2015	120	10	<i>A. smithorum</i> Eulipotyphla indet Perissodactyla indet.
	PC-1	2014	120	0	-
	PC-2	2014	80	0	-
	PC-3	2014	40	0	-
	LLU-1	2014 i 2015	1300	23	<i>A. smithorum</i> Artiodactyla indet. Eulipotyphla indet. Rodentia indet. Mammalia indet. Testudines indet.
Tremp	CAS-1	2015	100	3	Perissodactyla indet.
	CAS-3A	2015	200	2	Mammalia indet. Testudines indet.
	CAS-3B	2015	200	4	Mammalia indet.
	CAS-3C	2015	200	2	Artiodactyla indet.
	CMR-1A	2015	100	0	-
	CMR-1B	2015	100	0	-
	ULL-3 tou	2016	140	0	-
ULL-7	2016	100	0	-	
Ebre	LM-2	2016	300	36	<i>Agerinia</i> sp. Artiodactyla indet. Eulipotyphla indet. Rodentia indet. Mammalia indet. Squamata indet.
	LM-11	2016	100	0	-
	LM-12 INF	2016	120	0	-
	LM-12 SUP	2016	100	0	-
	LM-13	2016	100	0	-
	LM-14	2016	100	0	-
	LM-15	2016	100	0	-

Taula 3. Material recuperat a les intervencions paleontològiques dutes a terme al llarg d'aquesta tesi. Abreviatures corresponents als noms de les localitats mostrejades: **FT**, Font del Torricó; **CR**, Casa Retjo; **PC**, Pantà de Canelles; **LLU**, Cabana del Llúcio; **CAS**, Castissent; **CMR**, Congost de Mont-rebei; **ULL**, Ulldemolins; **LM**, la Morera.

El punt de mostreig anomenat Cabana del Llúcio-1 (LLU-1) ha proporcionat osteoderms de quelonis, dents aïllades d'artiodàctils, rosegadors, insectívors i varies restes d'*Agerinia*.

A l'àrea de Tremp, els punts de mostreig anomenats Castissent-1, 3A, 3B i 3C (CAS-1, 3A, 3B i 3C), malgrat l'observació de fragments de dents i ossos de vertebrats de mida gran que es van localitzar en superfície, no han proporcionat restes identificables de micromamífers. Els resultats dels mostrejors a la zona del Congost de Mont-rebei (CMR-1A i 1B) també han estat negatius.

A la conca de l'Ebre, els punts mostrejats a la secció de la Morera no han proporcionat restes identificables de vertebrats, amb l'excepció de la Morera-2 (LM-2), on s'han trobat restes d'artiodàctils, insectívors, rosegadors i escamosos. A més a més, s'han recuperat unes poques restes atribuïbles a *Agerinia*; malauradament, el seu estat de preservació no permet un estudi en profunditat. Les condicions d'aflorament d'aquest jaciment no han permès agafar una mostra més gran, degut a l'elevat risc de despreniment. Per tot això, a LM-2 no es disposa d'una mostra d'*Agerinia* suficientment gran per fer un estudi detallat i una determinació a nivell específic. Finalment, els resultats dels mostrejors realitzats a Ulldemolins-3 tou i 7 també han estat negatius.

Les restes de primats trobades als jaciments de CR-1 i 3, LLU-1 i FT-1 i 3, totes atribuïbles al gènere *Agerinia*, han esdevingut una part fonamental d'aquesta tesi (**taula 4**). Cal mencionar que el material procedent de CR-1 va ser recuperat a partir de dues intervencions. En una primera prospecció a l'any 2014 es va descobrir una mandíbula amb la sèrie P₃-M₃, l'estudi de la qual va donar lloc a la descripció de la nova espècie *Agerinia smithorum* (apartat 3.2). L'any següent, es va agafar i processar una mostra més gran en aquest punt, que va proporcionar 13 peces dentàries aïllades i un calcani fragmentat d'aquesta mateixa espècie, donant lloc a una segona publicació (apartat 3.4). Finalment, l'estudi d'una P₃ recuperada a CR-3, juntament amb una dP₄ provinent de FT-1, un trigònid d'una M₁₋₂ de FT-3, i 10 peces dentàries i un fragment de calcani procedents del jaciment de LLU-1 van resultar amb una altra publicació (apartat 3.5).

Taxó	Jaciment	Nº de catàleg	Element
		IPS-84291	Mandíbula amb P ₃ - M ₃
		IPS-97981	P ₂
		IPS-97982	P ₂
		IPS-97983	P ₃
		IPS-97984	P ₄
		IPS-97985	P ₄
		IPS-97986	Fragment d'M ₁
<i>A. smithorum</i>	Casa Retjo-1	IPS-97987	M ₁
		IPS-97988	M ₁
		IPS-97989	Fragment de mandíbula amb M ₂
		IPS-97990	P ²
		IPS-97991	P ³
		IPS-97992	P ⁴
		IPS-97993	M ²
		IPS-84290	Fragment de calcani
<i>A. smithorum</i>	Casa Retjo-3	IPS-104803	P ₃
		IPS-104806	P ₃
		IPS-104807	P ₄
		IPS-104808	M ₁
		IPS-104809	M ₃
		IPS-104810	M ₃
<i>A. smithorum</i>	Cabana del Llúcio-1	IPS-104814	I ¹
		IPS-116353	I ²
		IPS-104811	P ¹
		IPS-104812	M ¹
		IPS-104813	M ²
		IPS-105396	Fragment de calcani
<i>Agerinia</i> sp.	Font del Torricó-1	IPS-104804	dP ₄
<i>Agerinia</i> sp.	Font del Torricó-3	IPS-104805	M ₂₋₃

Taula 4. Elements del gènere *Agerinia* recuperats en les intervencions realitzades en el marc d'aquesta tesi.

2.1.3. Material de comparació

El material dentari estudiat a aquesta tesi s'ha comparat amb el d'altres espècies fòssils de primats d'Euràsia, d'una edat i característiques morfològiques semblants. A més de la comparació entre el material de les espècies *Agerinia roselli*, *A. marandati*, *A. smithorum* i *A.* sp. de Font del Torricó-1 i 3 descrites en aquesta tesi i dipositades a l'ICP, també s'ha comparat directament amb les restes d'*Agerinia* cf. *roselli* d'Azillanet (França) pertanyents a les col·leccions de la Universitat de Montpellier, *Agerinia* sp. de Condé-en-Brie (França), *Donrussellia gallica*, *Pronycticebus gaudryi* i *Protoadapis curvicauspiciens* dipositades al Muséum National d'Histoire Naturelle de París (França).

Per altra banda, també s'ha comparat amb rèpliques d'alta qualitat d'*Asiadapis cambayensis*, *Cantius eppsi*, *Donrussellia magna*, *D. provincialis*, *Europolemur klatti*, *Marcgodinotius indicus*, *Periconodon huerzeleri* i *Protadapis ignoratus*, dipositades en el Muséum National d'Histoire Naturelle i de *Periconodon helveticus* dipositades a l'ICP.

Finalment, també s'han realitzat comparacions amb *Agerinia* sp. de Casa Ramón (Espanya), cf. *Agerinia* de Rians (França), *Cantius savagei*, *Darwinius masillae*, *Donrussellia lusitanica*, *D. russelli*, *D. louisi*, *Europolemur koenigswaldi*, *E. dunajfi*, *E. kelleri*, *Godinotia neglecta*, *Periconodon helleri*, *P. jaegeri*, *P. lemoinei*, *Periconodon* sp. de Eckfeld Maar (Alemanya), *Protoadapis angustidens*, *P. brachyrhynchus*, *P. Weigelti* i *P. muechelnensis* mitjançant les dades publicades.

Pel que fa als calcanis descrits als apartats 3.4 i 3.5 d'aquesta tesi, s'han comparat amb imatges dels espècimens d'altres Adapiformes, com *Cantius trigonodus*, *Notharctus* sp., *Smilodectes gracilis*, *Asiadapis cambayensis*, *Marcgodinotius indicus* i *Anchomomys frontanyensis*. Tots els arxius utilitzats s'han davallat de de www.MorhpoSource.org, Duke University.

2.2. Mètodes

2.2.1. Tècniques de treball de camp

Les tècniques de camp engloben totes aquelles activitats que tenen com a objectiu la localització i mostreig de punts concrets que siguin susceptibles de contenir restes fòssils. Aquestes tècniques es poden diferenciar segons estiguin encaminades a la recerca de jaciments fossilífers (prospecció; **figura 5, A i B**) o a la recollida de mostres per tal de recuperar els fòssils de jaciments prèviament coneguts (mostreig; **figura 5, C-F**).

En qualsevol cas, abans d'iniciar un treball de camp és imprescindible dur a terme una exhaustiva recerca bibliogràfica per tal de localitzar les zones susceptibles de contenir restes fòssils. En el cas concret d'aquesta tesi, la cerca s'ha basat en l'anàlisi de les publicacions en que s'ha documentat la presència de restes de primats i altres vertebrats terrestres de l'Eocè inferior del nord-est de la península Ibèrica, així com d'aquelles àrees en que millor afloren els materials continentals d'aquesta edat susceptibles de contenir-les. Un cop localitzades aquestes regions, i per tal de precisar les zones a prospectar, s'han utilitzat mapes topogràfics i geològics com ara els visors web de cartografia geològica i ortofotomapes [vissir3](http://www.icc.cat/vissir3/) (<http://www.icc.cat/vissir3/>) de l'Institut Cartogràfic i Geològic de Catalunya (ICGC) i Google Earth. També s'han utilitzat mapes topogràfics 1:25000, del Centro

Nacional de Información Geográfica (CNIG) i mapes geològics 1:50000 i 1:25000 de l'Institut Geològic de Catalunya (IGC) i de l'Institut Cartogràfic de Catalunya (ICC). Una vegada concretades les zones que es pretenien prospectar o mostrejar s'han demanat els permisos pertinents al Departament de Cultura de la Generalitat de Catalunya, així com als propietaris dels terrenys particulars, en el cas de mostrejos intensius.

Un cop delimitades les zones de prospecció al camp, es seleccionen com a punts de mostreig nivells de roques sedimentàries de gra fi (argiles o margues), que es disposen en medis de baixa energia i que són susceptibles de contenir restes de vertebrats de mida petita. En aquesta tesi, s'han mostrat preferentment nivells d'argiles de colors obscurs, que indiquen un elevat contingut en matèria orgànica, així com aquells en els quals s'observen restes de vertebrats *in situ* o en superfície a escassa distància del nivell de procedència. Aquestes roques poden disgregar-se en aigua, fet que fa possible l'aplicació de les tècniques de rentat-tamisat per a l'extracció dels fòssils que puguin contenir.

Per a cada punt de mostreig, s'anota tota la informació disponible per a la seva localització exacta en el cas que els resultats siguin favorables i es vulgui dur a terme una segona intervenció. Aquesta informació inclou la situació geogràfica sobre un mapa, les coordenades UTM (preses amb un aparell GPS Garmin Dakota 20), la posició estratigràfica i les característiques sedimentològiques del nivell mostrat (color, textura, mida de gra, etc.). També es documenta fotogràficament la zona de mostreig per tal de que sigui senzill localitzar el punt exacte d'on s'ha agafat la mostra. Finalment, es pren nota de la quantitat de mostra obtinguda (número de sacs, d'aproximadament 20 kg de sediment cadascun).

El volum de mostra que es pren de cada punt depèn de diferents variables com la presència de restes de vertebrats en superfície, l'abundància d'aquestes, les característiques del sediment, la potència de l'estrat, la facilitat d'extracció o la distància de transport fins al vehicle, entre d'altres. No obstant, generalment es solen agafar entre 3 i 5 sacs (60-100 kg) per una mostra de prova (**figura 5, C i D**) i una quantitat major (que pot arribar a diverses tones) per un punt que conté restes de vertebrats en superfície, *in situ*, o on es té constància de la presència de fòssils com resultat d'un mostreig previ (**figura 5, E i F**).

Abans d'agafar la mostra de sediment, es recullen les restes de vertebrats en superfície, en el cas de que hi siguin presents, i s'emmagatzemen per separat, ja que podrien haver estat

arrossegades d'un nivell diferent al qual es prenen les mostres. Posteriorment, es neteja la part superficial del punt seleccionat per tal d'evitar la contaminació amb material procedent d'altres nivells. Un cop arribat al sediment *in situ*, es procedeix a emplenar els sacs prèviament siglats, amb l'ajuda de pics, aixades i pales (**figura 5, C-F**).

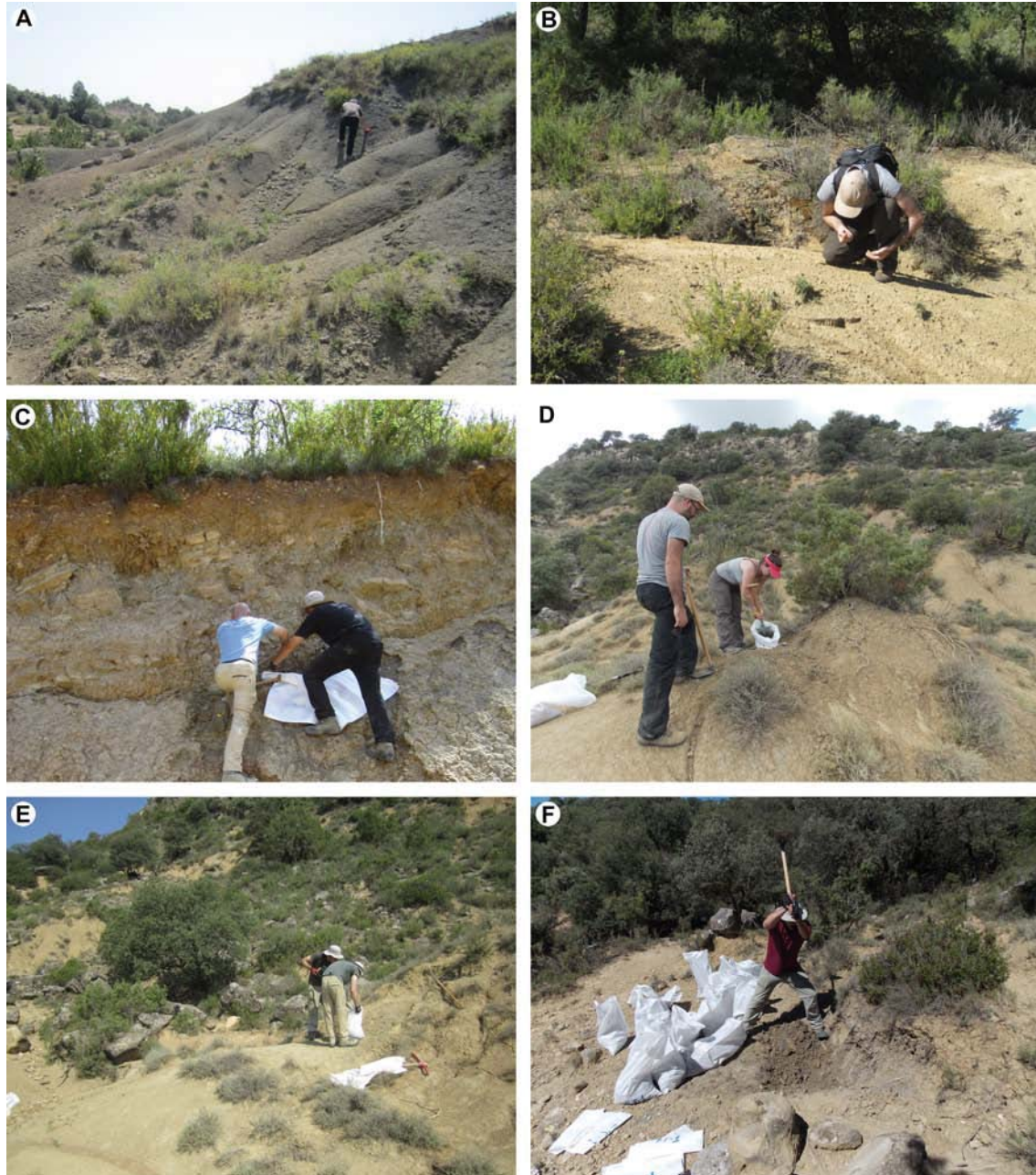


Figura 5. Fotografies de les tècniques de camp utilitzades. **A**, prospecció dels afloraments situats als voltants de la carretera que va de Tremp a Pont de Muntanyana; **B**, prospecció dels afloraments de l'àrea del pantà de Canelles; **C**, mostreig de prova del punt anomenat Congost de Mont-rebei-1A; **D**, mostreig de prova de la localitat de Casa Retjo-2; **E**, mostreig intensiu del jaciment de Casa Retjo-1; **F**, mostreig intensiu del jaciment de Font del Torricó-1.

2.2.2. Tècniques de laboratori

Les tècniques de laboratori són aquelles utilitzades amb l'objectiu de reduir el volum de les mostres agafades al camp, i dividir-les en fraccions de diferent mida de gra per tal de facilitar l'extracció dels fòssils durant el triatge.

En primer lloc, les mostres s'estenen sobre una lona i es deixen assecar al sol. Un cop la mostra està ben eixuta, es posa en cubetes i es submergeix en aigua a raó d'un quart de sediment per tres quarts d'aigua, permetent així la disgregació de la mostra (**figura 6, A**). Un cop passades entre 6 i 12 hores, la mostra sol haver-se disgregat i es pot procedir al seu rentat.

El procés de rentat consisteix en passar la mostra disgregada, amb ajuda d'aigua a baixa pressió procedent de mànegues, a través de 4 tamisos amb ulls de malla decreixents (2 cm, 2 mm, 1 mm i 0.5 mm), per tal d'eliminar la fracció d'una grandària de partícula inferior a 0.5 mm, que no conté restes identificables de vertebrats (**figura 6, B**). Conseqüentment, les restes fòssils es concentren en cada un d'aquests tamisos en funció de la seva grandària. Un cop s'han obtingut els concentrats, aquests s'assequen altra vegada en lones o tamisos d'assecat (**figura 6, C**).

Amb l'objectiu de facilitar l'extracció de les restes fòssils, cal fraccionar els concentrats, tamisant-los una altra vegada un cop assecats. En aquest cas s'utilitzen deu tamisos circulars amb ulls de malla decreixents de 7.1 mm, 5 mm, 3.15 mm, 2 mm, 1.6 mm, 1.25 mm, 1 mm, 0.85 mm, 0.71 mm i 0.5 mm (**figura 6, D**). Un cop fraccionats, els concentrats ja estan llestos per ser triats (**figura 6, E**).

El procés de triatge consisteix en separar les restes fòssils de la fracció mineral que constitueix la major part del concentrat. Per a les fraccions més grans (7.1 mm, 5 mm i 3.15 mm) el triatge es realitza a simple vista, estenent el concentrat sobre un paper blanc i extraient els fòssils amb ajuda d'unes pinces. Per a les fraccions més petites (d'entre 2 i 0.5 mm), l'extracció dels fòssils es realitza sota una lupa binocular (Leica MZ6) i amb l'ajuda d'una llum freda (Leica KL1500 LCD) i unes pinces (**figura 6, F**). Durant aquest procés, a part de les restes de vertebrats, també s'extreuen tots els altres fòssils que la mostra pugui contenir, com per exemple gasteròpodes o oogonies de caròfits.



Figura 6. Fotografies de les tècniques de laboratori utilitzades. **A**, submersió del sediment en aigua; **B**, procés de rentat del sediment en una taula de quatre tamisos amb ulls de malla decreixents; **C**, concentrats de diferent mida en tamisos d'assecat i safates metàl·liques; **D**, tamisos circulars per al fraccionament dels concentrats; **E**, concentrats un cop fraccionats i emmagatzemats pel seu triatge; **F**, procés de triatge de les restes fòssils amb l'ajuda d'una lupa binocular i una llum freda.

2.2.3. Tècniques de despatx

Les tècniques de despatx inclouen totes aquelles destinades a l'estudi del material fòssil una vegada que s'ha finalitzat el procés de triatge. Aquestes tècniques poden variar molt en funció dels fòssils obtinguts i de la informació que ens poden aportar segons el seu estat de preservació, les seves característiques anatòmiques intrínseques o el tipus d'estudi que es

vulgui desenvolupar. Tot seguit, es fa un recull de totes aquelles tècniques utilitzades en aquesta tesi.

Classificació i organització

Una vegada les restes de vertebrats es troben separades de la fracció mineral, es procedeix a realitzar una determinació anatòmica, identificant la peça dentària o l'element del l'esquelet postcranial al que corresponen. Posteriorment, es procedeix a incorporar tot el material determinable en la base de dades del llibre de registre del museu de l'ICP, on a cada espècimen se l'hi assigna un número de catàleg precedit de les sigles "IPS" (antigues sigles de l'ICP), indicant el taxó al que pertany i el seu jaciment de procedència. Aquesta informació també s'incorpora físicament en una etiqueta dipositada juntament a cada resta fòssil. Cada una de les peces dentàries determinables s'enganxa individualment, amb l'ajuda d'unes pinces i BluTack®, sobre un suport plàstic, prèviament siglat amb el número de registre pertinent. Les restes postcranials es posen en una capsula de metacrilat embegudes en escuma sintètica amb la seva etiqueta corresponent.

Neteja i consolidació

Abans d'iniciar l'estudi del material, aquest es neteja de les restes de sediment o concrecions que pugui tenir amb un pinzell amb aigua i una agulla entomològica, per tal de poder veure clarament les seves característiques morfològiques. En els casos en què les restes recuperades es trobin fragmentades, es procedeix a consolidar-les amb una dissolució de Paraloid® B-72 en acetona al 5%.

Presa de mesures

Les mesures del material dentari s'han realitzat utilitzant una lupa Nikon Measuroscope 10 connectada a un monitor Nikon SC112. Les molars i premolars s'han mesurat totes en vista oclusal, seguint els criteris proposats per Marigó et al. (2010), com mostra la **figura 7**. Per mesurar l'alçada de les premolars s'ha agafat la distància entre l'àpex i la base de la corona en vista lingual, com s'indica en l'apartat 3.1. En el cas de les incisives, la longitud presa correspon a la distància màxima en sentit anteroposterior, l'amplada correspon a la distància màxima bucolingual, mentre que l'alçada és la distància entre l'àpex i la base de la corona, tal i com s'explica en l'apartat 3.5.

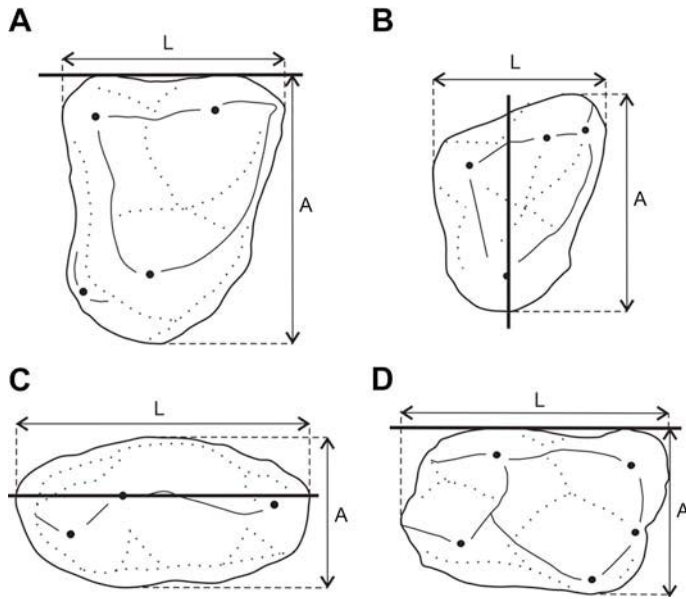


Figura 7. Criteris de mesura utilitzats per les premolars i primeres i segones molars superiors (A), tercers molars superiors (B), premolars inferiors (C) i molars inferiors (D). Modificada de Marigó et al. (2010).

Per altra banda, les mesures dels calcanis s'han realitzat utilitzant una lupa binocular Electro DH, model 60.205, d'una resolució de 0.01mm, seguint la metodologia de Gladman et al. (2013) i Marigó et al. (2016), tal i com mostra la **figura 8**.

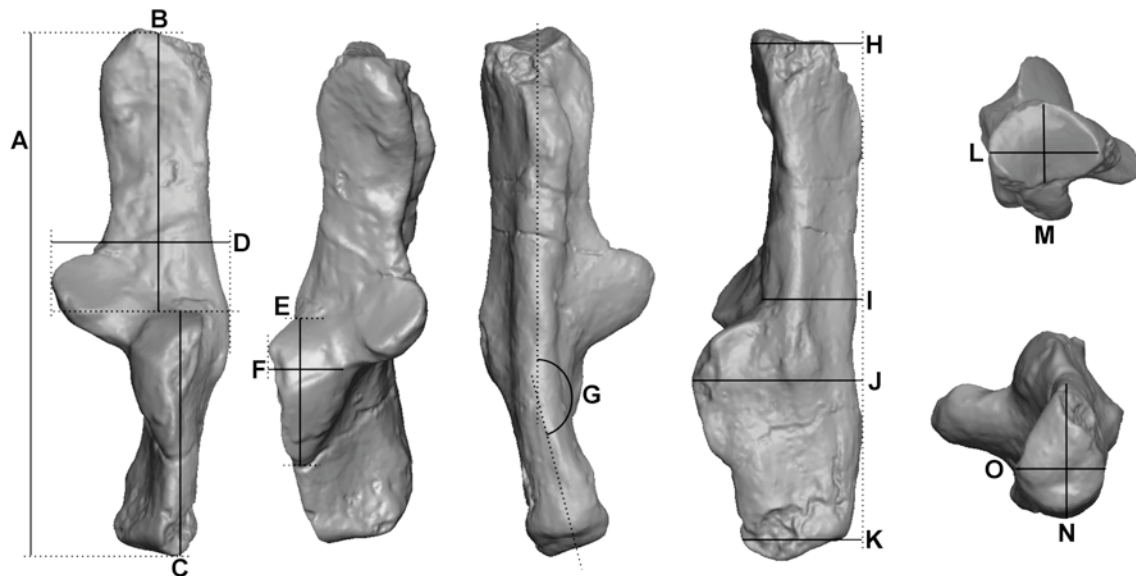


Figura 8. Criteris de mesura utilitzats per als calcanis. **A**, longitud total del calcani; **B**, longitud distal del calcani; **C**, longitud proximal del calcani; **D**, amplada del calcani; **E**, longitud de la faceta ectal; **F**, amplada de la faceta ectal; **G**, angle proximal (inclinació de la part proximal del calcani); **H**, altura distal del calcani; **I**, altura intermèdia del calcani (altura entre les facetes ectal i sustentacular); **J**, altura a l'alçada de la faceta ectal; **K**, altura proximal del calcani; **L**, longitud de la faceta cuboidal; **M**, altura de la faceta cuboidal; **N**, altura de la faceta proximal; **O**, amplada de la faceta proximal. Modificada de Marigó et al. (2016).

Presa d'imatges

Totes les imatges del material dentari incloses en cada un dels apartats del capítol 3, a més del fragment de calcani l'apartat 3.5, s'han obtingut amb l'ajuda del microscopi electrònic de rastreig ambiental (ESEM) Quanta 200 del Servei de Microscopia Electrònica de la Universitat de Barcelona (UB).

Les radiografies incloses en l'apartat 3.1 s'han realitzat al Centre de Restauració de Béns Mobles de la Generalitat de Catalunya a Valldoreix (Barcelona), utilitzant un equip Yxlon de potencial constant, amb un tub Comet de 320KV de potència, a diferents voltatges (50, 55, 60, 65, 70, 75 i 80 kV).

Per altra banda, l'escanejat 3D de la superfície del calcani inclòs a l'apartat 3.4 s'ha realitzat amb un escàner de superfície 3D Breuckmann amb una resolució de càmera de cinc megapíxels, a la Plateforme de Morphométrie del Muséum National d'Histoire Naturelle de París (UMS 2700, CNRS).

Descripció

Per a la descripció del material dentari s'ha seguit la nomenclatura proposada per Szalay i Delson (1979) i Minwer-Barakat et al. (2015b), tal i com mostra la **figura 9**. Les diferents dents s'han designat amb les lletres I (incisiva), C (canina), dP (premolar decidua), P (premolar) i M (molar). La posició de cada dent s'indica amb el número de l'1 al 4 en subíndex si és una dent inferior, o en superíndex si és una dent superior, amb l'excepció de l'apartat 3.5, al qual les dents inferiors s'identifiquen amb lletres minúscules i els superiors amb majúscules, seguint la normativa de la revista en la qual s'ha publicat l'article corresponent. Per altra banda, en la descripció dels calcanis s'ha seguit la nomenclatura de Marigó et al. (2016), que es pot observar en la **figura 10**.

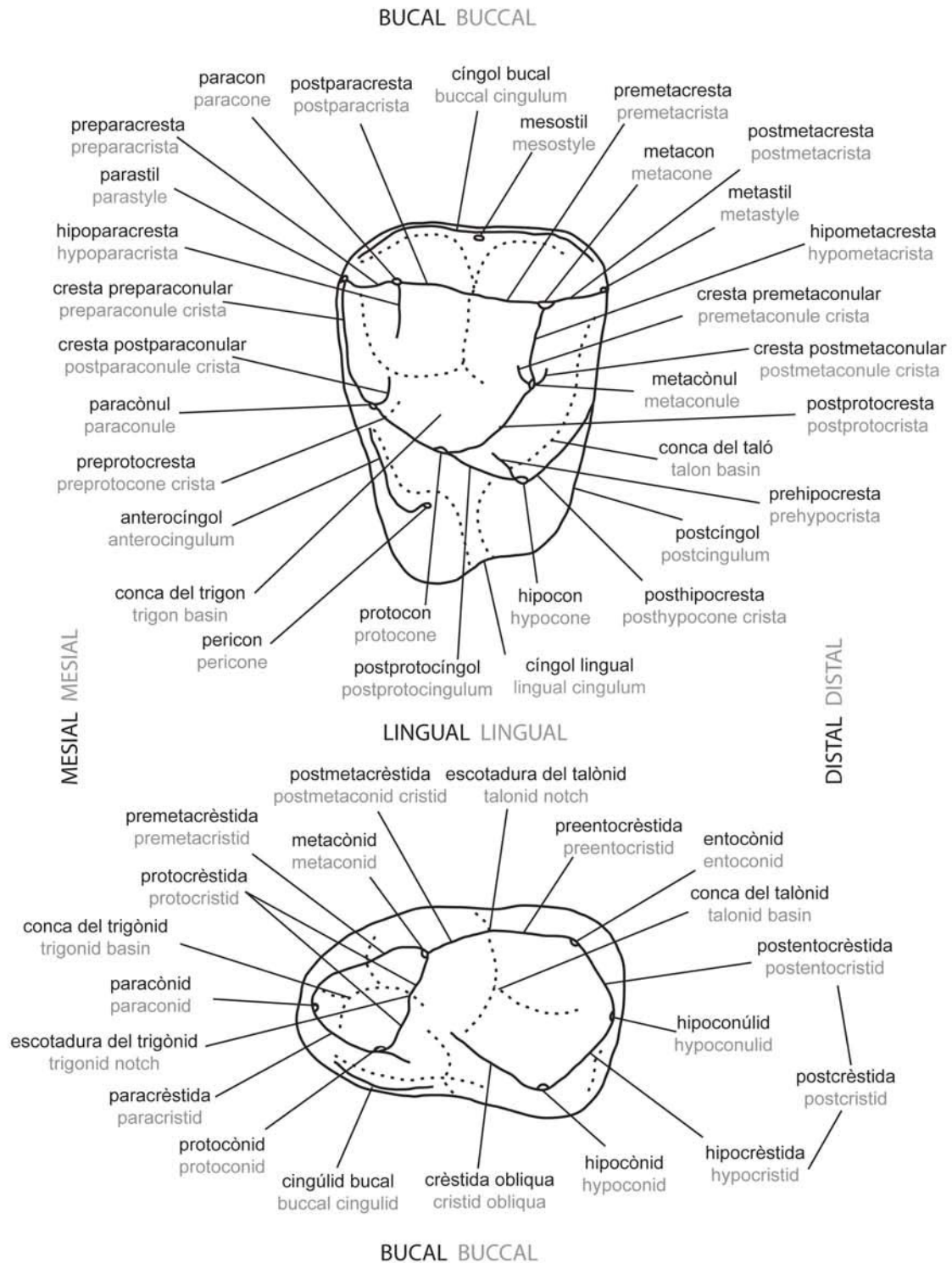


Figura 9. Nomenclatura dentària usada per a la descripció de les molars superiors (a dalt) i inferiors (a baix). Modificada de Minwer-Barakat et al. (2015b).

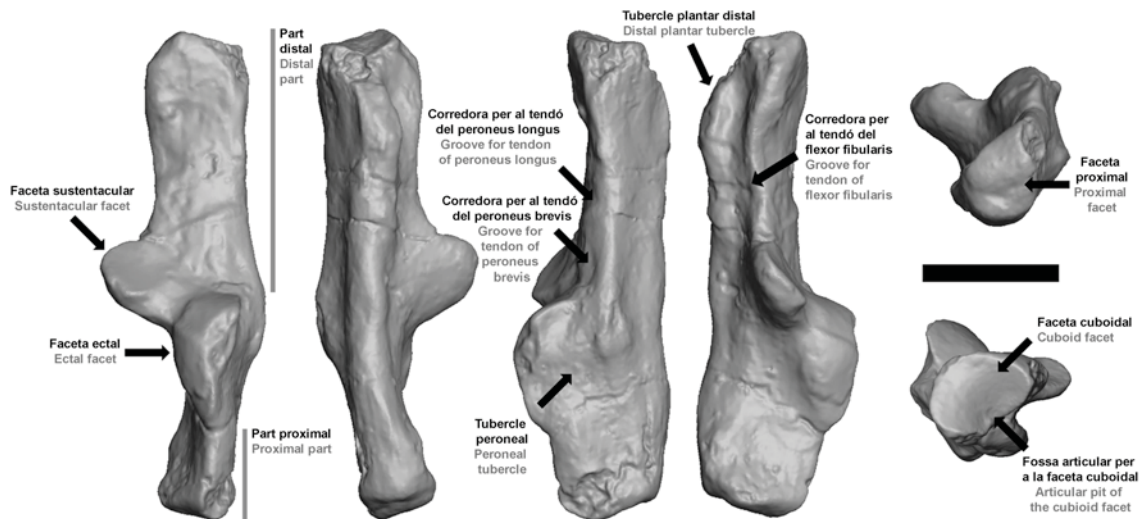


Figura 10. Nomenclatura usada per a la descripció del calcani. La barra d'escala correspon a 3 mm. Modificada de Marigó et al. (2016).

Descripció de nous tàxons

En els apartats 3.2 i 3.3 es descriuen dues noves espècies d'*Agerinia*. Aquests dos nous tàxons, d'acord amb els requeriments per a publicacions online de la International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN), han estat inclosos en el sistema de registre online de l'ICZN, ZooBank (<http://zoobank.org>). En aquest sistema s'ha registrat per una banda el treball en què es descriu la nova espècie, i per l'altra el nom de la nova espècie descrita, obtenint així els seus corresponents LSIDs (Life Science Identifiers) que han estat integrats en els respectius apartats.

Estimació de la massa corporal

L'estimació de la massa corporal de les espècies descrites en els apartats 3.1, 3.2 i 4.3 s'ha realitzat d'acord amb les equacions proporcionades per Egi et al. (2004). En aquestes s'exclouen els primats de mida elevada, fent-les així més adequades per a l'estimació de la massa corporal dels primats fòssils de mida petita i mitjana. Segons aquests autors, els millors elements per a l'estimació de la massa corporal per a petites mostres de primats fòssils són les primeres o segones molars, perquè mostren una baixa variació intraespecífica en les seves dimensions. En els casos estudiats s'han utilitzat les equacions per a les M_1 i M_2 , les quals presenten un coeficient de correlació molt elevat entre àrees oclusals i massa corporal en prosimis actuals ($R=0.971$ per a l' M_1 i $R=0.986$ per a l' M_2).

Anàlisis filogenètiques

Les anàlisis filogenètiques desenvolupades en els apartats 3.3 i 3.4 d'aquesta tesi s'han realitzat mitjançant una matriu de caràcters taxonòmics, principalment de primats actuals i extints, tot i que també s'inclouen altres espècies d'euarconts utilitzades com a grups externs. Aquesta matriu fou publicada originalment per Seiffert et al. (2005), tot i que s'hi han incorporat posteriors modificacions de Seiffert et al. (2009) i Marigó et al. (2011, 2013, 2016). La matriu utilitzada en la primera anàlisi de l'apartat 3.3 inclou 391 caràcters i 109 tàxons, mentre que en la segona anàlisi integra 112 tàxons. Per altra banda, l'anàlisi de l'apartat 3.4 també conté 391 caràcters i 109 tàxons. En els casos dels caràcters que són multiestat s'han ordenat, i aquells trets amb polimorfismes qualificats com estats intermedis han estat escalats com un pas de transició intermedi entre estats contigus fixes en morfoclines, on equivalen a un pas complet. Totes les anàlisis són de màxima parsimònia i s'han realitzat amb el programa PAUP 4.0b10 (Swofford, 1998) per 5000 rèpliques amb seqüència addicional aleatòria i l'algorisme "tree-bisection-reconnection branch-swapping". Les anàlisis s'han restringit mitjançant una filogènia d'estrepsirris actuals basada en dades moleculars i tractant la pèrdua de premolars com a reversible.

3.

RESULTATS





3.1.

NEW DENTAL MATERIAL AND REDESCRIPTION
OF *AGERINIA ROSELLI* (PRIMATES, ADAPIFORMES)
FROM LES SALERES (EARLY EOCENE, NE IBERIAN PENINSULA)







New dental material and redescription of *Agerinia roselli* (Primates, Adapiformes) from Les Saleres (early Eocene, NE Iberian Peninsula)

Joan Femenias-Gual, Raef Minwer-Barakat, Judit Marigó, and Salvador Moyà-Solà

ABSTRACT

In this work, new dental material of *Agerinia roselli* from its type locality, Les Saleres (NE Spain), is described. An emended diagnosis of the species is provided, together with a redescription of the entire hypodigm from that locality, which was necessary due to some inaccuracies in previous descriptions. The studied material includes 12 teeth (from P₃ to M₃); the roots of the anterior premolars preserved in a mandible fragment are reported for the first time. Some previously undescribed traits have been identified after the new analysis of this material, such as the P₄ with distinct hypoconid and entoconid and the tiny paraconid on the M₁. A detailed comparison with other cercamoniines has been made. The body mass of *A. roselli*, ranging from 650 to 900 g, has also been estimated.

The presence of a minuscule paraconid in the M₁ is the most reliable criterion for distinguishing this molar from the M₂. This is supported by the complete absence of paraconid in four M₂ preserved in mandible fragments. The trigonid length seems to be less reliable for distinguishing M₁ from M₂, due to its high variability in this species. Concluding, this study updates the knowledge about the dental anatomy of *A. roselli* and demonstrates that it is a valid taxon clearly distinguishable from other cercamoniines.

Joan Femenias-Gual. Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain. joan.femenias@icp.cat
Raef Minwer-Barakat. Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain. raef.minwer@icp.cat
Judit Marigó. UMR 7207 CR2P - C.N.R.S., M.N.H.N., U.P.M.C.-Paris6. Département Histoire de la Terre, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France. judit.marigo@mnhn.fr
Salvador Moyà-Solà. ICREA at Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain. salvador.moya@icp.cat.

Keywords: Adapiformes; Notharctidae; Cercamoniinae; Paleogene; Spain

Submission: 17 November 2015 Acceptance: 22 April 2016

Femenias-Gual, Joan, Minwer-Barakat, Raef, Marigó, Judit, and Moyà-Solà, Salvador. 2016. New dental material and redescription of *Agerinia roselli* (Primates, Adapiformes) from Les Saleres (early Eocene, NE Iberian Peninsula). *Palaeontologia Electronica* 19.2.17A: 1-17

palaeo-electronica.org/content/2016/1468-redescription-of-a-roselli

Copyright: Palaeontological Association June 2016

INTRODUCTION

The early Eocene recorded an important step in the early diversification of primates. The primate record in Europe at this time is not very abundant, although rather diverse and geographically widespread (e.g., Russell et al., 1967; Godinot, 1978, 1981; Franzen, 1987, 2000a; Marandat, 1991; Estravís, 2000; Smith et al., 2006; Franzen et al., 2009; Gebo et al., 2012, 2015; Hooker, 2012; Marigó et al., 2012, 2014). In the Iberian Peninsula, the first studies of Eocene primates were undertaken in the 1960s (Crusafont-Paró, 1967). In the last decade, the research team of the Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP) has restarted the study of the Paleogene primate record from Spain, but focusing on middle and late Eocene sites (Minwer-Barakat et al., 2010, 2012, 2013a, 2013b, 2015a, 2015b), including the definition of several new anchomomyins (Marigó et al., 2010, 2011, 2013) and the first interpretations about their locomotion (Marigó et al., 2016). On the contrary, recent studies of early Eocene primates from the Iberian Peninsula only involve some preliminary studies of Euprimates (Femenias-Gual et al., 2014, 2015) and the description of *Arcius* from Masia de l'Hereuet, the first record of Plesiadapiformes from Spain (Marigó et al., 2012). For this reason, the revision of classical material is essential in order to improve the knowledge of the primates from this time span.

Crusafont-Paró (1967) first described an early Eocene primate from the Iberian Peninsula, *Agerinia roselli*. Since then, the paucity of material and the lack of detailed descriptions and high quality images have complicated the comparison of this species with other taxa. Moreover, the exact geographic location of the type locality Les Saleres is unknown, preventing the collection of further material. Furthermore, this species and *Donrussellia lusitanica* are the only euprimates determined at the specific level in the early Eocene from the Iberian Peninsula. For all these reasons, the redescription of this species is absolutely necessary.

The species, originally named as *Agerina roselli*, was described on the basis of two mandible fragments with M_2 and M_3 , as well as three isolated teeth, either M_1 or M_2 (Crusafont-Paró, 1967). Later on, Crusafont-Paró (1973) changed the generic name into *Agerinia*, because the original name was preoccupied by a genus of trilobites. Szalay (1971) gave more accurate descriptions of the material from Les Saleres, including most (but not all) of the remains described by Crusafont-Paró (1967) and another previously unpublished

specimen from the same locality (a mandible fragment with P_3 - P_4). Szalay (1971) also provided a first diagnosis for this species, since the original description by Crusafont did not include a proper diagnosis, but only a short description of the material. Crusafont-Paró and Golpe-Posse (1975) reported a supposed upper molar of *A. roselli* from Les Saleres, but after direct observation of this specimen (IPS-36182), housed in the ICP, it has been proved to belong to an artiodactyl. Therefore, the upper dentition of *A. roselli* remains unknown. *Agerinia* was synonymized with *Periconodon* by Gingerich (1976, 1977), but Szalay and Delson (1979) and Godinot (1988) considered *Agerinia* as a valid genus. Regarding its suprageneric placement, *Agerinia* was tentatively included in the Necrolemuridae by Crusafont-Paró (1967). However, it was later relocated within the Adapidae by Szalay (1971) and Szalay and Delson (1979), due to its similarities with *Protoadapis*, *Pelycodus* and *Pronycticebus*. Later, Godinot (1998) included this genus in a new subfamily, Pronycticebinae, within an "incertae sedis" family of Adapiformes. Recent works place *Agerinia* in the subfamily Cercamoniinae (Gebo, 2002; Godinot, 2015).

Recently, during the revision of the classical collection from Les Saleres stored in the ICP, more unpublished dental specimens of *A. roselli* have been found, including three complete and one incomplete lower molars. In this work, a detailed description of all the available dental material of *Agerinia roselli* from Les Saleres is provided for the first time, including both unpublished and previously published specimens, together with accurate measurements and high quality images. It is further presented an emended diagnosis of this species that emphasizes and discusses some morphological features not observed before, such as the roots of the mesial premolars interpreted on the basis of the root fragments preserved in one of the available mandibles. In addition, the body mass of *A. roselli* is estimated based on the size of the M_1 and M_2 . Finally, the material of *A. roselli* from Les Saleres is compared with other samples ascribed to *Agerinia*, as well as with other Eurasian adapiformes, thus improving the knowledge about this still poorly known primate genus.

Geographical, Geological, and Biochronological Context

The exact geographic location of Les Saleres, the type locality of *Agerinia roselli*, is unknown. However, Crusafont-Paró and Rosell-Sanuy (1966) stated that it was close to the small town

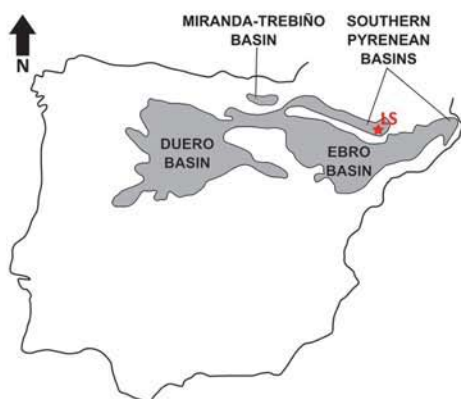


FIGURE 1. Map showing the main Tertiary basins of the Iberian Peninsula with the location of Les Saleres (LS) fossil site (modified from Antunes et al., 1997).

called L'Ametlla del Montsec, in the eastern sector of the Àger valley (La Noguera, Lleida province, NE Spain). Geologically, this fossil site is placed in the Àger sub-basin, within the Southern Pyrenean Basins (Figure 1). The continental Eocene deposits of this sub-basin were first studied by Crusafont-Pairó and Rosell-Sanuy (1966) and later by Rosell-Sanuy and Llompart-Díaz (1988), Checa (1995), and Badiola et al. (2009). Its infill mainly consists of marls, clays and sandstones, with conglomeratic levels in several areas. The sandstones are associated with complex channels of braided rivers, whereas the marls and clays correspond to flood-plain deposits. Scarce and generally dispersed fossil remains of mammals, crocodiles and turtles have been found in these deposits.

Regarding the age of this fossil site, Les Saleres was assigned to the late early Eocene by Crusafont-Pairó (1967) and Szalay (1971). Later, Antunes et al. (1997) provided a faunal list for this locality and ascribed it to the MP10 Mammal Paleogene Reference Level. However, the mammal assemblage listed by Antunes et al. (1997) presents clear inconsistencies. On the one hand, the perissodactyl *Lophiaspis maurettei* is present in other European localities such as Palette (MP7; Godinot et al., 1987), Silveirinha (MP7; Estravis, 2000) and Mutigny (MP8/9; Hooker, 1996), thus suggesting for Les Saleres an age older than MP10. But, on the other hand, other taxa presumably identified in Les Saleres are recorded in much younger localities. This is the case of the artiodactyl *Cebochoerus*, present in middle and late Eocene fossil sites like Eckfeld Maar (MP13),

Robiac (MP16), Fons 4, Sossis (MP17a) or La Débruge (MP18), and the carnivore *Cynodontis*, recognized in even younger localities such as La Débruge and Escamps (MP19) (Biochrom'97, 1997; Franzen, 2004; Minwer-Barakat et al., 2015b, among others). Some of the taxonomic determinations of the material from Les Saleres seem to be incorrect, so the fauna from that site claims for a careful revision and, consequently, the age proposed by Antunes et al. (1997) cannot be considered conclusive. In any case, although a detailed dating cannot be provided, Les Saleres can be confidently assigned to the early Eocene, which is the age of the continental deposits of the Àger sub-basin (Barnolas et al., 2004).

MATERIALS AND METHODS

Studied Material

The studied material includes, first, the specimens from the type locality, Les Saleres, previously described by Crusafont-Pairó (1967) and Szalay (1971) and, second, unpublished dental material from this site. The first sample consists of a left mandible fragment preserving P_3 , P_4 , and two fragments of roots mesially located with respect to the P_3 (IPS-2543); two right isolated M_1 (IPS-82793; IPS-82816); a left mandible fragment with M_2 and M_3 (IPS-1981, holotype) and a right mandible fragment with M_2 and M_3 (IPS-2541). The unpublished sample includes a left mandible fragment with the distal part of the M_3 and part of the ramus mandibularis (IPS-82790); a right mandible fragment with M_3 (IPS-82795), and one right and one left mandible fragments with M_2 (IPS-82794 and IPS-2542, respectively). One of these two latter specimens probably corresponds to the M_1 or M_2 referred by Crusafont-Pairó (1967) but not included in the work of Szalay (1971), but this cannot be affirmed due to the lack of illustrations of that molar. All the studied material is housed at Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, ICP (Sabadell, Spain).

Comparative Sample

The material of *Agerinia roselli* from Les Saleres has been compared directly with the specimens of *Agerinia* sp. from Condé-en-Brie (France), *Donrussellia gallica*, *Pronycticebus gaudryi* and *Protoadapis curvicaudatus*, all housed in the collections of the Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), Paris. It has also been compared with the material of *Agerinia* cf. *roselli* from Azillanet (France), belonging to the collections of

FEMENIAS-GUAL ET AL.: REDESCRIPTION OF *A. ROSELLI*

the Université de Montpellier 2, in loan in the MNHN. It has also been compared with casts of *Periconodon huerzeleri*, *Donrussellia magna*, *D. provincialis*, *Cantius eppsi*, *Europolemur klatti*, *Protoadapis ignoratus*, *Marcgodinotius indicus*, and *Asiadapis cambayensis*, also stored in the MNHN. Finally, comparisons with *Agerinia* sp. from Casa Ramón (Spain), cf. *Agerinia* from Rians (France), *Periconodon* sp. from Eckfeld Maar (Germany), *P. lemoinei*, *P. jaegeri*, *Donrussellia lusitanica*, *D. louisii*, *D. russelli*, *Darwinius masillae*, *Pronycticebus neglectus*, *Europolemur koenigswaldi*, *E. dunaifi*, *E. kelleri*, *Cantius savagei*, *Protoadapis angustidens*, *P. brachyrhynchus*, *P. weigelti*, and *P. muehelnensis* are based on published data.

Dental nomenclature, Measurements, Micrographs, and Radiographs

The dental nomenclature used follows Szalay and Delson (1979). Measurements have been taken with an optic calliper "Nikon measuroscope 10" connected to a monitor "Nikon SC112", using the criteria described by Marigó et al. (2010). The height of P_3 and P_4 has been measured as the distance between the apex and the crown base observed in lingual view. Micrographs have been taken using the Environmental Scanning Electron Microscope (ESEM) at the Universitat de Barcelona. Body mass has been estimated on the basis of the equations for the M_1 and M_2 of prosimian proposed by Egi et al. (2004). Radiographs have been taken using a constant potential X-ray equipment "Yxlon", with different voltages (50, 55, 60, 65, 70, 75, and 80 kV), at Centre de Restauració de Béns Mobles (Valldoreix, Barcelona).

SYSTEMATIC PALAEOLOGY

Order PRIMATES Linnaeus, 1758
 Suborder STREPSIRRHINI Geoffroy Saint-Hilaire, 1812
 Infraorder ADAPIFORMES Hoffstetter, 1977
 Family NOTHARCTIDAE Trouessart, 1879
 Subfamily CERCAMONIINAE Gingerich, 1975
 Genus *AGERINIA* Crusafont-Pairó, 1973
Agerinia roselli (Crusafont-Pairó, 1967)
 Figures 2, 3

Original Diagnosis (Szalay, 1971)

"The adapine adapid *Agerinia* differs from all known species of *Protoadapis* in having P_3 and P_4 subequal in height, and in lacking a distinct, antero-posteriorly oriented cristid obliqua on P_4 talonid. Unlike the trigonids of *Protoadapis* or *Pronycticebus*, those of *Agerinia* are sealed off lingually by the

union of the metaconid mesially and the paracristid distally. Although the paracristid is very low in *Agerinia*, this crest invariably extends lingually almost to the limits of the metaconid, whereas in *Pronycticebus* the paracristid extends only midway on M_1 and slightly more lingually on M_2 and M_3 . Differences between *Agerinia* and *Adapis* are most noticeable in the complete absence of a metastylid on the lower molars of the former. *Agerinia* differs from *Caenopithecus* in having a larger metaconid on P_4 and in lacking a metastylid and any traces of an entoconid. Talonid cusps of *Agerinia* are generally less bulbous than those of *Caenopithecus*. *Agerinia* differs from *Pelycodus* in lacking the distinct, cusped paraconid on M_1 and in the generally less bulbous nature of the talonid cusps."

Emended Diagnosis

Medium-size cercamoniine. P_3 and P_4 subequal in height. P_4 , with well-developed protoconid, metaconid, and cristid obliqua, distinct paraconid, entoconid, and talonid basin. M_1 with a tiny paraconid; M_2 and M_3 without any trace of paraconid. Trigonid basin closed in all the three lower molars. Protocristid subperpendicular to the lingual and buccal borders in all molars. Short talonid basin with rounded outline in the M_1 and M_2 .

Agerinia roselli differs from *Periconodon* in the presence of a marked metaconid in the P_4 and the shorter and broader trigonid in the M_1 ; it further differs from *Periconodon jaegeri* in the lack of enamel wrinkling. It differs from *Darwinius masillae* in the smaller size and the presence of a tiny paraconid in the M_1 . It can be distinguished from *Donrussellia* by the shorter trigonid and the smaller paraconid in the M_1 and by the absence of paraconid in the M_2 and M_3 . *Agerinia roselli* differs from *Cantius* in the much smaller size, the less inflated cuspids, the protocristid of the M_1 subperpendicular to the buccal and lingual borders and the lack of paraconid in the M_2 and M_3 . It can be distinguished from *Pronycticebus* by the much smaller size; it further differs from *P. gaudryi* in the absence of paraconid in the M_2 and M_3 . *Agerinia roselli* differs from *Europolemur* in the smaller size. Besides, it differs from *E. kelleri* in the presence of paraconid in the M_1 and from *E. dunaifi* in the closed and shorter trigonid in the M_1 and M_2 . *Agerinia roselli* differs from *Protoadapis* in being smaller, in having P_3 and P_4 similar in height and in the less inflated cuspids in the lower molars. It differs from *Asiadapis cambayensis* in the well-developed metaconid in the P_4 and in having the paraconid smaller in the M_1 and

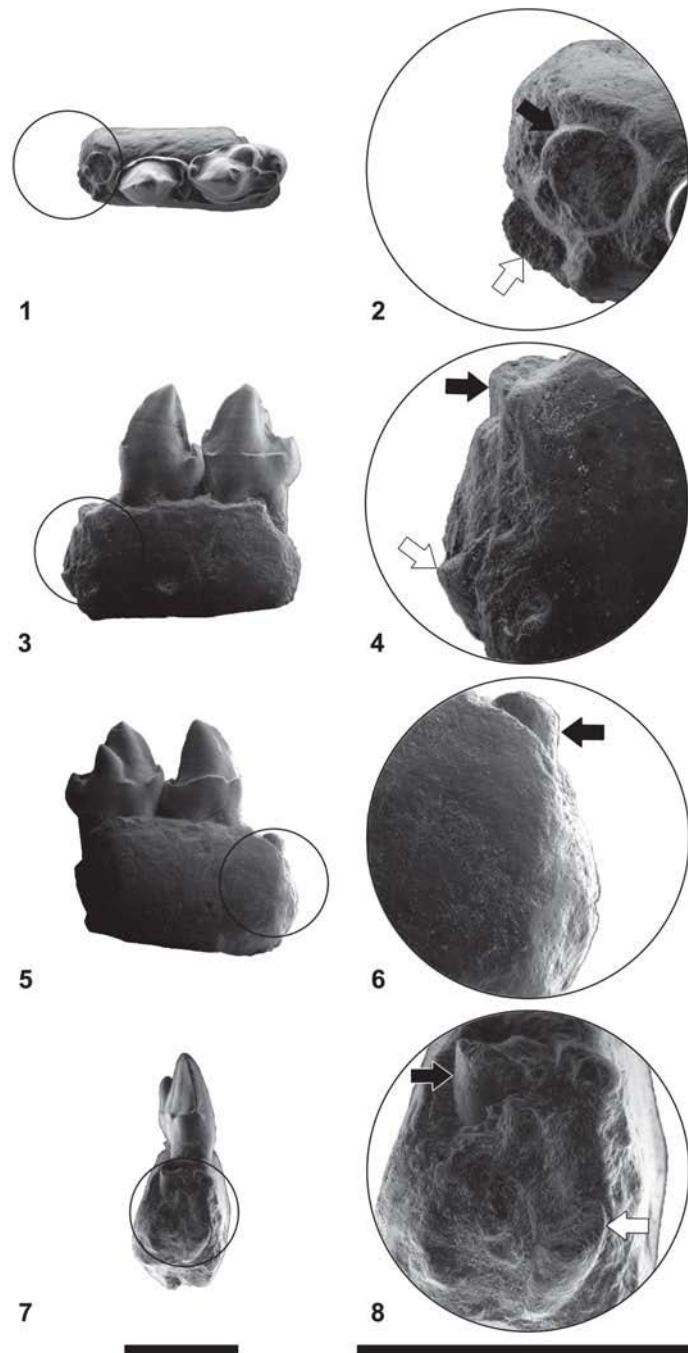


FIGURE 2. *Agerinia roselli* from Les Saleres. IPS-2543, left mandible fragment with P₃ and P₄ in occlusal (1), buccal (3), lingual (5), and mesial (7) views; enlarged images of mesial roots of the same specimen in occlusal (2), buccal (4), lingual (6), and mesial (8) views; white arrows indicate the position of the most mesial root; black arrows indicate the position of the root immediately mesial with respect to the P₃. Scale bar represents 3 mm in both cases.

FEMENIAS-GUAL ET AL.: REDESCRIPTION OF *A. ROSELLI*

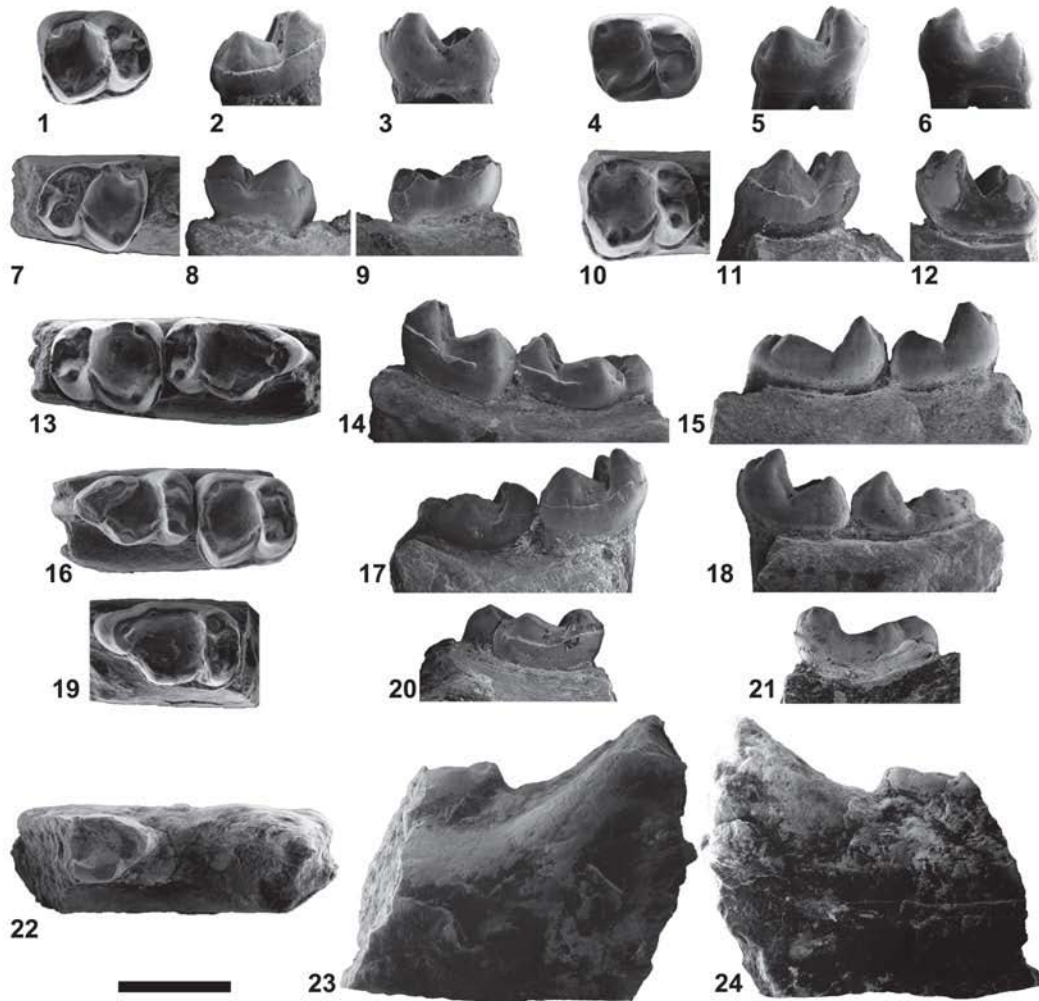


FIGURE 3. *Agerinia roselli* from Les Saleres. IPS-82793, isolated right M₁ in occlusal (1), buccal (2) and lingual (3) views. IPS-82816, isolated right M₁ in occlusal (4), buccal (5) and lingual (6) views. IPS-2542, left mandible fragment with M₂ in occlusal (7), buccal (8) and lingual (9) views. IPS-82794, right mandible fragment with M₂ in occlusal (10), buccal (11) and lingual (12) views. IPS-1981, holotype, left mandible fragment with M₂ and M₃ in occlusal (13), buccal (14) and lingual (15) views. IPS-2541, right mandible fragment with M₂ and M₃ in occlusal (16), buccal (17) and lingual (18) views. IPS-82795, right mandible fragment with M₃ in occlusal (19), buccal (20) and lingual (21) views. IPS-82790, left mandible fragment preserving part of the ramus mandibularis and a fragment of the M₃ in occlusal (22), buccal (23) and lingual (24) views. Scale bar represents 3 mm.

absent in the M₂ and M₃. *Agerinia roselli* can be distinguished from *Marcgodinotius indicus* by its larger size, the presence of a paraconid and the more developed metaconid in the P₄ and the closed trigonid in the M₁.

Description

Mandible. Some morphological traits of the mandible can be observed in specimens IPS-2543 and IPS-82790. The former specimen, bearing P₃ and P₄, also preserves two root fragments of the ante-

rior premolars. There is a root fragment in central position, placed mesially with respect to the P_3 . In addition, in a more mesial position, the specimen preserves a small fragment of root strongly displaced towards the buccal border of the mandible. The assignment of these roots to single-rooted P_1 and P_2 or to a double-rooted P_2 is further analysed in the discussion. In addition, this mandible shows two mental foramina, oval shaped, and similar in size. The mesial mandibular foramen is located at the level of the root placed immediately mesial to the P_3 and the distal mandibular foramen at the level of the distal root of the P_3 . The specimen IPS-82790 preserves the mesial part of the ramus mandibularis, which is robust and shows a well-marked masseteric fossa.

P₃. It is clearly longer than wide. There is no paraconid. At the center of the tooth, there is a high and pointed protoconid with sharp paracristid and protocristid, both mesiodistally oriented. At the end of the protocristid, close to the distobuccal corner of the tooth, there is a small bulge that does not constitute a differentiated cuspid. There is a strong cingulid, starting at the mesial corner, occupying the lingual and distal borders, and reaching the distobuccal bulge. This cingulid encloses a well-differentiated basin on the distolingual part of the tooth. There are two roots.

P₄. It is larger than the P_3 , similar in height and with better developed cuspids. The protoconid is as high as in the P_3 and has a sharp paracristid directed mesially; this cristid turns lingually near the base of the crown, reaching a small but distinct paraconid. There is a short cristid directed lingually from the paraconid, restricted to the mesiolingual corner of the tooth. The protoconid connects to the metaconid by a short protocristid, which shows a trigonid notch. The metaconid is well differentiated, inflated, and two-thirds the height of the protoconid. There is no premetacristid. The cristid obliqua reaches the trigonid wall at the level of the trigonid notch. At the distobuccal corner of the tooth, the cristid obliqua thickens, forming a minuscule hypoconid. There is a very short postcristid that connects the hypoconid to the entoconid, which is similar in size to the paraconid, and slightly higher than the hypoconid. There is a short preentocristid, which does not reach the metaconid, so the talonid basin is open lingually. The lingual cingulid is very weak and short, only observed on the middle of the lingual side. The buccal cingulid is also weak; it runs from the buccal base of the paraconid to the buccal base of hypoconid, but it is interrupted at

the level of the protoconid apex. There are two roots.

M₁. The two available isolated molars are here attributed to M_1 (see discussion for further details). The trigonid is slightly narrower than the talonid; in IPS-82816 this difference is less marked and the outline is more quadrate than in IPS-82793. The paracristid is curved and connects the protoconid to a minuscule paraconid, attached to the mesial side of the metaconid. The trigonid basin is deep and closed. The protoconid is placed in a faintly more mesial position than the metaconid, which is slightly higher. The protocristid, connecting protoconid and metaconid, is nearly straight and almost perpendicular to the lingual and buccal borders of the tooth. The cristid obliqua reaches the trigonid wall faintly buccally with respect to the trigonid notch. The talonid basin is closed, deep, and much longer than the trigonid. The cristid obliqua, postcristid, and preentocristid are slightly curved, thus giving a rounded aspect to the outline of the talonid. The hypoconid is slightly higher and more voluminous than the entoconid, which is placed in a faintly more distal position. A minuscule hypococonulid is observed in specimen IPS-82793. The buccal cingulid is very strong in IPS-82793 and barely marked in IPS-82816; it occupies the entire buccal border, from the mesial base of the protoconid to the distal base of the hypoconid.

M₂. The trigonid width is variable: it is very narrow in IPS-1981, somewhat wider in IPS-82794 and in IPS-2542; and only slightly narrower than the talonid in IPS-2541. There is no paraconid. The paracristid surrounds the mesial side of the tooth, continues in a premetacristid and connects to the metaconid, closing a relatively deep trigonid basin. The protoconid and metaconid are similar in height; the former is placed in a slightly more mesial position. The protocristid, almost perpendicular to the buccal and mesial borders, connects the protoconid and metaconid. The cristid obliqua reaches the trigonid wall close to the trigonid notch. The talonid basin is closed, deep, and slightly wider than long. The hypoconid is higher than the entoconid and located in a slightly more mesial position. The postcristid is curved and, mainly at the middle of its length, it has a minuscule hypococonulid in all specimens except for IPS-2542. The buccal cingulid is strong; it runs from the mesial base of the protoconid to the level of the hypococonulid. This cingulid becomes thinner or even almost interrupted at the level of the hypoconid.

M₃. There is no trace of paraconid. The paracristid starts at the protoconid, borders the mesial side of

TABLE 1. Teeth measurements (in mm) of *Agerinia roselli* (Crusafont-Pairó, 1967) from Les Saleres.

Catalogue number	Tooth	Length	Width	Height
IPS-2543	P ₃	2.27	1.43	2.65
	P ₄	2.77	1.70	2.66
IPS-82793	M ₁	3.24	2.72	-
IPS-82816	M ₁	3.24	2.50	-
IPS-2542	M ₂	3.26	2.61	-
IPS-82794	M ₂	3.51	3.06	-
IPS-1981	M ₂	3.31	2.66	-
	M ₃	3.93	2.29	-
IPS-2541	M ₂	3.28	2.73	-
	M ₃	3.24	2.11	-
IPS-82790	M ₃	-	≥1.97	-
IPS-82795	M ₃	3.97	2.42	-

the tooth, and continues in a premetacristid that reaches the metaconid, closing the trigonid. The trigonid basin is deep; it is relatively shorter and wider in IPS-2541 and IPS-82795 than in IPS-1981. The protoconid is placed in a slightly more mesial position than the metaconid. The protocristid is nearly perpendicular to the mesial and buccal borders of the tooth, and shows a trigonid notch, more marked in IPS-2541 than in the rest of specimens. The cristid obliqua reaches the trigonid wall at the level of the protoconid, in a more buccal position than in the M₁ and M₂. The talonid basin is deep and longer than wide. The hypoconid is larger than the entoconid and placed in slightly more mesial position. The hypoconulid lobe is broad and well differentiated; it is placed in lingual position, closer to the entoconid than to the hypoconid. The preentocristid connects the entoconid to the metaconid in IPS-82795; IPS-1981 shows a shallow talonid notch close to the metaconid, whereas IPS-2541 and IPS-82790 display a deep talonid notch. The hypocristid is interrupted close to the base of the hypoconulid, showing in all specimens a well-marked notch. The buccal cingulid is strong in IPS-82795, weaker in IPS-1981, and almost not observable in IPS-2541. It starts at the mesial base of the protoconid and reaches the distal base of the hypoconid, being interrupted at the level of the hypoconid apex in IPS-1981. Specimen IPS-82795 shows a very weak mesial cingulid at the base of the metaconid.

Measurements

See Table 1.

Comparisons

Comparisons with other samples attributed to *Agerinia*. The specimens from Les Saleres have been compared with the material from Azillanet (France), assigned to *Agerinia cf. roselli* by Godinot (1983, 1998). The latter is larger than *A. roselli*; the difference in size is more evident in M₂ and M₃ than in M₁. Despite the resemblance in overall morphology, some differences can be observed. The M₁ of *Agerinia cf. roselli* from Azillanet lacks the minuscule paraconid present in those from Les Saleres. The trigonid is longer in the lower molars of *A. cf. roselli* than in those of *A. roselli*, although this difference is more accentuated in the M₁. The cuspids are slightly more bulbous in *A. cf. roselli* than in *A. roselli*. The protocristid is more oblique in all the lower molars of *A. cf. roselli* than in *A. roselli*. *Agerinia cf. roselli* also has the protoconid in a more mesial position than the teeth from Les Saleres. The development of the buccal cingulid is similar in both samples (slightly stronger in the M₃ of *A. cf. roselli* from Azillanet).

Differences are obvious with the scarce material of *Agerinia* sp. from Casa Ramón (Peláez-Campomanes, 1995). The main difference is size, with *Agerinia* sp. being clearly smaller than *A. roselli* from Les Saleres. In addition, some morphological differences are observed. The single M₁ from Casa Ramón only preserves the buccal part; it differs from the specimens of *A. roselli* in the shape of the paracristid, which forms an acute angle near the mesiobuccal corner of the tooth in *Agerinia* sp. The M₂ of *Agerinia* sp. from Casa Ramón is relatively longer and narrower than those of *A. roselli*. The paracristid is lower in *Agerinia* sp. from Casa Ramón than in *Agerinia roselli* from Les

Saleres. Finally, the protocristid is slightly more oblique to the buccal and lingual borders in *Agerinia* sp. than in *A. roselli*.

The material from Les Saleres has been also compared with the specimens of *Agerinia* sp. from Condé-en-Brie figured by Herbomel and Godinot (2011). The lower molars from this French locality share many similarities with *A. roselli*, but some differences exist that reinforce the idea that they can belong to a new, still undescribed species, as suggested by Herbomel and Godinot (2011). The main difference is size, with *Agerinia* sp. from Condé-en-Brie being clearly larger. The trigonid is longer and narrower in the lower molars from Condé-en-Brie than in those from Les Saleres. In addition, the M₁ of *Agerinia* sp. from Condé-en-Brie differs from the specimens of *A. roselli* in the presence of a large paraconid and in the open trigonid basin, while in *A. roselli* the paraconid is very small and the premetacristid closes completely the trigonid basin. The M₁ from Condé-en-Brie shows slightly wrinkled enamel in the talonid, whereas no specimen from Les Saleres has enamel crenulation. The protocristid is clearly more oblique to the longitudinal axis of the tooth in the lower molars of *Agerinia* sp. than in those of *A. roselli*, especially in its buccal half. Moreover in *A. roselli*, the talonid basin of the M₁ and M₂ is wider than long, whereas in *Agerinia* sp. from Condé en Brie it is longer than wide. In addition, according to the descriptions of Herbomel and Godinot (2011), some M₂ of *Agerinia* sp. from Condé-en-Brie have a very small paraconid, which is absent in the all the M₂ from Les Saleres.

Finally, comparisons with the single M₂ from Rians assigned by Godinot (1983; 1998) to cf. *Agerinia* have been made. It shares some similarities with *A. roselli* such as the broad and deep talonid basin, despite that in RI 410 the talonid is slightly narrower than in *A. roselli*. Nevertheless, they show some clear differences, particularly the presence of a well-developed paraconid in the specimen from Rians. Moreover, the protocristid is more oblique to the lingual and buccal borders in the M₂ from Rians than in *A. roselli*. In addition, the single tooth from Rians shows a marked distolingual expansion that is not observed in the molars from Les Saleres and a slightly less developed buccal cingulid.

In conclusion, *Agerinia roselli* shows several morphological traits that allow distinguishing this species from the others samples assigned to the genus *Agerinia*. Unfortunately, the material from other fossil sites is, in general terms, scarce and poorly preserved, preventing the erection of other

species and the interpretation of the phylogenetic relationships between several samples. Probably, the detailed study of the material from Condé en Brie, only preliminarily studied (Herbomel and Godinot, 2011), will shed new light on the evolution of this genus. In addition, further fieldwork is needed to recover more material of this genus.

Comparisons with other Eurasian Notharctidae.

Agerinia was interpreted by Gingerich (1977) as a synonym of *Periconodon*, but this opinion is not shared by most authorities, who consider *Agerinia* a valid genus (Szalay and Delson, 1979; Godinot, 1983, 1988, 2015; Gebo, 2002). Despite some similarities, the material of *A. roselli* from Les Saleres shows significant differences with *Periconodon* that support the existence of two separated genera. Only the species of *Periconodon* that include lower teeth allow comparison with *A. roselli*. Among them, *Agerinia roselli* is slightly larger than *P. huerzeleri* and similar in size to *P. jaegeri*. The only material of *P. lemoinei* allowing comparisons is the holotype, an M₁ from Grauves described and figured by Gingerich (1977). According to this author, other isolated teeth from this French locality are also assignable to this species, but data about the size and morphology of these specimens are not published. The inclusion of this species in the genus *Periconodon* has been questioned by Godinot (1998). In any case, we have compared with the type of *P. lemoinei*, which is longer than the M₁ of *A. roselli* and similar in width. *Agerinia roselli* also differs from the holotype of *P. lemoinei* in having the trigonid of the M₁ lingually closed. The teeth of *A. roselli* are shorter but wider than those of *Periconodon* sp. from Eckfeld Maar (Franzen, 2004). Morphologically, *Periconodon* differs from *Agerinia* in having a weak metaconid in the P₄, whereas in *Agerinia* this cuspid is well differentiated. In addition, *Periconodon* shows a longer and narrower trigonid in the M₁ than *Agerinia*. Moreover, some M₁ of *Periconodon* lack the small paraconid that is present in those of *Agerinia*. Besides these characters, *A. roselli* clearly differs from *P. jaegeri* because this latter species shows wrinkled enamel and a cristid starting in the metaconid and directed towards the centre of the trigonid that is absent in *A. roselli*.

Darwinius masillae is clearly larger than *Agerinia roselli* and very similar regarding the morphology of the M₁ and M₂ (Franzen et al., 2009): both species have the trigonid shorter and narrower than the talonid, a protocristid almost perpendicular to the buccal and lingual borders, and closed trigonid basins. Despite these similarities, clear differ-

FEMENIAS-GUAL ET AL.: REDESCRIPTION OF *A. ROSELLI*

ences are observed, such as the presence of a tiny paraconid in the M_1 of *A. roselli* that is absent in *D. masillae*. In addition, *Darwinius* shows a well-developed metastylid in the M_1 , which is absent in *Agerinia*. The buccal cingulid is slightly more marked in *Darwinius* than in *A. roselli*. Regarding the premolars, if the two mesial root fragments of the specimen IPS-2543 correspond to single-rooted P_1 and P_2 , *A. roselli* would differ from *D. masillae* in the number of premolars, since this latter lacks a P_1 . If, on the contrary, the roots of the specimen from Les Saleres correspond to a double-rooted P_2 , *A. roselli* would be also different from *D. masillae*, because the specimen from Messel shows a single-rooted P_2 . In both cases, therefore, the premolar arrangement of *D. masillae* would be more derived than that of *A. roselli*.

Donrussellia includes several species described from France (*D. provincialis*, *D. gallica*, *D. magna*, *D. lousi*, and *D. russelli*) and Portugal (*D. lusitanica*). *Agerinia roselli* is clearly larger than *D. provincialis* from Rians (Godinot, 1978), *D. gallica* from Avenay (Russell et al., 1967), *D. lusitanica* from Silveirinha (Estravis, 2000) and *D. russelli* from Avenay (Gingerich, 1977). On the contrary, it is smaller than *D. lousi* from Avenay (Gingerich, 1977) and *D. magna* from Palette (Godinot et al., 1987). Morphologically, clear differences exist between these two genera; the most remarkable one is the presence of a distinct paraconid in all the three lower molars of *Donrussellia*, whereas there is only a tiny cuspid in the M_1 of *A. roselli*. The trigonid of the M_1 is shorter than the talonid in *A. roselli*, whereas in *Donrussellia* the trigonid is almost as long as the talonid. The trigonid basin in the lower molars of *Donrussellia* is shallow and generally open, whereas in *A. roselli* this basin is always quite deep and closed lingually. Moreover, *D. lusitanica*, *D. provincialis*, and *D. magna* have a well-developed hypoconulid in M_1 and M_2 , whereas in *A. roselli* this cuspid is very reduced or absent. In the cases of *D. russelli* and *D. lousi*, comparisons are only possible with the M_1 due to the scarcity of the available material; in any case, the presence of a large paraconid and a well-developed hypoconulid in both species (Gingerich, 1977) allows a clear distinction from *A. roselli*. In general terms, the buccal cingulid is more marked in *A. roselli* than in *Donrussellia*.

The genus *Cantius* is much larger than *Agerinia*. This genus includes several species recorded from North America and two forms from Europe, *Cantius eppsi* and *Cantius savagei*. The material from Les Saleres has been only compared in detail

with the European species. Besides the clear difference in size with both species (Gingerich, 1977; Hooker, 2010), the P_4 of *A. roselli* differs from that of *C. eppsi* in the presence of a distinct entoconid. In addition, the trigonid is broader and shallower in the molars of *C. eppsi* than in those of *Agerinia*, especially in the M_2 and M_3 . The most obvious difference is the presence of a very well-developed paraconid in all the lower molars of *C. eppsi* (with the exception of some M_3) and in the M_1 of *C. savagei*, whereas in *A. roselli* only the M_1 displays a very reduced paraconid. In addition, *C. eppsi* and *C. savagei* show more inflated cuspids than *A. roselli*. The protocristid has a more oblique orientation in the M_1 of *C. eppsi* and *C. savagei* than in those of *A. roselli*. Furthermore, in the M_1 of *C. savagei* the talonid basin is shorter than in *A. roselli*, and the cristid obliqua reaches the trigonid wall at the level of the metaconid, whereas in *A. roselli* it reaches the level of the protoconid.

Concerning *Pronycticebus gaudryi* from Mermerlein in France (Grandidier, 1904; Le Gros Clark, 1934; Szalay, 1971), it is slightly larger than *Agerinia roselli*. In both species there is a small paraconid in the P_4 , but this premolar is more robust in *P. gaudryi* than in *A. roselli*. *Pronycticebus gaudryi* has a paraconid in all the lower molars, decreasing in size from M_1 to M_3 , whereas in *A. roselli* only the M_1 displays a minuscule paraconid. The trigonid basin is shallow, mesiodistally elongated and lingually open in *P. gaudryi* whereas in *A. roselli* it is deep, short and closed; moreover, this basin is clearly narrower in *P. gaudryi*. The cuspids of *P. gaudryi* are slightly more bulbous than those of *A. roselli*. The orientation of the protocristid is one of the main differences between these species: oblique to the buccal and lingual sides in *P. gaudryi* and almost perpendicular to them in *A. roselli*. The cristid obliqua is clearly more curved in *A. roselli* than in *P. gaudryi*. The buccal cingulid is, in general, more marked in *A. roselli* than in *P. gaudryi*. Regarding *Pronycticebus neglectus*, described by Thalman, Haubold and Martin (1989), this species was later ascribed to the genus *Godinotia* by Franzen (2000b). *Godinotia neglecta* can be clearly distinguished from *Agerinia roselli*, mainly by its notably larger size.

There are four described species of *Europolemur*: *E. koenigswaldi* and *E. kelleri* from Messel (Franzen, 1987, 2000a), *E. dunaifi* from Bouxwiller (Godinot, 1988), and *E. klatti* from Geiseltal (Thalman, 1994). All of them are clearly larger than *Agerinia roselli*. The presence of paraconid in the molars of *Europolemur* is variable: *E. kelleri* lacks

this cuspid in all the lower molars; *E. koenigswaldi* shows a tiny paraconid in the M_1 ; *E. dunaifi* shows generally a small paraconid in M_1 but usually lacks this cuspid in the M_2 (in *A. roselli* a tiny paraconid is only observed in the M_1). Moreover, the trigonid is much shorter in *A. roselli* than in *E. dunaifi*, especially in the M_1 . In addition, the trigonid is open in the M_1 and M_2 in *E. dunaifi*, whereas it is closed in *A. roselli*. Another clear difference is the orientation of the protocristid, which is more oblique to the buccal and lingual sides in *E. dunaifi*. Furthermore, in the latter species the cristid obliqua reaches the trigonid wall more lingually than in *A. roselli*.

According to Godinot (2015), the genus *Protoadapis* includes the species *P. curvicspidens*, *P. ignoratus*, *P. angustidens*, *P. (Cercamonius) brachyrhynchus*, *P. weigelti*, and *P. muechelnensis*, all of them poorly known. These six species are clearly different from *A. roselli*, being much larger and having more inflated cuspids in the lower molars. The P_3 is clearly higher than the P_4 in *Protoadapis*, whereas in *A. roselli* these two premolars are subequal in height. Besides, some *Protoadapis* species like *P. curvicspidens* have a distinct paraconid in the M_1 and M_2 , while in *A. roselli* there is a tiny cuspid only in the M_1 . The trigonid basin of *Protoadapis* is larger than in *A. roselli* and sometimes open lingually. The talonid basin is relatively larger and deeper in *A. roselli* than in *Protoadapis*.

There are several similarities between *Asiadapis cambayensis* from Vastan Mine in India (Rose et al., 2007) and *Agerinia roselli*, such as the presence of a small paraconid in the P_4 , the broad and short trigonid basin in the M_2 and M_3 , or the relatively wide, short, and deep talonid basin of the molars. However, there are significant differences between these species. The premolars of *A. cambayensis* are slightly larger than those of *A. roselli*, especially the P_3 . However, the molars are slightly smaller in *A. cambayensis* than in *A. roselli*. The metaconid of the P_4 is well-developed in *A. roselli*, whereas it is absent or small in *A. cambayensis*. Moreover, the P_3 in *A. cambayensis* is higher than the P_4 , whereas in *A. roselli* they are similar in height. Regarding the molars, *A. cambayensis* shows a well-marked paraconid in the M_1 and a small cuspid in some M_2 and M_3 (see Rose et al., 2009) whereas in *A. roselli* the paraconid is faint in the M_1 and absent in the M_2 and M_3 . The cristid obliqua is curved in *A. roselli* (and therefore the talonid basin has a somewhat rounded outline), and straight in *A. cambayensis*. In general, the buccal

cingulid in *A. roselli* is stronger than in *A. cambayensis*.

Marcgodinotius indicus from Vastan Mine (Bajpai et al., 2005) shares some features with *A. roselli* such as a closed and deep trigonid basin in the M_2 and M_3 or a deep talonid basin in all the lower molars. However, they differ in some traits such as the larger size of *A. roselli*. The P_4 of *M. indicus* lacks a paraconid and only one specimen shows a very small metaconid, whereas in *A. roselli* there is a distinct paraconid and a prominent metaconid. In the lower molars, the trigonid is slightly longer in *M. indicus* than in *A. roselli*. The trigonid basin is open lingually in the M_1 of *M. indicus* whereas it is closed in *A. roselli*. Moreover, *M. indicus* shows a small paraconid in some M_1 and M_2 , while in *A. roselli* a minuscule paraconid is only present in the M_1 . The protocristid in the M_1 and some M_2 of *M. indicus* is slightly more oblique to the lingual and buccal sides than in *A. roselli*. The difference in width between trigonid and talonid is much more marked in *A. roselli* than in *M. indicus*. The cristid obliqua, postcristid, and preentocristid of *A. roselli* are more curved than those of *M. indicus*, and therefore the outline of the talonid basin is more rounded. The buccal cingulid is more marked in *A. roselli* than in *M. indicus*.

Body Mass Estimation

The body mass of *Agerinia roselli* was already estimated by Conroy (1987), who calculated a weight between 376 and 466 g. However, that study was based only on the area of the M_1 . A later work by Egi et al. (2004) considered other dental elements for body mass estimation and, in addition, excluded larger-sized primates from the equations, thus making them more suitable for the estimation of body mass in small- and medium-sized fossil primates. Therefore, a new estimation of the body size of *A. roselli* has been developed following this latter work.

According to Egi et al. (2004), the first and second molars are the best elements for body mass estimations in small samples of fossil primates (the correlation coefficient between the area of these dental elements and the body mass is very high in living prosimians: $R=0.971$ for M_1 and $R=0.986$ for M_2). Following these authors, the body mass of *Agerinia roselli* has been estimated based on the area (mesiodistal length x buccolingual width) of the two available M_1 and the four available M_2 . Using the M_1 and M_2 prosimian equations of Egi et al. (2004), the body mass of *A. roselli* falls within the range from 650 to 725 g for the M_1 (Fig-

FEMENIAS-GUAL ET AL.: REDESCRIPTION OF *A. ROSELLI*

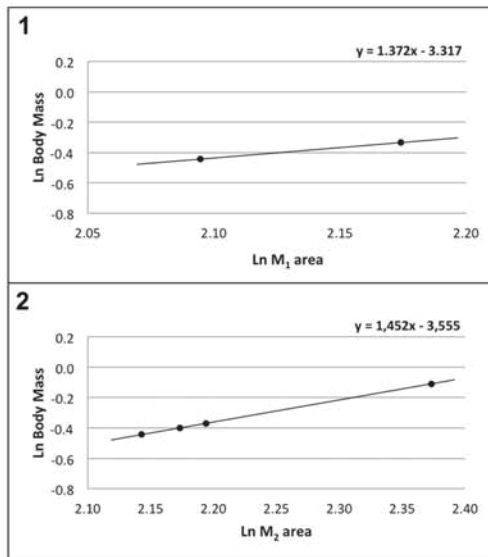


FIGURE 4. Body mass estimate regressions for *Agerinia roselli*. 1, derived from the area of the M_1 ; 2, derived from the area of the M_2 . Black dots represent different molars of *A. roselli*. Black line indicates regression based on extant prosimian data from Egi et al. (2004).

ure 4.1) and from 644 to 900 g for the M_2 (Figure 4.2). Therefore, the body mass of *A. roselli* can be estimated to range from 650 to 900 g approximately, similar to that of living strepsirrhines such as the Sunda slow loris (*Nycticebus coucang*) or the Ankarana sportive lemur (*Lepilemur ankaranensis*).

DISCUSSION

The Spanish site Les Saleres, type locality of *Agerinia roselli*, has yielded the most abundant material attributed to this genus up to now, including the previously published material and the new remains described here for the first time. The description of the entire hypodigm has improved the knowledge about the dental anatomy of this species, including some features that have not been observed until now.

One of the most important characters previously undescribed for this species is the presence of two roots mesial with respect to the P_3 observed in the mandible fragment IPS-2543, which could belong to single-rooted P_1 and P_2 or to a double-rooted P_2 . Since the presence of four premolars

has previously been interpreted as a primitive character for adapiforms, the fact that *A. roselli* could present single-rooted P_1 and P_2 would represent a solid argument for distinguishing it from other adapiforms such as *Darwinius masillae*. Moreover, the single-rooted P_2 would represent an advanced character in comparison with other cercamoniines such as *Donrussellia*, *Asiadapis*, or *Pronycticebus gaudryi*, all of them having double-rooted P_2 . If this was the case, the P_1 would be markedly shifted towards the buccal side of the mandible, occupying a much more buccal position than the rest of the premolars. Such an arrangement of the premolars has been described in other early primates such as *Teilhardina*, which shows a reduction of the size of the P_1 and a displacement of this premolar towards the buccal side from older to younger species, being this premolar lost in the most recent forms (Smith et al., 2006).

If the two roots correspond to a double-rooted P_2 , it would present a very oblique orientation with respect to the mesiodistal axis of the mandible. In this case, it would be similar to other cercamoniines like *Mazateronodon endemicus* that has imbricated third and fourth premolars obliquely oriented (Marigó et al., 2010) or *Marcgodinotius indicus*, which shows an oblique double-rooted P_2 (Rose et al., 2009). However, the obliquity of the P_2 would be even more marked in *A. roselli* than in *M. indicus*.

In order to discern between these two possibilities, several radiographs of the specimen IPS-2543 have been made, with different voltages ranging from 50 to 80 kV. The radiograph in which the image is clearer, corresponding to a voltage of 75 kV, is presented in Figure 5. This radiograph clearly shows the roots of P_3 and P_4 , which in both cases are long and divergent, but the two mesial roots cannot be distinguished, probably due to the preservation of the specimen. However, the space between the mesial root of the P_3 and the most mesial fragment of root, the end of which is directed backwards and reaches a very low position (Figure 5.2), seems to be not enough to house another root of the same length (as it would be expected if the two fragments of roots correspond to a double-rooted P_2 , with two roots divergent and similar in length, like those of the P_3 and P_4). It seems more likely that these fragments correspond to single-rooted P_1 and P_2 , with roughly parallel (not divergent) roots, being the former slightly longer than the latter.

In any case, none of these two possibilities can be accepted or refused, and more, well-pre-

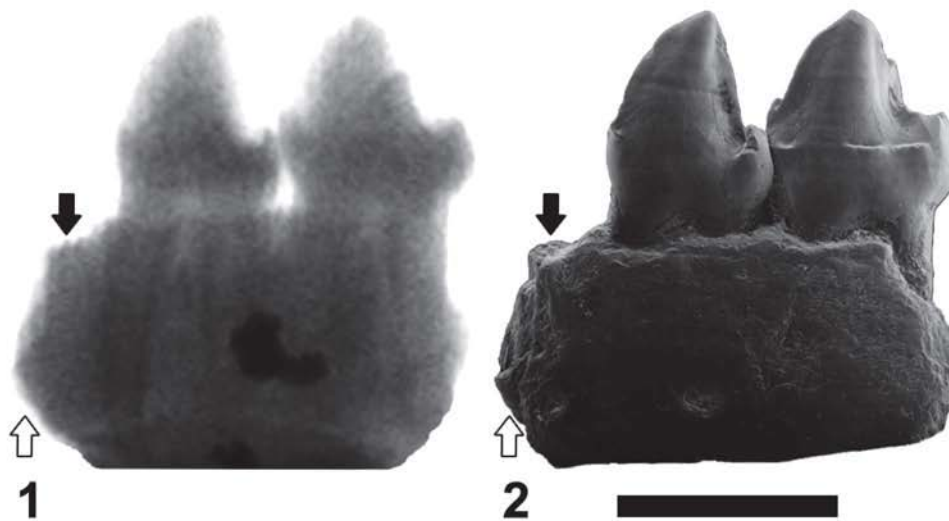


FIGURE 5. Radiograph represented with inverted colours (1) and ESEM micrograph (2) of the left mandible fragment of *Agerinia roselli* (IPS-2543) in buccal view. White arrows indicate the position of the most mesial root; black arrows indicate the position of the root immediately mesial with respect to the P₃. Scale bars represent 3 mm.

served material will be necessary to confirm the number of premolars of *A. roselli*. However, the presence of single-rooted P₁ and P₂ seem to be more plausible, because if the two roots correspond to a double-rooted P₂, it would present an unusual, extremely oblique orientation, very different to the mesiodistal alignment of P₃ and P₄.

Similarly, the morphology of the P₄ was not correctly described in previous works. The detailed observation of this premolar has led to the description of very small but distinct entoconid and hypoconid and a well-developed cristid obliqua, elements that were not depicted until now. In fact, the lack of a cristid obliqua in the P₄ was one of the criteria listed by Szalay (1971) in his generic diagnosis of *Agerinia*, but, as shown in Figure 2.1, this cristid is clearly distinct in the only known P₄ of *A. roselli*. Summarizing, the P₄ of this species shows better-differentiated cuspids than described by previous authors.

Regarding the lower molars, the redescription of the material from Les Saleres has also highlighted some features that were not described until now. Particularly, according to previous works (Crusafont-Pairó, 1967; Szalay, 1971; Szalay and Delson, 1979; Godinot, 2015) all the lower molars of *Agerinia* were characterized by the complete absence of a paraconid. Nevertheless, the detailed

observation of the lower molars of *A. roselli* from Les Saleres has allowed distinguishing a very small paraconid in two specimens (IPS-82816 and 82793), here interpreted as M₁. This interpretation is reinforced by the fact that the specimens IPS-1891, 2541, 2542, and 82794, preserving their original position in the mandible and thus clearly identified as M₂, lack any trace of paraconid. This way, we propose the presence or absence of this small paraconid as the most reliable criterion for differentiating first and second lower molars when they are found isolated. Szalay (1971) used the length of the trigonid to distinguish these two elements, based on the fact that, like in many other primates, the trigonid is progressively shorter from M₁ to M₃. However, we have observed certain variability in the length of the trigonid in the M₂ from Les Saleres. Among the four undoubtedly identified M₂, specimens IPS-2541 and 82794 display a very short and wide trigonid, whereas IPS-1891 and 2542 show a relatively long and narrow basin. Moreover, the presence of a minuscule hypoconulid in some M₁ and M₂ was not noted in the descriptions made by Szalay (1971).

Concerning the phylogenetic affinities of *Agerinia*, Herbomel and Godinot (2011) suggested that it could be very close to *Darwinius* although, as stated by these authors, these interpretations are

FEMENIAS-GUAL ET AL.: REDESCRIPTION OF *A. ROSELLI*

tentative and must be tested with more detailed analyses of the teeth of *D. masillae*, as well as with further descriptions of still unpublished material of *Agerinia* from the Paris Basin. Our detailed study of the material of *A. roselli* from Les Saleres confirms the resemblance in overall morphology with *Darwinius*, although clear differences also exist. The scarcity of material of *Agerinia roselli* and, especially, the lack of upper teeth hinder a more precise analysis of the dental morphology of this species. Therefore, further fieldwork allowing the recovery of additional material is necessary for improving the knowledge about this species and clarifying its relationships with other Adapiformes.

CONCLUSIONS

New material of *Agerinia roselli* from its type locality, Les Saleres, has been described. In addition, the sample from this site published by Crusafont-Pairó (1967) and Szalay (1971) has been carefully redescribed, since some inaccuracies were noted in previous studies of this species. This new description is accompanied by more accurate dental measurements and high-resolution images of all the available teeth from Les Saleres. An emended diagnosis is provided, emphasizing some traits such as the P₃ and P₄ subequal in height, the P₄ with well-developed cuspids and crests, lower molars with short talonid basins and protocristid subperpendicular to the lingual and buccal borders, and paraconid very small in the M₁ and absent in the M₂ and M₃. The presence of two root fragments in a mesial position with respect to the P₃ could indicate either the existence of single-rooted P₁ and P₂ or the presence of a very obliquely oriented double-rooted P₂. More material would be necessary to confirm the number of premolars of this species.

Among the most significant characters of *Agerinia roselli*, the minuscule paraconid in the M₁ has been identified in this study for the first time. Indeed, the presence of a distinct paraconid on the M₁ is proposed as the most reliable criterion to discern M₁ from M₂ when they are isolated. Other criteria used for distinguishing M₁ from M₂, particularly the length of the trigonid, have been demonstrated to be less consistent due to the high intraspecific variability. Finally, the body mass estimation made for this species, based on the area of the M₁ and M₂, indicates a weight ranging from 650 to 900 g approximately, similar to that of the extant *Nycticebus coucang* or *Lepilemur ankaranensis* and larger than interpreted in previous studies.

Summarizing, this work delivers new valuable data on the species *Agerinia roselli* and highlights its differences with other Eocene Adapiformes. However, the dental anatomy of this species is still not well known, mainly due to the lack of upper teeth. Further studies, involving new fieldwork and allowing the recovery of additional material, will surely improve the knowledge about this primate, its paleobiology, and its phylogenetic relationships.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are deeply indebted to Dr. M. Godinot, Dr. E. Herbomel, and the rest of the staff of the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, for their help and assistance when visiting their collections. We also thank Dr. B. Marandat (Université Montpellier 2) for his valuable comments and for providing essential literature for the development of this work. We want to thank Dr. J. Rosell (Universitat Autònoma de Barcelona) for providing very useful data about the Àger area, B. Moncunill-Solé (Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont) for her help with body mass estimation, and E. Gual (Centre de Restauració de Béns Mobles), for her kind assistance with the radiographs. We finally thank the handling editor A. Bush, and two anonymous reviewers for their constructive comments that greatly improved the manuscript.

This study has been supported by the projects "El registro fósil de primates de la Península Ibérica durante el Cenozoico: paleobiología, biocronología y contexto paleoambiental" (CGL2014-54373-P), Ministerio de Economía y Competitividad, Spanish Government, 'Estudi dels primats i faunes associades del Paleogen de Catalunya' (2014/100604), Generalitat de Catalunya, and the research group 'Grup de Recerca Consolidat Paleoprimatologia i paleontologia humana PIPH' (2014 SGR 416, GRC), Generalitat de Catalunya. J.F.-G. has been financed by the predoctoral scholarship BES-2012-052951 and the brief stay scholarship EEBB-I-14-08986 (Ministerio de Economía y Competitividad, Spanish Government). J.M. has been financed by the Fondation Fyssen.

REFERENCES

- Antunes, M.T., Casanovas, M.L., Cuesta, M.A., Checa, L., Santafé, J.V., and Agustí, J. 1997. Eocene mammals from Iberian Peninsula. In Aguilar, J.P., Legendre, S., and Michaux, J. (eds.), *Actes du Congrès Biochrom'97*. Mémoires et Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier, 21:337-352.

- Badiola, A., Checa, L., Cuesta, M.A., Quer, R., Hooker, J.J., and Astibia, H. 2009. The role of new Iberian finds in understanding European Eocene mammalian paleobiogeography. *Geologica Acta*, 7:243-258.
- Bajpai, S., Kapur, V.V., Thewissen, J.G.M., Das, D.P., Tiwari, B.N., Sharma, R., and Saravanan N. 2005. Early Eocene primates from Vastan Lignite Mine, Gujarat, western India. *Journal of the Palaeontological Society of India*, 50:43-54.
- Barnolas, A., Payros, A., Samsó, J.M., Serra-Kiel, J., and Tosquella, J. 2004. La Cuenca Surpirenaica desde el Ilerdiense medio al Priabonense, p. 313-320. In Vera, J.A. (ed.), *Geología de España*. SGE-IGME, Madrid.
- BiochroM'97. 1997. Synthèses et tableaux de corrélations. In Aguilar, J.P., Legendre, S., and Michaux, J. (eds.), *Actes du Congrès BiochroM'97*. Mémoires et Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier, 21:769-805.
- Checa, L. 1995. *Los perisodáctilos (Ungulata, Mammalia) del Eoceno catalán*. Unpublished PhD Thesis, University of Barcelona, Spain.
- Conroy, G.C. 1987. Problems of body-weight estimation in fossil primates. *International Journal of Primatology*, 8:115-137.
- Crusafont-Pairó, M. 1967. Sur quelques prosimiens de l'Eocène de la zone préaxiale pyrénéique et un essai provisoire de reclassification. *Problèmes actuels de Paléontologie - Évolution des Vertébrés. Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique*, 163:611-632.
- Crusafont-Pairó, M. 1973. El nombre genérico *Agerinia* sustituyendo a *Agerina*. *Acta Geológica Hispánica*, 8:150.
- Crusafont-Pairó, M. and Golpe-Posse, J.M. 1975. Les prosimiens de l'Éocène de la région préaxiale pyrénéique. II: Adapidae. *Problèmes actuels de Paléontologie - Évolution des Vertébrés. Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique*, 218:852-860.
- Crusafont-Pairó, M. and Rosell-Sanuy, J., 1966. Primera datación de los tramos superiores del Eoceno continental de la Cuenca de Ager (Provincia de Lérida). *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, 83:79-92.
- Egi, N., Takai, M., Shigehara, N., and Tsubamoto, T. 2004. Body mass estimates for Eocene eosimiid and amphipithecoid primates using prosimian and anthropoid scaling models. *International Journal of Primatology*, 25:211-236.
- Estravis, C. 2000. Nuevos mamíferos del Eoceno inferior de Silveirinha (Baixo Mondego, Portugal). *Coloquios de Paleontología*, 51:281-311.
- Femenias-Gual, J., Marigó, J., Minwer-Barakat, R., and Moyà-Solà, S. 2014. First remains of Euprimates from from Masia de l'Hereuet (early Eocene, Catalonia, Spain), p. 57. In Delfino, M., Carnevale, G. and Pavia, M. (eds.), *Abstract Book and Field Trip Guide of the XII Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Regione Piemonte, Torino.
- Femenias-Gual, J., Marigó, J., Minwer-Barakat, R., and Moyà-Solà, S. 2015. First postcranial material assigned to *Agerinia roselli* (Primates, Adapiformes) from Les Saleres (early Eocene, Catalonia, Spain) [abstract]. *American Journal of Physical Anthropology*, 156:131-132.
- Franzen, J.L. 1987. Ein neuer primate aus dem mitteleozän der grube Messel (Deutschland, S.-Hessen). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 91:151-187.
- Franzen, J.L. 2000a. *Europolemur kelleri* n. sp. von Messel und ein nachtrag zu *Europolemur koenigswaldi* (Mammalia, Primates, Notharctidae, Cercamoniinae). *Senckenbergiana Lethaea*, 80:275-287.
- Franzen, J.L. 2000b. Der sechste Messel-Primate (Mammalia, Primates, Notharctidae, Cercamoniinae). *Senckenbergiana Lethaea*, 80:289-303.
- Franzen, J.L. 2004. First fossil primates from Eckfeld Maar, middle Eocene (Eifel, Germany). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 97:213-220.
- Franzen, J.L., Gingerich, P.D., Habersetzer, J., Hurum, J.H., Koenigswald, W.v., and Smith, B.H. 2009. Complete Primate Skeleton from the middle Eocene of Messel in Germany: Morphology and Paleobiology. *PLoS One*, 4:e5723.
- Gebo, D.L. 2002. Adapiformes: Phylogeny and Adaptation, p. 21-43. In Hartwig, W.C. (ed.), *The primate Fossil Record*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gebo, D.L., Smith, T., and Dagosto, M. 2012. New postcranial elements for the earliest Eocene fossil primate *Teilhardina belgica*. *Journal of Human Evolution*, 63:205-218.
- Gebo, D.L., Smith, R., Dagosto, M., and Smith, T. 2015. Additional postcranial elements of *Teilhardina belgica*: The oldest European primate. *American Journal of Physical Anthropology*, 156:388-406.
- Geoffroy Saint-Hilaire, É. 1812. Tableau des quadrumanes. I. Ordre Quadrumanes. *Annales Muséum National d'Histoire Naturelle Paris*, 19:85-122.
- Gingerich, P.D. 1975. A new genus of Adapidae (Mammalia, Primates) from the late Eocene of southern France, and its significance for the origin of higher primates. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 24:163-170.
- Gingerich, P.D. 1976. Cranial anatomy and evolution of early Tertiary Plesiadapidae (Mammalia, Primates). *University of Michigan Papers on Paleontology*, 15:1-140.
- Gingerich, P.D. 1977. New Species of Eocene Primates and the Phylogeny of European Adapidae. *Folia Primatologica*, 28:60-80.
- Godinot, M. 1978. Un nouvel Adapidé (primate) de l'Éocène inférieur de Provence. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série D*, 286:1869-1872.

FEMENIAS-GUAL ET AL.: REDESCRIPTION OF *A. ROSELLI*

- Godinot, M. 1981. Les mammifères de Rians (Éocène inférieur, Provence). *Palaeovertebrata* 10:43-126.
- Godinot, M. 1983. *Contribution à l'étude des primates paléogènes d'Europe-systématique, locomotion*. Unpublished PhD Thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France.
- Godinot, M. 1988. Les primates adapidés de Bouxwiller (Eocène moyen, Alsace) et leur apport à la compréhension de la faune de Messel et à l'évolution des Anchomomyini. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 107:383-407.
- Godinot, M. 1998. A summary of adapiform systematics and phylogeny. *Folia Primatologica*, 69:218-249.
- Godinot, M. 2015. Fossil Record of the Primates from the Paleocene to the Oligocene, p. 1137-1259. In Henke, W. and Tattersall, I. (eds.), *Handbook of Paleoanthropology*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Berlin.
- Godinot, M., Crochet, J.Y., Hartenberger, J.L., Lange-Badré, B., Russell, D.E., and Sigé, B. 1987. Nouvelles données sur les mammifères de Palette (Eocène inférieur, Provence). *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Paläontologie*, 10:273-288.
- Grandidier, G. 1904. Un nouveau lémurien fossile de France, le *Pronycticebus gaudryi*. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 10:9-13.
- Herbomel, E. and Godinot, M. 2011. A new species of *Agerinia* (Primates, Adapiformes) and its bearing on the phylogenetic affinities of *Darwinius masillae*, p. 80-81. In Lehmann, T. and Schaal, S.F.K. (eds.), *The world at the time of Messel: Puzzles in palaeobiology, palaeoenvironment and the history of early primates*. 22nd International Senckenberg Conference. 15th-19th November 2011 Frankfurt am Main. Conference volume. Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung, Frankfurt am Main.
- Hoffstetter, R. 1977. Phylogénie des Primates: confrontation des résultats obtenus par les diverses voies d'approche du problème. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 4:327-346.
- Hooker, J.J. 1996. Mammalian biostratigraphy across the Paleocene-Eocene boundary in the Paris, London and Belgian basins. *Geological Society London Special Publications*, 101:205-218.
- Hooker, J.J. 2010. The mammal fauna of the early Eocene Blackheath Formation of Abbey Wood, London. *Monograph of the Palaeontographical Society, London*, 164:1-162.
- Hooker, J.J. 2012. A new omomyid primate from the earliest Eocene of southern England: First phase of microchoerine evolution. *Acta Palaeontologica Polonica*, 57:449-462.
- Le Gros Clark. W.F. 1934. On the skull structure of *Pronycticebus gaudryi*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1:19-27.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis* (tenth edition). Laurentii Salvii, Stockholm.
- Marandat, B. 1991. Mammifères de l'Ilerdien moyen (Éocène inférieur) des Corbières et du Minervois (Bas-Languedoc, France). Systématique, Biostratigraphie, Corrélations. *Palaeovertebrata*, 20:55-144.
- Marigó, J., Minwer-Barakat, R., and Moyà-Solà, S. 2010. New Anchomomyini (Adapoidea, Primates) from the Mazaterón middle Eocene locality (Almazán Basin, Soria, Spain). *Journal of Human Evolution*, 58:353-361.
- Marigó, J., Minwer-Barakat, R., and Moyà-Solà, S. 2011. New *Anchomomys* (Adapoidea, Primates) from the Robiacian (middle Eocene) of northeastern Spain. Taxonomic and evolutionary implications. *Journal of Human Evolution*, 60:665-672.
- Marigó, J., Minwer-Barakat, R., and Moyà-Solà, S. 2013. *Nievesia sossisensis*, a new anchomomyin (Adapiformes, Primates) from the early late Eocene of the southern Pyrenees (Catalonia, Spain). *Journal of Human Evolution*, 64:473-485.
- Marigó, J., Minwer-Barakat, R., Moyà-Solà, S., and López-Torres, S. 2012. First record of Plesiadapiformes (Primates, Mammalia) from Spain. *Journal of Human Evolution*, 62:429-433.
- Marigó, J., Roig, I., Seiffert, E.R., Moyà-Solà, S., and Boyer, D.M. 2016. Astragalar and calcaneal morphology of the middle Eocene primate *Anchomomys frontanyensis* (Anchomomyini): implications for early primate evolution. *Journal of Human Evolution*, 91:122-143.
- Marigó, J., Susanna, I., Minwer-Barakat, R., Madurell-Malapeira, J., Moyà-Solà, S., Casanovas-Vilar, I., Robles, J.M., and Alba, D.M. 2014. The primate fossil record in the Iberian Peninsula. *Journal of Iberian Geology*, 40:179-211.
- Minwer-Barakat, R., Marigó, J., and Moyà-Solà, S. 2010. A New Species of *Pseudoloris* (Omomyidae, Primates) from the middle Eocene of Sant Jaume de Frontanyà (Eastern Pyrenees, Spain). *American Journal of Physical Anthropology*, 143:92-99.
- Minwer-Barakat, R., Marigó, J., and Moyà-Solà, S. 2012. *Pseudoloris cuestai*, a new microchoerine (Omomyidae, Primates) from the middle Eocene from the Iberian Peninsula. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32:407-418.
- Minwer-Barakat, R., Marigó, J., and Moyà-Solà, S. 2013a. Redescription and designation of a neotype for *Pseudoloris reguanti* Crusafont-Pairó, 1967, an Eocene primate from the Iberian Peninsula. *American Journal of Physical Anthropology*, 151:245-251.
- Minwer-Barakat, R., Marigó, J., and Moyà-Solà, S. 2015a. *Necrolemur anadoni*, a new species of Microchoerinae (Omomyidae, Primates) from the middle Eocene of Sant Jaume de Frontanyà (Pyrenees, Northeastern Spain). *American Journal of Physical Anthropology*, 158:730-744.
- Minwer-Barakat, R., Badiola, A., Marigó, J., and Moyà-Solà, S. 2013b. First record of the genus *Microchoe-*

- rus* (Omomyidae, Primates) in the western Iberian Peninsula and its palaeobiogeographic implications. *Journal of Human Evolution*, 65:313-321.
- Minwer-Barakat, R., Marigó, J., Femenias-Gual, J., and Moyà-Solà, S. 2015b. New material of *Pseudoloris parvulus* (Microchoerinae, Omomyidae, Primates) from the late Eocene of Sossis (Northeastern Spain) and its implications for the evolution of *Pseudoloris*. *Journal of Human Evolution*, 83, 74-90.
- Peláez-Campomanes, P. 1995. Primates and rodents from the middle Eocene of Casa Ramón (Huesca, Spain). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 98:291-312.
- Rose, K.D., Rana, R.S., Sahni, A., Kumar, K., Missiaen, P., Singh, L., and Smith, T. 2009. Early Eocene primates from Gujarat, India. *Journal of Human Evolution*, 56:366-404.
- Rose, K.D., Rana, R.S., Sahni, A., and Smith, T. 2007. A new adapoid primate from the early Eocene of India. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 31:379-385.
- Rosell-Sanuy, J. and Llombart-Díaz, C. 1988. *Guia geològica del Montsec i de la vall d'Àger*. Centre Excursionista Catalunya, Editorial Montblanc-Martin, Barcelona.
- Russell, D.E., Louis, P., and Savage, D.E. 1967. Primates of the French early Eocene. *University of California Publications in Geological Sciences*, 73:1-46.
- Smith, T., Rose, K.D., and Gingerich, P.D. 2006. Rapid Asia–Europe–North America geographic dispersal of earliest Eocene primate *Teilhardina* during the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103:11223-11227.
- Szalay, F.S. 1971. The European adapid primates *Agerina* and *Pronycticebus*. *American Museum Novitates*, 2466:1-18.
- Szalay, F.S. and Delson, E. 1979. *Evolutionary History of the Primates*. Academic Press, New York.
- Thalmann, U. 1994. Die Primaten aus dem eozänen Geiseltal bei Halle/Saale (Deutschland). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 175:1-161.
- Thalmann, U., Haubold, H., and Martin, R.D. 1989. *Pronycticebus neglectus* – An almost complete adapid primate specimen from the Geiseltal (GDR). *Palaeovertebrata* 19:115-130.
- Trouessart, E.L. 1879. Catalogue des mammifères vivants et fossiles. *Revue et Magasin de Zoologie Pure et Appliquée, Paris*, 7:223-230.

3.2.

AGERINIA SMITHORUM SP. NOV.,
A NEW EARLY EOCENE PRIMATE FROM THE IBERIAN PENINSULA





Aquest apartat (pàgines 99-107) correspon a l'article:

Femenias-Gual, J., Minwer-Barakat, R., Marigó, J., Moyà-Solà, S., 2016. *Agerinia smithorum* sp. nov., a new early Eocene primate from the Iberian Peninsula. *American Journal of Physical Anthropology*, 161:116-124.

Aquest pot consultar-se en el següent enllaç:

<https://doi.org/10.1002/ajpa.23014>

A més a més, també inclou l'erratum d'aquest article (pàgina 108):

Erratum: *Agerinia smithorum* sp. nov., a new early Eocene primate from the Iberian Peninsula; 161: 116–124. Joan Femenias-Gual, Raef Minwer-Barakat, Judit Marigó and Salvador Moyà-Solà. DOI: 10.1002/ajpa.23014

Aquest pot consultar-se en el següent enllaç:

<https://doi.org/10.1002/ajpa.23289>

3.3.

AGERINIA MARANDATI SP. NOV.,
A NEW EARLY EOCENE PRIMATE FROM THE IBERIAN PENINSULA,
SHEDS NEW LIGHT ON THE EVOLUTION OF THE GENUS *AGERINIA*







Agerinia marandati sp. nov., a new early Eocene primate from the Iberian Peninsula, sheds new light on the evolution of the genus *Agerinia*

Joan Femenias-Gual¹, Raef Minwer-Barakat¹, Judit Marigó^{1,2}, Miquel Poyatos-Moré³ and Salvador Moyà-Solà^{1,4,5}

¹ Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Universitat Autònoma de Barcelona, Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain

² Centre de Recherches sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (CR2P, UMR 7207), Sorbonne Universités –MNHN, CNRS, UPMC-Paris6–, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France

³ Department of Geosciences, University of Oslo, Sem Sælands vei 1, Oslo, Norway

⁴ Unit of Anthropology, BABVE Department, Universitat Autònoma de Barcelona, Cerdanyola del Vallès, Barcelona, Spain

⁵ ICREA, Pg. Lluís Companys 23, Barcelona, Spain

ABSTRACT

Background. The Eocene was the warmest epoch of the Cenozoic and recorded the appearance of several orders of modern mammals, including the first occurrence of Euprimates. During the Eocene, Euprimates were mainly represented by two groups, adapiforms and omomyiforms, which reached great abundance and diversity in the Northern Hemisphere. Despite this relative abundance, the record of early Eocene primates from the European continent is still scarce and poorly known, preventing the observation of clear morphological trends in the evolution of the group and the establishment of phylogenetic relationships among different lineages. However, knowledge about the early Eocene primates from the Iberian Peninsula has been recently increased through the description of new material of the genus *Agerinia* from several fossil sites from Northeastern Spain.

Methods. Here we present the first detailed study of the euprimate material from the locality of Masia de l'Hereuet (early Eocene, NE Spain). The described remains consist of one fragment of mandible and 15 isolated teeth. This work provides detailed descriptions, accurate measurements, high-resolution figures and thorough comparisons with other species of *Agerinia* as well with other Eurasian notharctids. Furthermore, the position of the different species of *Agerinia* has been tested with two phylogenetic analyses.

Results. The new material from Masia de l'Hereuet shows several traits that were previously unknown for the genus *Agerinia*, such as the morphology of the upper and lower fourth deciduous premolars and the P₂, and the unfused mandible. Moreover, this material clearly differs from the other described species of *Agerinia*, *A. roselli* and *A. smithorum*, thus allowing the erection of the new species *Agerinia marandati*. The phylogenetic analyses place the three species of *Agerinia* in a single clade, in which *A. smithorum* is the most primitive species of this genus.

Discussion. The morphology of the upper molars reinforces the distinction of *Agerinia* from other notharctids like *Periconodon*. The analysis of the three described species of

Submitted 30 November 2016
Accepted 28 March 2017
Published 27 April 2017

Corresponding author
Joan Femenias-Gual,
joan.femenias@icp.cat

Academic editor
William Jungers

Additional Information and
Declarations can be found on
page 28

DOI 10.7717/peerj.3239

© Copyright
2017 Femenias-Gual et al.

Distributed under
Creative Commons CC-BY 4.0

OPEN ACCESS

How to cite this article Femenias-Gual et al. (2017), *Agerinia marandati* sp. nov., a new early Eocene primate from the Iberian Peninsula, sheds new light on the evolution of the genus *Agerinia*. *PeerJ* 5:e3239; DOI 10.7717/peerj.3239

the genus, *A. smithorum*, *A. marandati* and *A. roselli*, reveals a progressive change in several morphological traits such as the number of roots and the position of the P₁ and P₂, the molarization of the P₄, the reduction of the paraconid on the lower molars and the displacement of the mental foramina. These gradual modifications allow for the interpretation that these three species, described from the early Eocene of the Iberian Peninsula, are part of a single evolutionary lineage. The stratigraphical position of Masia de l'Hereuet and Casa Retjo-1 (type locality of *A. smithorum*) and the phylogenetic analyses developed in this work support this hypothesis.

Subjects Anthropology, Biodiversity, Paleontology, Taxonomy, Zoology

Keywords Adapiformes, Notharctidae, Paleogene, Spain

INTRODUCTION

One of the most important steps in the early radiation of the primate clade was the appearance and diversification of Euprimates, also known as true primates or primates of “modern aspect” (Bloch et al., 2007; Silcox et al., 2015). Within Euprimates, two main groups were differentiated in the early Eocene, Omomyiformes and Adapiformes, which may be related to the main clades of living primates (haplorhines and strepsirrhines, respectively) following the more accepted theory (e.g., Seiffert et al., 2009; Ni et al., 2013; Godinot, 2015). However, several researchers consider Adapiformes as the stem group of the clade Haplorhini (e.g., Gingerich et al., 2010; Gingerich, 2012).

The first records of these groups in Europe correspond to the omomyiforms *Teilhardina*, *Melaneremia* and *Nannopithec* and the adapiforms *Donrussellia*, *Cantius*, *Protoadapis* and *Agerinia* (Gebo, 2002; Godinot, 2015). Despite this relative diversity, the early Eocene primate record is still scarce and poorly known, preventing the establishment of clear phylogenetic relationships among known taxa. As the most common elements found in the fossil record are teeth, changes observed in dental morphology are the primary basis for distinguishing evolutionary lineages.

Recent works dealing with European Eocene primates have focused on the description of new material (Hooker, 2007; Hooker, 2012; Hooker & Harrison, 2008; Marigó, Minwer-Barakat & Moyà-Solà, 2011; Marigó, Minwer-Barakat & Moyà-Solà, 2013; Gebo, Smith & Dagosto, 2012; Gebo et al., 2015; Minwer-Barakat, Marigó & Moyà-Solà, 2012; Minwer-Barakat et al., 2013; Femenias-Gual et al., 2015), the revision of previous taxonomic assignments (Minwer-Barakat, Marigó & Moyà-Solà, 2013; Minwer-Barakat, Marigó & Moyà-Solà, 2016; Marigó et al., 2014) and the establishment of relationships between different taxa (Smith, Rose & Gingerich, 2006; Marigó, Minwer-Barakat & Moyà-Solà, 2010; Marigó, Minwer-Barakat & Moyà-Solà, 2013; Minwer-Barakat et al., 2017), with some exceptions focused on the diet (Ramdarshan, Merceron & Marivaux, 2012), the locomotor behaviour (Marigó et al., 2016) and the endocranial anatomy (Ramdarshan & Orliac, 2016) of several species. However, only a few contributions have been published regarding European primates from the early Eocene, recently including the revision of *Agerinia roselli* from Les Saleres and the description of the new species *Agerinia smithorum* from Casa Retjo-1 (Femenias-Gual et al., 2016a and Femenias-Gual et al., 2016b, respectively).

The former work allowed for the identification of several traits of *A. roselli* that were not described previously, such as the presence of two roots situated mesially with respect to the P_3 or the presence of a tiny paraconid on the M_1 . On the other hand, *A. smithorum* is characterized by the presence of a two-rooted P_2 , a well-developed paraconid on the M_1 and a tiny one on the M_2 , among other features. Based on these primitive traits, these authors proposed *A. smithorum* as a probable ancestor of *A. roselli*.

Here we present the first detailed study of new euprimate material found in the locality of Masia de l'Hereuet (early Eocene, NE Spain), where the presence of the plesiadapiform *Arcius* was already noted by [Marigó et al. \(2012\)](#). A preliminary study of this material was made by [Femenias-Gual et al. \(2014\)](#), who did not give a taxonomic determination. In the present work, after comparison with the material of *A. roselli* from Les Saleres and *A. smithorum* from Casa Retjo-1, all the euprimate teeth found from Masia de l'Hereuet can be confidently assigned to the genus *Agerinia*. Moreover, some morphological traits different from those of *A. roselli* and *A. smithorum* allow the erection of a new species. The material from Masia de l'Hereuet allows the first description of the deciduous upper and lower teeth of *Agerinia*; in addition, this sample includes several upper molars, which were still unknown for *A. roselli* and *A. smithorum*, and only known for some small samples of *Agerinia* sp. such as those from Casa Ramón and Condé-en-Brie ([Peldéz-Campomanes, 1995](#); [Herbomel & Godinot, 2011](#)).

GEOLOGICAL SETTING

The fossil site of Masia de l'Hereuet is located to the south of the path that connects the villages of Corçà and Agulló ([Fig. 1](#)), in the western sector of the Àger valley (Lleida province, NE Spain). Geologically, this locality is situated in the continental Eocene deposits of the Corçà formation in the Àger sub-basin, included in the south Pyrenean foreland basin ([Puigdefàbregas et al., 1989](#)). The continental deposits of the Corçà Formation overlie early Eocene transitional deltaic deposits of the Ametlla Formation ([Mutti et al., 1985](#); [Dreyer & Fält, 1993](#); [Zamorano, 1993](#)), and are mainly made up of different terrigenous deposits, including clays and sandstones interbedded with some conglomeratic levels. Fine grained deposits (mainly clays) are interpreted as floodplain deposits, while sandstones and conglomerates are related to complex multi-storey stacking of braided and meandering river channels ([Crusafont-Pairó & Rosell-Sanuy, 1966](#); [Solé, 1985](#); [Checa, 1995](#); [Poyatos-Moré et al., 2013](#)).

Several fossil-bearing levels have been identified within the deposits of the Corçà Formation in the Àger sub-basin, including the locality of Casa Retjo-1, type locality of the species *Agerinia smithorum*. Two representative sedimentary logs were measured in the sections of Masia de l'Hereuet and L'Ametlla del Montsec (where Casa Retjo-1 is located), separated by approximately 11 km ([Fig. 1](#)). Their stratigraphic correlation is shown in [Fig. 2](#). In both sections, the lithology is mainly composed of several 5–20 m-thick fluvial sand-rich units alternating with 10's m-thick, fine-grained packages of floodplain mudstones (Corçà Fm.), and overlying transitional deltaic deposits (Ametlla Fm.). The correlation between the two studied sections allows placing the Masia de l'Hereuet fossil site stratigraphically two fluvial units above Casa Retjo-1, indicating a relative younger age for the former locality.

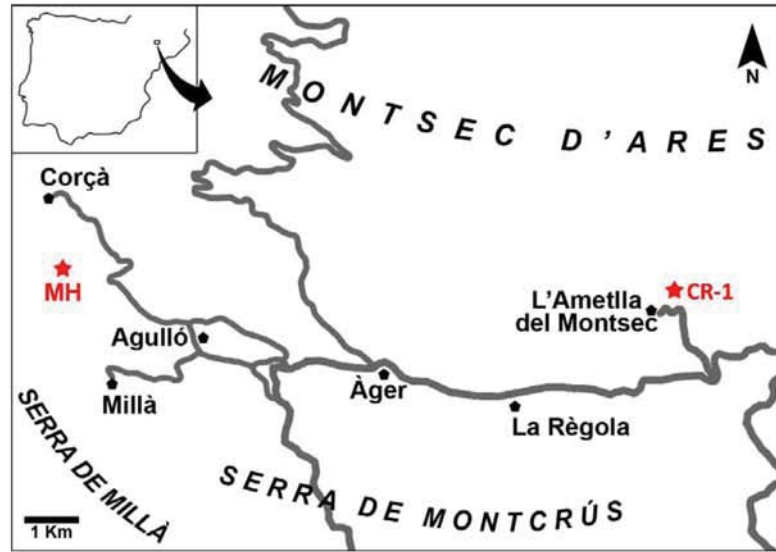


Figure 1 Map of the Àger sub-basin (Southern Pyrenean Basins, NE Spain). Red stars represent the placement of the early Eocene fossil sites Masia de l'Hereuet (MH) and Casa Retjo-1 (CR-1). Modified from *Femenias-Gual et al. (2016b)*.

The mammalian fossil remains found in Masia de l'Hereuet allowed *Antunes et al. (1997)* to assign this site to the Grauvian (MP10, Reference Level of the mammalian biochronological scale for the European Palaeogene, *Schmidt-Kittler, 1987; Aguilar, Legendre & Michaux, 1997*). Later on, *Badiola et al. (2009)* considered that this fossil site was older than previously thought, and assigned Masia de l'Hereuet to the Neustrian (MP8+9) after a revision of the rodents, artiodactyls and perissodactyls from this locality. Recently, the lizards from Masia de l'Hereuet have also been described by *Bolet (in press)*.

MATERIAL AND METHODS

Studied material

The material studied comes from the fossil site Masia de l'Hereuet and consists of a right mandible fragment (IPS-82807) that preserves the teeth from P₂ to P₄ and the root of the P₁, and 15 isolated teeth identified as: one right and one left dP₄ (IPS-82796; IPS-82797); one left P₄ (IPS-82806); two complete and one broken left M₁ (IPS-82800; IPS-82801; IPS-82802); one complete left M₂ and one fragment of a right M₂ (IPS-82805; IPS-82798); two left M₃ (IPS-82803, IPS-82804); one right dP₄ (IPS-82814); one entire and one broken left M¹ (IPS-82808; IPS-82809); one left M² (IPS-82815); and one left M³ (IPS-82799). All this material is housed at the Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, ICP (Sabadell, Spain).

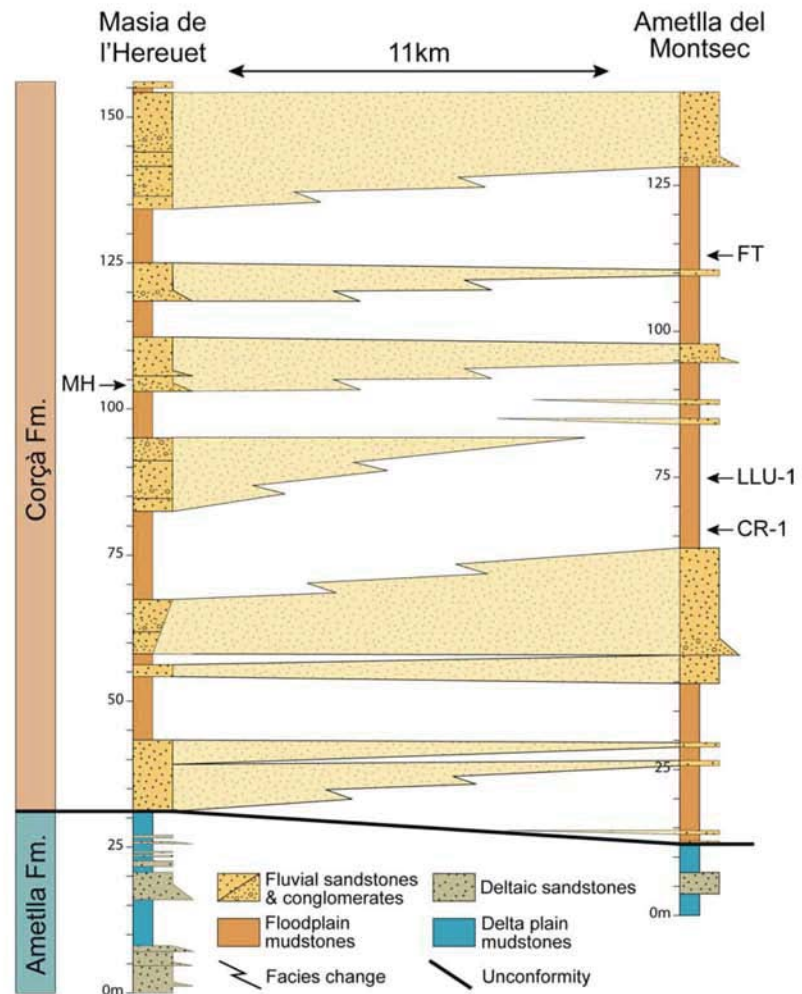


Figure 2 Regional correlation between the sections of Masia de l'Hereuet and L'Ametlla del Montsec. The scheme shows the thickness and lateral facies changes of the main sandstone units and the location of the fossil sites: Masia de l'Hereuet (MH), Font del Torricó (FT), Casa Llúcio-1 (LLU-1) and Casa Retjo-1 (CR-1).

Comparative sample

The material studied from Masia de l'Hereuet has been directly compared with the specimens of *Agerinia roselli* from Les Saleres (Spain) and *Agerinia smithorum* from Casa Retjo-1 (Spain), both stored at the ICP collections. In addition, the studied sample

has been compared with *Agerinia* cf. *roselli* from Azillanet (France), belonging to the collections of the Université de Montpellier; and with *Agerinia* sp. from Condé-en-Brie (France), *Donrussellia gallica*, *Pronycticebus gaudryi* and *Protoadapis curvicauspidens*, which are stored at the MNHN. It has also been compared with high-quality casts of *Periconodon huerzeleri*, *Donrussellia magna*, *Donrussellia provincialis*, *Europolemur klatti*, *Protadapis ignoratus*, *Cantius eppsi*, *Marcgodinotius indicus* and *Asiadapis cambayensis*, also stored in the MNHN. Finally, comparisons with *Agerinia* sp. from Casa Ramón (Spain), cf. *Agerinia* from Rians (France), *Periconodon* sp. from Eckfeld Maar (Germany), *Periconodon lemoinei*, *Periconodon jaegeri*, *Donrussellia lusitanica*, *Donrussellia russelli*, *Donrussellia lousi*, *Darwinius masillae*, *Europolemur koenigswaldi*, *Europolemur dunai*, *Europolemur kelleri*, *Protoadapis angustidens*, *Protoadapis brachyrhynchus*, *Protoadapis weigelti*, *Protoadapis muechelnsis* and *Cantius savagei*, are based on published data.

Dental nomenclature, measurements and micrographs

The dental nomenclature used in the descriptions is that proposed by Szalay & Delson (1979). Measurements have been taken with an optic caliper “Nikon measuroscope 10” connected to a monitor “Nikon SC112”, using the criteria described by Marigó, Minwer-Barakat & Moyà-Solà (2010). Micrographs have been taken using the Environmental Scanning Electron Microscope (ESEM) at Universitat de Barcelona.

New zoological taxonomic name

The electronic version of this article in Portable Document Format (PDF) will represent a published work according to the International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN), and hence the new names contained in the electronic version are effectively published under that Code from the electronic edition alone. This published work and the nomenclatural acts it contains have been registered in ZooBank, the online registration system for the ICZN. The ZooBank LSIDs (*Life Science Identifiers*) can be resolved and the associated information viewed through any standard web browser by appending the LSID to the prefix <http://zoobank.org/>. The LSID for this publication is: urn:lsid:zoobank.org:pub:729814E7-5509-48C1-9FF0-84D3E515D909. The online version of this work is archived and available from the following digital repositories: PeerJ, PubMed Central and CLOCKSS.

Phylogenetic analyses

Two phylogenetic analyses were run using a version of a character-taxon matrix of living and extinct primates as well as euarchontan outgroups that was originally published by Seiffert et al. (2005). This matrix has been successively modified (Seiffert et al., 2009) and a recent version was used by Marigó et al. (2016). The matrix analysed here (Data S1) includes 391 characters and 109 taxa for the first analysis, or 112 taxa for the second analysis (see ‘Results of the Phylogenetic Analyses’). The three taxa added in the matrix for the second analysis are *Donrussellia gallica*, *Periconodon huerzeleri* and *Darwinius masillae*. Their codification was taken from older versions of the matrix used by Seiffert et al. (2010) and Marigó, Minwer-Barakat & Moyà-Solà (2011). In both analyses some multistate characters were treated as ordered, and those with polymorphisms scored as intermediate

states were scaled to a half-step so that transitions between adjacent “fixed” states in morphoclines were equal to one full step. Both parsimony analyses were run in PAUP 4.0b10 (Swofford, 1998) for 5,000 replicates with random addition sequence and the tree-bisection-reconnection branch-swapping algorithm. Both analyses were constrained by a molecular scaffold using a constraint tree (Data S2), and treated premolar loss as reversible.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Order PRIMATES *Linnaeus, 1758*
 Suborder STREPSIRRHINI *Geoffroy Saint-Hilaire, 1812*
 Infraorder ADAPIFORMES *Hoffstetter, 1977*
 Family NOTHARCTIDAE *Trouessart, 1879*
 Genus *AGERINIA* *Crusafont-Pairó, 1973*

AGERINIA MARANDATI sp. nov.

urn:lsid:zoobank.org:act:02E82A3B-58B0-4FB8-AE2C-64E1517A0F24

[Figs. 3–5](#)

Derivation of name. This species is named after Bernard Marandat (Institut des Sciences de l'Évolution, Université de Montpellier, France), in recognition of his outstanding contribution to the knowledge of Paleogene mammals.

Holotype. Left isolated M_1 (IPS-82801) from Masia de l'Hereuet, stored in the Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP), Sabadell, Spain.

Hypodigm. Right mandible fragment preserving the root of P_1 and the teeth from P_2 to P_4 (IPS-82807); one right and one left dP_4 (IPS-82796; IPS-82797); one left P_4 (IPS-82806); two complete and one broken left M_1 (IPS-82800; IPS-82801; IPS-82802); one complete left M_2 and one fragment of a right M_2 (IPS-82805; IPS-82798); two left M_3 (IPS-82803, IPS-82804); one right dP^4 (IPS-82814); one entire and one broken left M^1 (IPS-82808; IPS-82809); one left M^2 (IPS-82815); and one left M^3 (IPS-82799), all from Masia de l'Hereuet.

Occurrence. Masia de l'Hereuet, Àger sub-basin (Southern Pyrenean Basins, Lleida province, NE Spain); early Eocene (Neustrian, MP8+9, Mammal Paleogene Reference Level).

Diagnosis. Medium-sized notharctid. P_1 and P_2 single-rooted. P_4 with well-developed protoconid and metaconid, distinct paraconid, hypoconid and cristid obliqua. M_1 with a voluminous paraconid, open trigonid basin, trigonid clearly narrower than the talonid, protocristid oblique to the lingual and buccal borders. M_2 and M_3 without paraconid, closed trigonid basin, trigonid nearly equal in width to the talonid, and a protocristid subperpendicular to the lingual and buccal borders. Upper molars with paraconule more developed than the metaconule, and without pericone. M^1 and M^2 with distinct hypocone and well-developed preparaconule crista and hypoparacrista, joining paracone and paraconule.

Differential diagnosis. *Agerinia marandati* differs from *A. roselli* in having a less molarized P_4 (lacking an entoconid), a relatively large M_1 paraconid, an open M_1 trigonid basin and

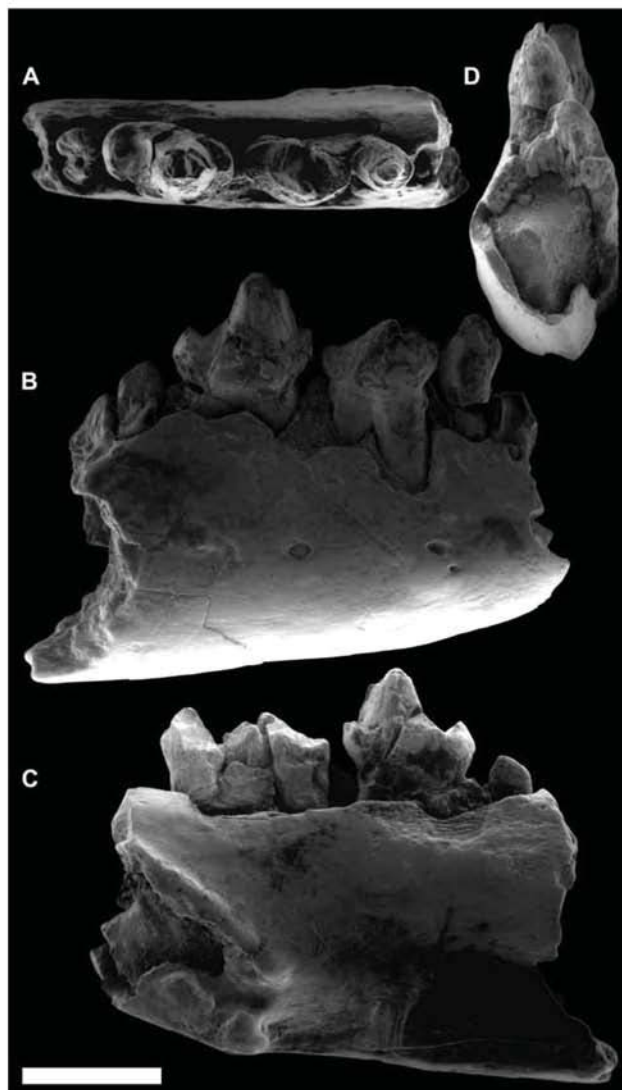


Figure 3 ESEM images of *Agerinia marandati* sp. nov. from Masia de l'Hereuet. Right mandible (IPS-82807) with alveoli of the canine and P₁, premolars from P₂ to P₄, and mesial root of the M₁ in occlusal (A), buccal (B), lingual (C) and mesial (D) views. Scale bar represents 3 mm.

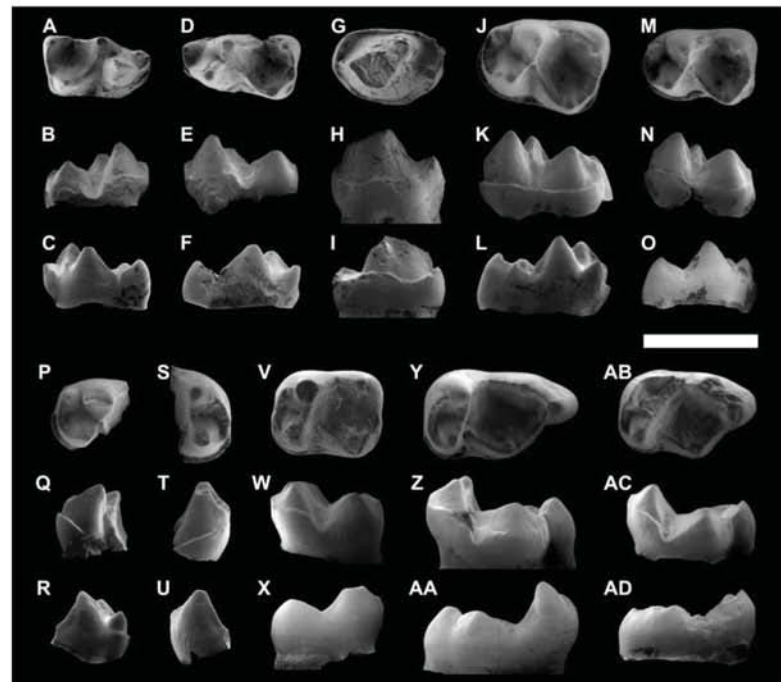


Figure 4 ESEM images of isolated lower teeth of *Agerinia marandati* sp. nov. from Masia de l'Hereuet. IPS-82796, right dP₄ in occlusal (A), buccal (B) and lingual (C) views. IPS-82797, left dP₄ in occlusal (D), buccal (E) and lingual (F) views. IPS-82806, left P₄ in occlusal (G), buccal (H) and lingual (I) views. IPS-82801 (holotype), left M₁ in occlusal (J), buccal (K) and lingual (L) views. IPS-82800, left M₁ in occlusal (M), buccal (N) and lingual (O) views. IPS-82802, fragment of left M₁ in occlusal (P), buccal (Q) and lingual (R) views. IPS-82798, fragment of right M₂ in occlusal (S), buccal (T) and lingual (U) views. IPS-82805, left M₂ in occlusal (V), buccal (W) and lingual (X) views. IPS-82803, left M₃ in occlusal (Y), buccal (Z) and lingual (AA) views. IPS-82804, left M₃ in occlusal (AB), buccal (AC) and lingual (AD) views. Scale bar represents 3 mm.

a protocristid that is more oblique to the lingual and buccal borders on the M₁. *Agerinia marandati* differs from *A. smithorum* in having a single-rooted P₂, a more molarized P₄ (showing distinct paraconid and hypoconid) and in lacking a paraconid on the M₂. *Agerinia marandati* differs from *Pronycticebus gaudryi* in the less bulbous cuspids, the single-rooted P₁, the absence of paraconid on the M₂ and M₃, and the less developed hypocone, parastyle and metastyle on the upper molars. It further differs from *Europolemur* in the smaller size and in the much more developed paraconid on the M₁. It differs from *Protoadapis* in the much less robust cusps, in having P₃ and P₄ similar in height and in the well-developed paraconid on the M₁. *Agerinia marandati* differs from *Cantius eppi* and *Cantius savagei* in its smaller size and less inflated cusps. It further differs from *Cantius eppi* in the lack of paraconid on the M₂ and M₃, in the better-developed hypocone,

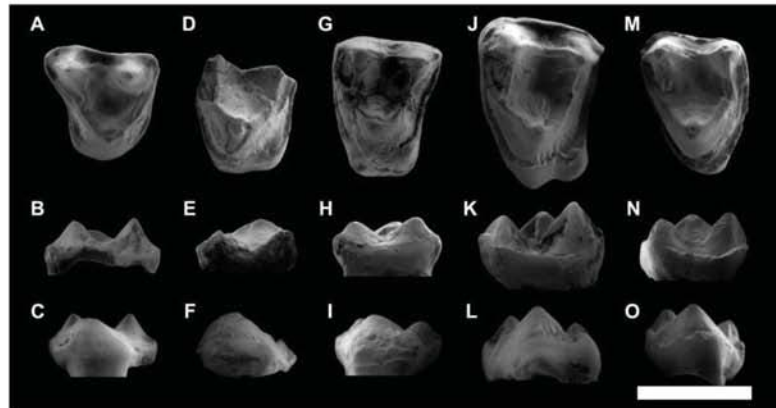


Figure 5 ESEM images of isolated upper teeth of *Agerinia marandati* sp. nov. from Masia de l'Hereuet. IPS-82814, right dP¹ in occlusal (A), buccal (B) and lingual (C) views. IPS-82809, fragment of left M¹ in occlusal (D), buccal (E) and lingual (F) views. IPS-82808 left M¹ in occlusal (G), buccal (H) and lingual (I) views. IPS-82815, left M² in occlusal (J), buccal (K) and lingual (L) views. IPS-82799, left M³ in occlusal (M), buccal (N) and lingual (O) views. Scale bar represents 3 mm.

hypoparacrista and hypometacrista and the less-developed paraconule, metaconule and lingual cingulum on the upper teeth. Furthermore, it differs from *Cantius savagei* in the narrower M₁ and in the slightly longer talonid basin. Besides, *Agerinia marandati* differs from *Marcgodinotius indicus* in its smaller size, in the single-rooted P₂, the differentiated paraconid and metaconid on the P₄, the lack of paraconid on the M₂ and M₃, and in the less concave mesial and distal borders in the upper molars. *A. marandati* differs from *Asiadapis cambayensis* in the presence of a P₁, the better-developed paraconid on the M₁, and in the more developed hypocone, paraconule and metaconule on the upper molars. *Measurements*. See [Table 1](#).

Description

Mandible. This specimen preserves the distal part of the canine alveolus, which is placed just mesially with respect to the P₁, with no diastema between these two teeth. The P₁ root is preserved, which corresponds to a small premolar, and is aligned with the rest of the teeth on the longitudinal axis of the mandible. The mandible preserves all the teeth from P₂ to P₄ and the mesial root of the M₁; however, they are all damaged. Furthermore, on the lingual side of the mandible, below the P₁ and P₂, a slightly protruding stripe can be observed descending from the mesial to the distal part, probably indicating an unfused mandible. On the buccal side of the mandible there are three mental foramina of similar size and a tiny one mesially situated just on the bottom of the central one. The mesial-most foramen is broken and placed between the alveoli of the canine and P₁. The central foramina are situated between the root of the P₂ and the mesial root of the P₃ and the distal-most foramen is placed underneath the mesial root of the P₄.

Table 1 Teeth measurements (in mm) of *Agerinia marandati* sp. nov. from Masia de l'Hereuet.

Catalogue number	Tooth	Length	Width
IPS-82796	dP ₄	2.98	1.61
IPS-82797	dP ₄	3.18	1.81
IPS-82807	P ₂	≥1.58	≥1.22
	P ₃	≥2.68	≥1.61
	P ₄	≥3.16	≥1.99
IPS-82806	P ₄	3.21	2.25
IPS-82800	M ₁	3.11	2.14
IPS-82801	M ₁	3.70	2.60
IPS-82802	M ₁	–	–
IPS-82805	M ₂	3.05	2.50
IPS-82798	M ₂	–	–
IPS-82803	M ₃	4.18	2.51
IPS-82804	M ₃	3.55	2.36
IPS-82814	dP ⁴	3.13	3.19
IPS-82808	M ¹	3.00	3.86
IPS-82809	M ¹	–	–
IPS-82815	M ²	3.72	4.68
IPS-82799	M ³	2.94	3.83

dP₄. The trigonid is elongated, much longer than wide; it is slightly shorter and clearly narrower than the talonid. There is a broad space separating the paraconid and metaconid. The trigonid is open lingually. The paraconid is well differentiated, clearly smaller than protoconid and metaconid, and placed in the mesiolingual extreme of the tooth. The paracristid runs buccally from the paraconid and curves distally reaching the protoconid. The protoconid is located mesially with respect to the metaconid. Both cuspids are similar in height and connected by a protocristid, oblique to the buccal and lingual borders. There is no premetacristid. The cristid obliqua reaches the apex of the metaconid. The talonid basin is deep. The hypoconid is placed mesially with respect to the entoconid. The postcristid is thickened at its central part, but it does not bear a distinct hypoconulid. There is a well-marked notch that separates the preentocristid and the postmetacristid. The buccal cingulid is slightly marked and restricted to the mesiobuccal corner of the tooth, from the buccal base of paraconid to the distal base of protoconid. There are two roots.

P₂. The *P₂* is slightly longer than broad, with an oval outline. It is larger than *P₁* (based on the size of the roots), and clearly smaller than *P₃* and *P₄*. The morphology is rather simple, with a single distinguishable cuspid (protoconid) and two sharp cristids directed mesially and distally from the apex to the base of the crown. At the distal end of the tooth, there is a small but distinguishable bulge centrally located. There is a weak cingulid on the mesial part of the tooth, and a more developed cingulid occupying the distolingual and the distobuccal borders. There is only one root.

P₃. There is only one *P₃* known, twice long as it is broad. The crown is strongly damaged, preventing the observation of the dental morphology. However some traits can be described,

particularly the presence of a protuberance on the distal end of the crown, centrally located, that does not constitute a clear cuspid. The buccal and lingual cingulids are faintly marked and restricted to the mesial and distal ends of the tooth. On the distolingual corner, the lingual cingulid encloses an incipient and shallow talonid basin. There are two roots.

P₄. The *P₄* is larger than *P₃*. The outline is oval, somewhat more mesiodistally elongated in specimen IPS-82807 than in IPS-82806. There is a distinct paraconid in mesiolingual position. The paracristid descends from the protoconid apex, curving linguallly at its end and reaching the paraconid. The metaconid, clearly distinguishable, is attached to the distolingual side of the protoconid in specimen IPS-82806 (the poor preservation of specimen IPS-82807 prevents the observation of this trait). There is a distinct cristid obliqua that runs from the joint between protoconid and metaconid to the hypoconid, which is centrally located at the distal side of the tooth (this trait is also only observed in specimen IPS-82806). The hypoconid is as high as the paraconid. The buccal and lingual cingulids, high and well marked, surround the entire base of the tooth in specimen IPS-82806; in IPS-82807 these cingulids seem less marked, but it can be due to the bad preservation of this specimen. The lingual cingulid encloses a shallow talonid basin, restricted to the distolingual corner. There are two roots.

M₁. The trigonid is shorter and much narrower than the talonid. The trigonid basin is as long as it is wide and it is open between the paraconid and the metaconid. The paraconid is well differentiated but clearly smaller than the other trigonid cuspids; it is placed on the mesiolingual corner of the tooth, closer to the metaconid than to the protoconid. The paracristid runs mesially from the protoconid and, at the mesiobuccal corner of the tooth, curves buccally reaching the paraconid. The protoconid is located in a more mesial position than the metaconid. Both cuspids are connected by a protocristid, clearly oblique to the lingual and buccal borders, that shows a well-marked V-shaped valley. In the specimens IPS-82800 and IPS-82801, there is no premetacristid, whereas IPS-82802 shows a cristid directed mesially from the metaconid, which does not reach the paraconid. In this latter specimen, the metaconid apex is slightly curved distally. The cristid obliqua reaches the trigonid wall at the level of the buccal base of the metaconid. The talonid basin is clearly deeper than the trigonid basin. The hypoconid is placed mesially with respect to the entoconid. The postcristid connects the hypoconid and entoconid, which shows several enamel swellings that do not constitute a distinct hypoconulid. The preentocristid connects to the postmetacristid closing the talonid linguallly. IPS-82801 shows a small but well differentiated bulge on the middle of the preentocristid. The buccal cingulid runs from the mesiobuccal base of the paraconid to the distolingual base of the hypoconid. This cingulid is very strong on the mesial border and below the protoconid, and weaker at the level of the talonid, being interrupted below the hypoconid in IPS-82800.

M₂. The trigonid is wider than long; it is much shorter than the talonid, but similar in width, and therefore the outline of the tooth is rectangular. There is no paraconid. The paracristid runs from the protoconid, surrounding the mesial border and continuing into a premetacristid that reaches the metaconid, closing the trigonid basin linguallly. The protoconid is located in a slightly more mesial position than the metaconid, so the protocristid is almost perpendicular to the buccal and lingual borders of the tooth. The

crístid obliqua reaches the trigonid wall close to the lingual base of protoconid. The talonid basin is closed, moderately shallow and as wide as it is long. The hypoconid is slightly more voluminous than the entoconid and placed in a slightly more mesial position. The postcrístid joins hypoconid and entoconid; at its distobuccal part, it thickens forming a tiny hypoconulid. The preentocrístid and postmetacrístid are connected, closing the talonid basin lingually. The buccal cingulid is weak and restricted to the base of the protoconid. *M*₃. The trigonid is much shorter than the talonid and similar in width. There is no paraconid. The paracrístid continues into a premetacrístid reaching the metaconid, so the trigonid basin is closed. The protoconid is placed in a slightly more mesial position than the metaconid. The protocrístid is nearly perpendicular to the buccal and lingual margins of the tooth. The crístid obliqua is straight and reaches the trigonid wall in a more buccal position than in the *M*₂. The talonid basin is closed, moderately deep and longer than wide. The hypoconid is slightly more voluminous and placed more mesially than the entoconid. Preentocrístid and postmetacrístid are connected, closing the talonid buccally. The hypoconulid lobe is prominent, but longer and better differentiated from the talonid basin in IPS-82803 than in IPS-82804. The postentocrístid shows a slightly marked valley between the hypoconulid and the entoconid in specimen IPS-82803. The buccal cingulid is visible on the base of the protoconid. On IPS-82803 a very weak cingulid is hardly observed on the buccal base of the hypoconid.

*dP*⁴. The specimen is eroded, lacking the enamel. The outline is subtriangular, with the buccal side longer than the lingual side and it has three main cusps: paracone, metacone and protocone. There is no hypocone. The trigon basin is quite deep. The preparacrístid is slightly marked and runs from the apex of the paracone, curving buccally, reaching the mesiobuccal corner, which is broken. The postparacrístid runs distally from the paracone and connects to the premetacrístid, which reaches the metacone. The postmetacrístid is straight and connects the metacone to the distobuccal corner of the tooth. The protocone is slightly lower than paracone and metacone. The preprotocrístid connects the protocone to a small paraconule. The preparaconule crístid runs around the mesiobuccal half of the tooth, from the paraconule to the mesiobuccal corner. The metaconule is more developed than the paraconule. Three crístae run from the metaconule: a well-marked postprotocrístid that connects to the protocone, a short premetaconule crístid, which is directed to the metacone but does not reach its apex, and a longer postmetaconule crístid (also known as lateral posterior transverse crístid) that borders the distal margin of the tooth and reaches the postmetacrístid at the distobuccal corner of the tooth. There is a faint anterocingulum that runs from the mesiolingual base of the protocone to the mesial half of the tooth, reaching the preparaconule crístid. The postcingulum is restricted to the distolingual corner of the tooth, reaching the postmetaconule crístid. There are three roots.

*M*¹. The outline is subtriangular, being much wider than long and with the buccal side somewhat longer than the lingual one. The trigon basin is deep. The paracone is somewhat larger than the metacone; the protocone is slightly lower than the buccal cusps, and the hypocone is clearly smaller and lower than the rest. The preparacrístid is weak. From the apex of the paracone, a straight postparacrístid descends distally and connects with the premetacrístid that reaches the metacone apex. The postmetacrístid is straight and runs from

the apex of metacone to the distobuccal corner of the tooth. The paraconule is much more developed than the metaconule; it has two buccal cristae: a preparaconule crista, reaching the end of the preparacrista at the mesiobuccal corner of the tooth, and a hypoparacrista that reaches the apex of the paracone. These cristae enclose a well-developed basin mesiolingual to the paracone. The preprotocrista is well marked and connects the paraconule and the protocone. The metaconule is connected to the metacone by a hypometacrista and to the protocone by a postprotocrista. There is a small but distinct hypocone at the distolingual corner of the tooth; it is weakly connected to the base of the protocone by a very short and low postprotocingulum. There is a weak buccal cingulum restricted to the central part of the buccal border, between paracone and metacone. The anterocingulum is marked and connects to the preparaconule crista; it is longer in IPS-82809 than IPS-82808, surrounding the mesiolingual corner in the former. The posthypocone crista continues in a long and well-marked postcingulum that occupies the entire distal border, being interrupted at the distobuccal corner, without connecting to the postmetacrista. The specimen IPS-82808, shows a slightly wrinkled enamel surface at the lingual base of the protocone.

M^2 . It is larger than the M^1 , subtriangular, with the lingual side slightly shorter than the buccal side. The trigon basin is very deep. The paracone is slightly larger than the metacone and similar in height to the protocone. The preparacrista is well marked and straight; it connects the paracone to a small parastyle. The postparacrista and premetacrista are sharp and descend strongly, so their connection is placed in a very low position. The postmetacrista descends from the apex of the metacone and curves slightly towards the buccal side, reaching the distobuccal corner of the tooth. It thickens at its distal end, forming an incipient metastyle. Paraconule and metaconule are similar in size. From the paraconule, a preparaconule crista borders the mesial part of the tooth, reaching the parastyle. There is a deep basin mesiolingual with respect to the paracone, enclosed by the preparaconule and hypoparacrista. From the protocone, the preprotocrista and the postprotocrista connect to the paraconule and the metaconule, respectively. The hypometacrista is well marked and joins the metaconule with the metacone. There is a well-developed hypocone, placed in a marginal position at the distolingual corner of the tooth and protruding strongly on the outline of the molar. It is connected to the distal base of protocone by a short postprotocingulum. There is no pericone. The buccal cingulum is well developed and runs from the parastyle to the distobuccal corner of the tooth, without meeting the metastyle. The anterocingulum is also strong; it starts at the mesiolingual corner of the tooth and connects to the preparaconule crista. The anterocingulum continues into a lingual cingulum, which is crenulated at the base of the protocone. The posthypocone crista continues in a postcingulum that extends to the distobuccal corner of the tooth, without connecting to the metastyle. This cingulum encloses a very small talon basin. This specimen shows slight enamel wrinkling, especially on the trigon basin and on the distolingual base of protocone.

M^3 . The outline is triangular. The paracone is notably larger than the metacone and similar in height to the protocone. The trigon basin is deep. There is no hypocone. The preparacrista is curved lingually and connects the paracone to a hardly distinct parastyle. The postparacrista and premetacrista are well marked. The postmetacrista is very weak

and curved buccally; it reaches the distobuccal corner of the tooth, without forming a metastyle. The conules are much less developed than in the M^1 and M^2 : the paraconule is a mere thickening of the preprotocrista, and the metaconule is absent. The preparaconule crista is sharp and long, reaching the parastyle. The hypoparacrista is weaker than the preparaconule crista; it descends lingually from the paracone but does not reach the paraconule. The postprotocrista connects the protocone and the metacone. The buccal cingulum starts at the mesiobuccal base of the paracone, without reaching the parastyle. This cingulum is strong at the base of paracone, but weak and discontinuous at the base of metacone. The anterocingulum starts at the base of the paraconule, surrounds the mesiolingual border of the tooth and continues in a strong postcingulum that occupies the whole distal border. This cingulum shows some bulges at its lingual base that do not constitute distinct cuspids. The enamel is slightly wrinkled on the distolingual side.

Comparisons

Comparisons with other samples attributed to Agerinia. The new species *Agerinia marandati* is quite similar in size and in some morphological traits to *Agerinia roselli* from Les Saleres (Fig. 6; Crusafont-Pairó, 1967; Szalay, 1971; Femenias-Gual et al., 2016a) such as the single-rooted P_2 , the distinct paraconid on the P_4 or the lack of paraconid on the M_2 . However, *A. marandati* clearly differs in other several traits. The root of the P_1 of *A. marandati* is centrally located on the mesiodistal axis of the mandible, while in *A. roselli* it is clearly shifted buccally (here, we consider that the most mesial root of *A. roselli* described by Femenias-Gual et al. (2016a) corresponds to the P_1 , see Discussion). The metaconid and hypoconid of the P_4 are slightly better differentiated in *A. roselli* than in *A. marandati*. In addition, the P_4 of *A. marandati* lacks the distinct entoconid that is present in *A. roselli*. Besides, the M_1 paraconid is clearly larger in *A. marandati*, while it is very small in *A. roselli*. Finally, the distal and intermediate mental foramina of *A. roselli* are clearly more mesially located than in *A. marandati*.

Regarding *Agerinia smithorum* from Casa Retjo-1 (Femenias-Gual et al., 2016b), it is also very similar in size to *A. marandati* (Fig. 6). Furthermore, both species share several traits such as the central position of the P_1 on the mesiodistal axis of the mandible, the lack of entoconid on the P_4 , the well-developed paraconid on the M_1 , or the similar disposition of the distal and intermediate mental foramina, this latter being only a little more mesially located in *A. marandati* than in *A. smithorum*. Nevertheless, there are several differences between these species. The P_1 alveolus is more compressed mesiodistally in *A. marandati* than in *A. smithorum*, thus suggesting a more reduced premolar (the P_1 crown is not preserved in these species). The number of roots of P_2 is different, being double-rooted in *A. smithorum* and single-rooted in *A. marandati*. Additionally, the latter species differs from *A. smithorum* in the molarization of the P_4 . *A. marandati* shows a well developed metaconid and distinct paraconid and hypoconid, while in *A. smithorum* the metaconid is smaller and the paraconid and hypoconid are absent. Furthermore, *A. marandati* lacks the paraconid on the M_2 , while *A. smithorum* shows a tiny one. Finally, the mesial-most mental foramen is clearly more mesially located in *A. marandati* than in *A. smithorum*.

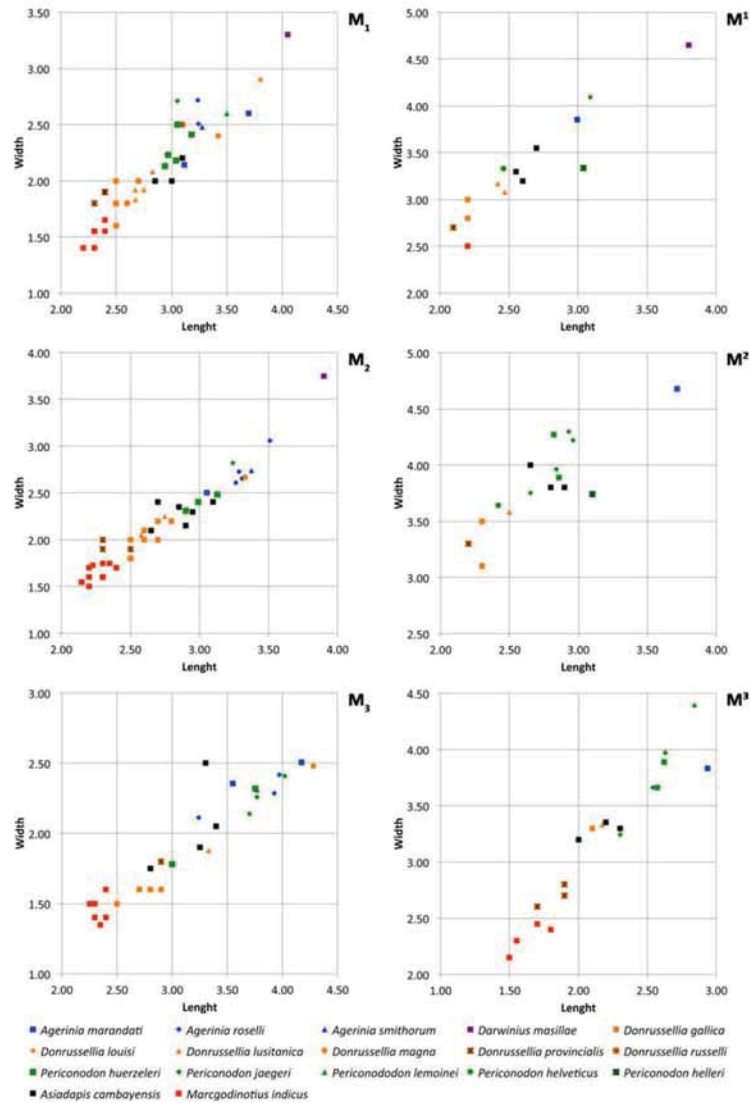


Figure 6 Size graphs (length × width, in mm) of the molars of the different species of *Agerinia*, *Darwinius*, *Donrussellia*, *Periconodon*, *Asiadapis* and *Marcgodinotius*. Measurements of *Agerinia marandati* are those presented in this work. Measurements of *Periconodon helveticus* have been taken directly on high-resolution casts. Data of *Agerinia roselli* and *Agerinia marandati* (continued on next page...)

Figure 6 (...continued)

after Femenias-Gual et al. (2016a) and Femenias-Gual et al. (2016b), respectively; data of *Darvinius masillae* after Franzen et al. (2009); data of *Donrussellia gallica* after Russell, Louis & Savage (1967); data of *Donrussellia louisii*, *Donrussellia russelli*, *Periconodon lemoinei* and *Periconodon huerzeleri* after Gingerich (1977); data of *Donrussellia lusitanica* after Estravis (2000); data of *Donrussellia magna* after Godinot et al. (1987); data of *Donrussellia provincialis* after Godinot (1981); data of *Periconodon jaegeri* after Godinot (1988); data of *Periconodon helleri* after Thalmann (1994); data of *Asiadapis cambayensis* and *Marcgodinotius indicus* after Rose et al. (2007) and Rose et al. (2009).

Godinot (1983) described two partial mandibles of *Agerinia* cf. *roselli* from Azillanet (MP10, France), which are similar in size or slightly larger than *A. marandati*. Furthermore, the M₁ from Azillanet clearly differs from that of *A. marandati* in lacking the paraconid.

Peláez-Campomanes (1995) documented the presence of *Agerinia* sp. in the fossil site Casa Ramón (MP11, N Spain), which is clearly smaller than *A. marandati*. Moreover, they differ in several traits. In the M₁ from Casa Ramón, the paracristid forms an acute angle in the mesio Buccal corner; this angle is obtuse in *A. marandati*. The M₂ of *Agerinia* sp. is proportionally narrower than that of *A. marandati*, and the paracristid of the latter is higher than in the specimen from Casa Ramón. Besides, the paracristid of *A. marandati* is more perpendicular to the buccal and lingual borders of the tooth than in *Agerinia* sp. from Casa Ramón. The M¹⁻² of Casa Ramón lacks the hypoparacrista that is well marked in the M¹ and M² of *A. marandati*. Finally, the hypocone is connected to the distal base of protocone by a short postprotocingulum in the M¹ and M² of *A. marandati* but it is isolated in *Agerinia* sp.

Herbomel & Godinot (2011) described some specimens from Condé-en-Brie (MP8+9, France), preliminarily assigned to *Agerinia* sp. This form is, in general terms, somewhat larger than *A. marandati* and shows slightly more bulbous cusps. The paraconid of the M₁ is larger in *A. marandati* than in *Agerinia* sp. from Condé-en-Brie, where it varies from small to moderate. The M¹ and M² of *A. marandati* show a hypoparacrista that connects the paracone with the paraconule, while in *Agerinia* sp. there is only a short hypoparacrista that does not reach the paraconule. Furthermore, the hypocone of *Agerinia* sp. varies in size from large to small or even absent in many M¹ and M², whereas it is well marked in the M¹ and M² of *A. marandati*. The pericone is absent in the upper molars of *A. marandati*, while in some M² from Condé-en-Brie the anterior cingulum thickens forming a real pericone. The M³ of *Agerinia* sp. frequently display one or two lingual cusps; on the contrary, in the M³ of *A. marandati* there are some bulges at the level of the connection of the antero-cingulum and the postcingulum, which do not constitute distinct cusps.

There is a single M₂ from Rians (MP7, France) described by Godinot (1983), which was determined as cf. *Agerinia*. This specimen is clearly larger than the M₂ of *A. marandati* and shows some morphological differences. For instance, the difference in width between the trigonid and the talonid is much more marked in the M₂ of cf. *Agerinia* than in that of *A. marandati*, which shows a more squared outline. Furthermore, cf. *Agerinia* shows a well-developed paraconid that is absent in the M₂ of *A. marandati*. Finally, the M₂ from Rians shows an expansion of the distolingual corner and has the entoconid more distally placed with respect to the hypoconid than in *A. marandati*.

Comparisons with other Eurasian Notharctidae. The new species *A. marandati* has been compared to *Periconodon* and *Darwinius*, which together with *Agerinia*, form a close taxonomic group following [Godinot \(2015\)](#). Moreover, it has been compared with *Donrussellia*, the only other Euprimate genus found in the Iberian Peninsula in the early Eocene, as well as with other Eocene Eurasian notharctids, such as the genera *Pronycticebus*, *Europolemur*, *Protoadapis*, *Cantius*, *Marcgodinotius* and *Asiadapis*.

Although the taxonomy of *Periconodon* is uncertain, five species and a specimen without specific attribution constitute this genus (following [Godinot, 1988](#); [Godinot, 2015](#)): *P. helveticus* from Ergerkingen (MP13; [Rüttimeyer, 1891](#)), *P. lemoinei* from Grauves (MP10, [Gingerich, 1977](#)), *P. huerzeleri* from Bouxwiller (MP13, [Gingerich, 1977](#)), *P. helleri* from Geiseltal (MP13-14, [Schwartz, Tattersall & Haubold, 1983](#)), *P. jaegeri* from Bouxwiller (MP13, [Godinot, 1988](#)) and *Periconodon* sp. from Eckfeld Maar (MP13, [Franzen, 2004](#)). Regarding size, the teeth of *Agerinia marandati* are larger than those of *P. huerzeleri* and *P. helveticus*, similar in size to those of *P. jaegeri* and *P. lemoinei*, and shorter and broader than those of *Periconodon* sp. from Eckfeld Maar ([Fig. 6](#); there are no available published measurements of *P. helleri*). In any case, *A. marandati* shows strong morphological differences with the genus *Periconodon*, including the lack of pericone on the upper molars, the better differentiated metaconid on the P₄, the presence of a distinct paraconid on the M₁ and of an entoconid on the M₃ ([Franzen, 2004](#); [Godinot, 2015](#)).

Regarding *Darwinius masillae* from Messel (MP11, [Franzen et al., 2009](#)), it is clearly larger than *A. marandati* ([Fig. 6](#)) and lacks the first lower premolar. The upper molars of *D. masillae* lack the metaconule that is present in *A. marandati*; the paraconule is barely marked in *Darwinius*. The hypoparacrista is faint and does not reach the paraconule. Moreover, the talon basin is clearly broader in the upper molars of *Darwinius* than in those of *A. marandati*. The anterocingulum and postcingulum of *D. masillae* are more developed than those of *A. marandati*. The M₁ of *Darwinius* lacks a paraconid and shows a closed trigonid basin, whereas in *A. marandati* this tooth shows an open trigonid basin with a well-differentiated paraconid. Furthermore, the M₁ of *Darwinius* shows a well-differentiated metastylid that is absent in *A. marandati*. Finally, the mandible of *D. masillae* shows only one mental foramen below the P₂, whereas there are three foramina on *A. marandati*.

Furthermore, *A. marandati* clearly differs from the genus *Donrussellia*, which includes six species: *D. gallica*, *D. russelli* and *D. lousi* from Avenay, France (MP8+9, [Russell, Louis & Savage, 1967](#); [Gingerich, 1977](#)), *D. provincialis* from Rians, France (MP7, [Godinot, 1978](#)), *D. magna* from Palette, France (MP7, [Godinot et al., 1987](#)) and *D. lusitanica* from Silveirinha, Portugal (MP7, [Estravis, 2000](#)). Concerning the size, *A. marandati* is clearly larger than *Donrussellia provincialis*, *D. gallica* and *D. lusitanica* and similar in size or slightly smaller than *D. magna*, *D. russelli* and *D. lousi* ([Fig. 6](#)). Regarding the morphology, *Donrussellia* clearly differs from *A. marandati* in the presence of a well-developed paraconid in all lower molars, whereas *A. marandati* only shows a well-marked cuspid in the M₁. Furthermore, *Donrussellia* differs from *A. marandati* in having a double-rooted P₂ while in the latter it is single rooted. In the M₁ of *Donrussellia* the trigonid is as long as the talonid, while in *A. marandati* it is shorter than the talonid. The M¹ and M² of *A. marandati* clearly differ from those of *Donrussellia* in having a more developed hypoparacrista. Besides, the hypocone is

distinct in the M^1 and M^2 of *A. marandati*, whereas this cusp is only present in some M^2 of *Donrussellia*.

Additionally, *A. marandati* is smaller than *Pronycticebus gaudryi* from Mermerlein in France (MP20, [Grandidier, 1904](#); [Szalay, 1971](#)). The cusps are generally more bulbous in *P. gaudryi* than in *A. marandati*. Regarding the lower teeth, they differ in the number of roots of the P_2 , being double-rooted in *P. gaudryi* and single-rooted in *A. marandati*. Besides, the former species shows a paraconid in all lower molars, whereas *A. marandati* only displays a paraconid in the M_1 . The upper teeth of *A. marandati* show less developed hypocone, parastyle and metastyle than those of *P. gaudryi*. Furthermore, the trigon basin of *A. marandati* is wider than in *P. gaudryi*, in which it is as long as it is wide. Moreover, the M^3 of *P. gaudryi* displays a hypocone, and the hypoparacrista reaches the paraconule, whereas in the M^3 of *A. marandati* the hypoparacrista does not join the paraconule and the hypocone is absent.

The genus *Europolemur* includes four species following [Godinot \(2015\)](#): *E. koenigswaldi* and *E. kelleri* from Messel (MP11, [Franzen, 1987](#); [Franzen, 2000](#)), *E. klatti* from Geiseltal (MP13, [Thalmann, 1994](#)) and *E. dunaifi* from Bouxwiller (MP13, [Tattersall & Schwartz, 1983](#); [Godinot, 1988](#)). All these species are much larger than *A. marandati*. The paraconid is much more developed in the M_1 of *A. marandati* than in *Europolemur*, in which this cuspid can be small or absent. Furthermore, among other differences, *E. koenigswaldi* and *E. klatti* lack the P_1 whereas *A. marandati* preserves it. Besides, *E. klatti* shows a double-rooted P_2 , while this premolar is single rooted in *A. marandati*. The size of the hypocone is variable in the upper molars of *Europolemur*, being less developed in *E. kelleri* than in *A. marandati*, and more developed in *E. dunaifi* than in *A. marandati*.

The genus *Protoadapis* comprises six species according to [Godinot \(2015\)](#): *Protoadapis angustidens* and *Protoadapis brachyrhynchus* from unknown levels of the Quercy phosphorites ([Russell, Louis & Savage, 1967](#); [Gingerich, 1975](#)), *Protoadapis curvicspidens* from different sites including Grauves (MP10, [Russell, Louis & Savage, 1967](#)) and *Protoadapis weigelti*, *Protoadapis ignoratus* and *Protoadapis muechelnensis* from Geiseltal (MP12, [Thalmann, 1994](#)). All these species are poorly known and only represented by lower teeth, except *P. curvicspidens*. In any case, there are several important differences between *Protoadapis* and *A. marandati*. The genus *Protoadapis* is much larger and displays more robust cusps than *Agerinia*. In addition, the P_3 is clearly higher than the P_4 in *Protoadapis*, whereas in *Agerinia* these premolars are more similar in height. Moreover, the paraconid of the lower molars of *Protoadapis* is shown as a residual cuspule, whereas *A. marandati* displays a well-developed paraconid on the M_1 .

Several species are included in the genus *Cantius*, but only two are recorded from Europe: *Cantius eppsi* from Abbey Wood (MP8+9; [Hooker, 2010](#)) and *Cantius savagei* from Muntigny and Avenay (MP8+9; [Gingerich, 1977](#)). These two species show notable differences with *A. marandati*. Both *C. eppsi* and *C. savagei* are clearly larger and show more inflated cusps than *Agerinia*. Besides, *Agerinia marandati* differs from *C. eppsi* in having a paraconid only on the M_1 , whereas the latter generally shows a well-developed paraconid in all lower molars. Regarding the upper molars, *A. marandati* shows better-developed hypocone, hypoparacrista and hypometacrista than *C. eppsi*. In addition,

A. marandati has slightly wrinkled enamel on the M^2 and M^3 , whereas the teeth of *C. eppsi* have smooth enamel. Besides, *C. eppsi* shows a postprotocingulum, while in *A. marandati* it is absent. Furthermore, *C. eppsi* displays more developed paraconule, metaconule and lingual cingulum than *A. marandati*. The M_1 of *Cantius savagei* is broader than that of *A. marandati* and displays a slightly shorter talonid basin.

The asiadapine *Marcgodinotius indicus* from Vastan and Tadkehwar mines (early Eocene, India; Bajpai et al., 2007; Rose et al., 2007; Rose et al., 2009; Smith et al., 2016) differs from *A. marandati* in several traits. Regarding the size, *A. marandati* is larger than *M. indicus* (Fig. 6). *Marcgodinotius* has a double-rooted P_2 , whereas in *A. marandati* this premolar is single rooted. Moreover, the P_4 of *A. marandati* displays small but differentiated paraconid and metaconid, whereas the P_4 of *M. indicus* usually lacks these cuspids. Some specimens of *M. indicus* show a low metaconid posterolingually placed in relation to the protoconid; on the contrary, in the P_4 of *A. marandati* the metaconid is higher than in *Marcgodinotius* and lingually attached to the protoconid. The lower molars of *M. indicus* display a slightly longer trigonid than those of *A. marandati*. Furthermore, the M_1 and M_2 of *M. indicus* show a small, low and buccally shifted paraconid, while *A. marandati* only displays a well-developed paraconid on the M_1 . Furthermore, the outline of the talonid basin of *A. marandati* is clearly more rounded than in *M. indicus*. Regarding the upper teeth, the decidual P^4 of *A. marandati* lacks the hypocone and the hypoparacrista that are well marked in *M. indicus*. The difference in length between the buccal and the lingual sides is less marked in the upper molars of *A. marandati* than in *M. indicus*. The outline of the upper molars is also different, showing concave mesial and distal borders in *M. indicus*. Besides, *M. indicus* differs from *A. marandati* in having a more marked buccal cingulum and styles in the M^1 . The M^3 of *M. indicus* is much wider than that of *A. marandati* and also differs from the latter in the more developed parastyle and in the presence in some specimens of a small and low paraconule, premetaconule and postmetaconule cristae.

Concerning *Asiadapis cambayensis* from Vastan mine (early Eocene, India; Rose et al., 2007; Rose et al., 2009), it is smaller than *A. marandati* (Fig. 6). In addition, *Asiadapis* lacks the first lower premolar, whereas *A. marandati* has a small P_1 . The P_4 of *A. marandati* has distinct paraconid and metaconid, whereas these cuspids are absent in some specimens of *A. cambayensis*. The paraconid of the M_1 is better developed in *A. marandati*. Furthermore, some M_2 and M_3 of *A. cambayensis* show a paraconid, which is absent in *A. marandati*. Besides, the talonid basin has a rounded outline in the lower molars of *A. marandati*, whereas in *A. cambayensis* the talonid basin is more elongated mesiodistally. Regarding the upper teeth, *A. marandati* shows more developed hypocone, paraconule and metaconule, especially in the M^2 . Furthermore, *A. marandati* displays slightly wrinkled enamel on the M^2 and M^3 , which is smooth in *A. cambayensis*.

RESULTS OF THE PHYLOGENETIC ANALYSES

The two developed phylogenetic analyses agree in placing all the species of *Agerinia* together in the same clade. Besides, both analyses place *A. smithorum* as the most primitive of the three species of the genus (Fig. 7). However, both analyses present different results.

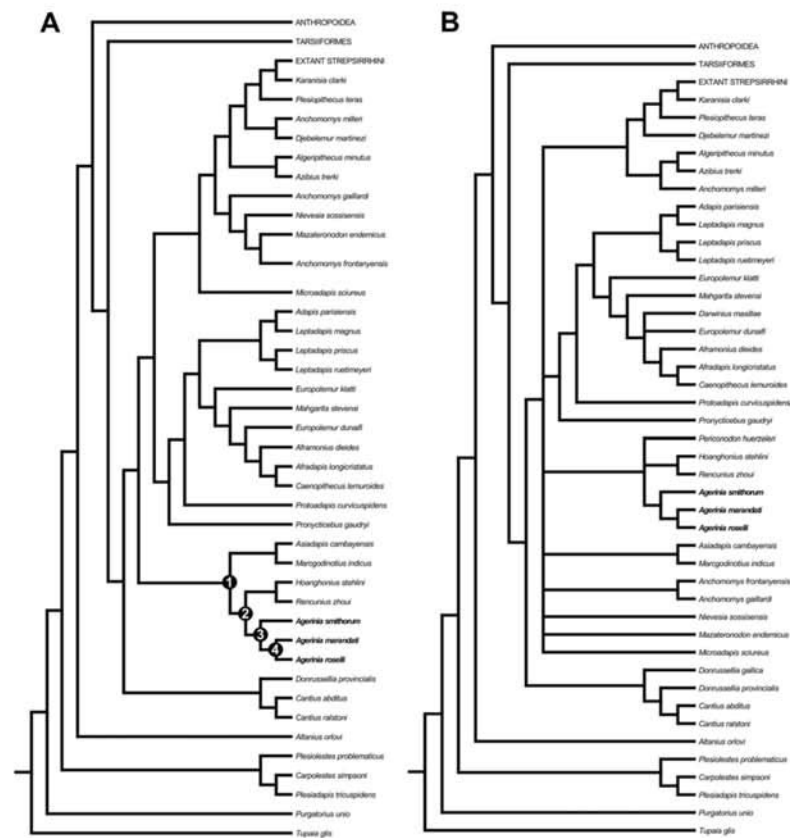


Figure 7 Strict consensus trees derived from parsimony analyses of the 391 character matrix. (A) original data matrix using 109 taxa, strict consensus of 3 equally parsimonious trees (tree length (TL) = 4292.5, consistency index (CI) = 0.163, retention index (RI) = 0.571) recovered by 5,000 heuristic search replicates in PAUP 4.10b10. (B) data matrix with 112 taxa (addition of *Donrussellia gallica*, *Periconodon huerzeleri* and *Darwinius masillae*), strict consensus of 103 equally parsimonious trees (tree length (TL) = 4,345, consistency index (CI) = 0.162, retention index (RI) = 0.567) recovered by 5,000 heuristic search replicates in PAUP 4.10b10. Unambiguous synapomorphies supporting nodes 1, 2, 3 and 4 are provided in [Data S3](#).

On the one hand, the first analysis (Fig. 7A), performed taking into account 109 taxa, places the genus *Agerinia* as closely related to the sivaladapids *Hoanghoniuss* and *Rencunius* and, to a lesser extent, the asiadapines *Asiadapis* and *Margodotius*. In this analysis, the clade formed by *Agerinia*, sivaladapids and asiadapines would not be nested within a monophyletic Adapiformes. These results have been obtained in previous analyses (see [Marigó et al., 2016](#)).

Three unambiguous synapomorphies (see [Data S3](#)) support the placement of asiadapines as the sister group of the clade formed by *Agerinia* and sivaladapids on the strict consensus tree, and all three synapomorphies are related to dental features. Four unambiguous synapomorphies support the clade formed by *Agerinia* and sivaladapids, and all four are also related to dental features.

On the other hand, when performing the same analysis but taking into account three more taxa (*Donrussellia gallica*, *Periconodon huerzeleri* and *Darwinius masillae*), the placement of many taxa remains unresolved ([Fig. 7B](#)). For instance, the clade formed by *Agerinia*, sivaladapids and asiadapines in the previous analysis, in this second analysis is formed by *Agerinia*, sivaladapids and *Periconodon*, whereas asiadapines are in polytomy with anchomomyins (fully resolved in the previous analysis), as well as “adapiforms” and stem and crown strepsirrhines.

The addition of these three adapiform taxa, which present many characters coded as missing or *unknown*, results in unresolved conditions because only those groups that are found in all trees are included in the consensus tree ([Rohlf, 1982](#)). Thus, we conclude that, even if some of these taxa have traditionally been suggested as being closely related to *Agerinia*, their inclusion in phylogenetic analyses may not be the best option until these taxa are further studied or more material is recovered.

DISCUSSION

The new material presented here represents the most complete sample of the genus *Agerinia* known to date and includes some dental elements previously undescribed, such as the upper molars, the upper and lower deciduous fourth premolars and the P₂. Besides, the clear differences observed between this material and the previously described species *A. roselli* and *A. smithorum* have allowed erecting the new species *Agerinia marandati*.

The only mandibular fragment of *A. marandati* shows an oblique protruding stripe on the lingual surface of the mandible that suggests an unfused mandible. This feature is observed for the first time in the genus (because the mandibles of *A. smithorum* and *A. roselli* do not preserve this part). Several early Eocene notharctids, such as the genus *Cantius* or the asiadapines *Marcgodinotius* and *Asiadapis*, also display unfused mandibles ([Rose et al., 2007](#); [Rose et al., 2009](#); [Godinot, 2015](#); [Smith et al., 2016](#)). Therefore, this feature observed in *Agerinia* could be interpreted as a primitive trait within Notharctidae.

It is also worth noting that *A. marandati* is the only formally described species of *Agerinia* preserving the upper molars. The lack of pericone in the specimens from Masia de l'Hereuet gives further support to the distinction between *Agerinia* and *Periconodon*, this latter genus being mainly characterized by a well-developed pericone.

Besides, the sample from Masia de l'Hereuet allows the evolution of several traits in the three known species of *Agerinia* to be observed. *Agerinia marandati* is similar in size to *A. smithorum* and *A. roselli* ([Fig. 6](#)), but displays some morphological differences that have allowed the description of a new species. Indeed, *A. marandati* shows a set of intermediate features between *A. smithorum* and *A. roselli*, suggesting that it represents a transitional step in the evolution of this lineage. Therefore the description of this new species reinforces

Table 2 Comparison of the main morphological traits observed in the three known species of *Agerinia*.

	<i>A. smithorum</i>	<i>A. marandati</i>	<i>A. roselli</i>
P ₁ root			
Position in the mandible	Central	Central	Shifted buccally
Section of the root	Circular	Slightly mesiodistally compressed	Very mesiodistally compressed
P ₂ roots	Two	One	One
P ₄ molarization			
Paraconid	Absent	Distinct	Distinct
Metaconid	Distinct but small	Distinct	Well-differentiated
Hypoconid	Absent	Distinct	Distinct
Entoconid	Absent	Absent	Distinct
M ₁ paraconid	Well-developed	Well-developed	Tiny
M ₂ paraconid	Tiny	Absent	Absent
Position of the mental foramina:			
Distal foramen	Below the P ₄ mesial root	Below the P ₄ mesial root	Below the P ₃ distal root
Intermediate foramen	Below the P ₃ mesial root	Below the P ₃ mesial root	Below the P ₂ root
Mesial foramen	Below the P ₁ root	Between P ₁ and canine	Not observable

the idea of the ancestor-descendant relationship between the other mentioned species, as proposed by *Femenias-Gual et al. (2016b)*. These trends are supported by the stratigraphic position of the studied localities: as explained, the type locality of *A. marandati*, Masia de l'Hereuet, is situated in an upper stratigraphic position with respect to Casa Retjo-1, type-locality of *A. smithorum*.

Table 2 summarizes the main morphological traits in the three described species of *Agerinia*. One of the most remarkable differences is the arrangement and the number of roots of the lower premolars. Although P₁ is not preserved in any species of the genus, the size and the position of its root changes from *A. smithorum* to *A. roselli* (**Fig. 8**). In *A. smithorum*, the root of the P₁ has a circular section and is located centrally in the mesiodistal axis of the mandible. In *A. marandati*, the root of the P₁ is also centred, but more compressed mesiodistally than in *A. smithorum*. Finally, in *A. roselli* the root of the P₁ is small and markedly displaced towards the buccal part of the mandible. The existence of two roots mesial to the P₃ in *A. roselli* led *Femenias-Gual et al. (2016a)* to consider two different possibilities: the existence of single-rooted P₁ and P₂, or the presence of a double-rooted P₂ extremely oblique to the mandible axis. This latter disposition of the roots of the P₂ has been observed in some specimens of *Marcgodinotius indicus* (*Rose et al., 2007; Rose et al., 2009; Smith et al., 2016*). However, the mesial-most root of the mandible of *A. roselli* from Les Saleres is much more shifted buccally than in the case of *Marcgodinotius* so, if the two roots of *A. roselli* would correspond to a double-rooted P₂, this premolar would be virtually transversal to the longitudinal axis of the mandible (while it is centrally placed and mesiodistally oriented in both *A. smithorum* and *A. marandati*). For this reason, *Femenias-Gual et al. (2016a)* considered these roots to correspond to single-rooted P₁ and P₂. This interpretation is consistent with the rest of features observed in the three known species of *Agerinia*. The material from Les Saleres displays more derived features than

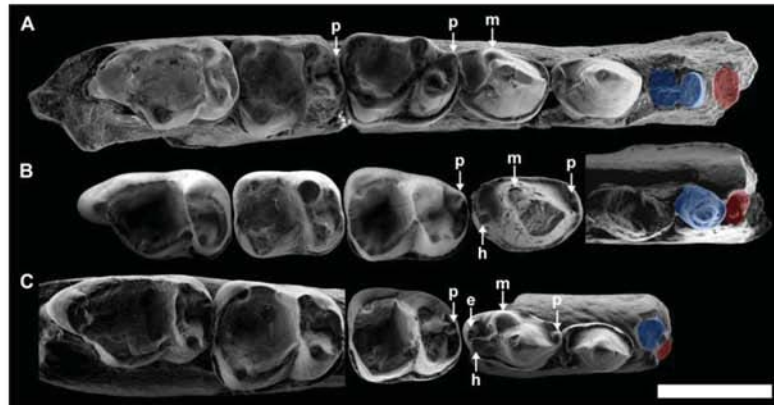


Figure 8 Comparison among the species of the genus *Agerinia*. (A) *A. smithorum* from Casa Retjo-1: IPS-84291, holotype, right mandible with alveoli of the canine and P₁, roots of the P₂ and all teeth from P₃ to M₃. (B) *A. marandati* from Masia de l'Hereuet: IPS-82807, right mandible fragment with alveoli of the canine and P₁, and teeth from P₂ to P₄ (the P₄ of this specimen is not shown because of its bad preservation); IPS-82806, left P₄ (reversed); IPS-82801, holotype, left M₁ (reversed); IPS-82805, left M₂ (reversed); IPS-82803, left M₃ (reversed). (C) *A. roselli* from Les Saleres: IPS-2543, left mandible fragment with roots of the P₁ and P₂, and teeth from P₃ to P₄ (reversed); IPS-82793, right M₁; IPS-1981, holotype, left mandible fragment with M₂ and M₃ (reversed). White arrows indicate the cusps: p, paraconid; m, metaconid; h, hypoconid; e, entoconid. The root of the P₁ is highlighted in red and those of the P₂, in blue. All specimens are represented in occlusal view. Scale bar represents 3 mm.

A. marandati (such as the more molarized P₄ or more reduced paraconid in the M₁), which agrees with a reduction and buccal displacement of the P₁. On the contrary, it seems less plausible that a double-rooted P₂ evolves from the single-rooted P₂ of *A. marandati* (Fig. 8).

Despite the small sample size, the observed differences in the P₁ and P₂ of these three species seem to indicate a trend towards the reduction of the lower premolars from *A. smithorum* to *A. roselli*, involving the decrease in size of these teeth, the reduction of the number of roots of the P₂ and the displacement of the P₁. Such a change has been observed in other primate lineages as *Teilhardina*, in which the P₁ is progressively reduced and displaced toward the buccal side from older to younger species (Smith, Rose & Gingerich, 2006), being even lost in the youngest species, *T. americana*.

A change in the morphology of the P₄ can be also observed from *A. smithorum* to *A. roselli*, towards an increase in number and a better development of the cusps (Fig. 8). *Agerinia smithorum* shows distinct protoconid and metaconid; *Agerinia marandati* shows, in addition, well-developed paraconid and hypoconid; finally, *A. roselli* also shows an entoconid as developed as the paraconid and hypoconid. Furthermore, the metaconid is progressively better differentiated from the protoconid from *A. smithorum* to *A. roselli*.

Regarding the lower molars, in *A. smithorum* the M₁ has a well-developed paraconid and an open trigonid basin, and the M₂ shows a tiny paraconid and a closed trigonid basin.

Agerinia marandati has a similar morphology of the M_1 , with a large paraconid and an open trigonid basin, but lacks the paraconid on the M_2 . On the contrary, *A. roselli* only displays a tiny paraconid on the M_1 , in which the trigonid basin is closed. It is widely known that the lower molar paraconid tends to be reduced during the evolution of different primate lineages (Ankel-Simons, 2007; Godinot, 2015); for example in the genera *Pseudoloris* and *Necrolemur* the size of the paraconid decreases with time, changing from a distinct cuspid to a crest or even becoming completely absent (Minwer-Barakat, Marigó & Moyà-Solà, 2010; Minwer-Barakat, Marigó & Moyà-Solà, 2015; Minwer-Barakat et al., 2015). The same trend can be identified in the species *A. smithorum*, *A. marandati* and *A. roselli* (Fig. 8).

Finally, another remarkable trait that changes in the three species of *Agerinia* is the position of the mental foramina, which shift mesially from *A. smithorum* to *A. roselli* (Fig. 9). In *A. smithorum* and *A. marandati*, the distal-most mental foramen is placed under the mesial root of the P_4 , whereas it is placed at the level of the distal root of the P_3 in *A. roselli*. The intermediate mental foramen is placed at the level of the mesial root of the P_3 in *A. smithorum* and *A. marandati* (slightly more mesial in the latter), and at the level of the P_2 root in *A. roselli*. Finally, the mesial-most mental foramen is located at the level of the P_1 root in *A. smithorum* and between the P_1 and the canine alveoli in *A. smithorum* (this foramen cannot be observed in *A. roselli*, since the mandible is broken at its mesial part).

All these considerations are supported by the phylogenetic analyses developed in this work. Both analyses place the three known species of *Agerinia* in the same clade, being *A. smithorum* the most primitive species. These results clearly reinforce the hypothesis of a single evolutive lineage, in which *A. marandati* represents a transitional step in the evolution between *A. smithorum* and *A. roselli*. Regarding the relationships of *Agerinia* with other primates, both analyses group this genus with the sivaladapids *Rencunius* and *Hoanghoni*. In the first analysis (Fig. 7A), *Agerinia* and sivaladapids are closely related to the asiadapines *Marcgodinotius* and *Asiadapis*. In our analyses, “Adapiformes” is not a monophyletic group, as has been previously hypothesized by several authors (Beard et al., 1988; Seiffert et al., 2009; Seiffert et al., 2010; Marigó, Minwer-Barakat & Moyà-Solà, 2011; Marigó, Minwer-Barakat & Moyà-Solà, 2013; Marigó et al., 2016 among others). These results support the idea that the phylogeny of “adapiformes” may be more complicated than previously thought, and highlights this controversy as still one of the most debated topics in paleoprimatology.

To sum up, there are several morphological traits that change progressively from *A. smithorum* to *A. marandati* and finally to *A. roselli*: the number of roots and the position of the first and second lower premolars, the degree of molarization of the P_4 , the development of the paraconid in the M_1 and M_2 , and the position of the mental foramina. The observed trends suggest that these species constitute a single anagenetic lineage that evolved during the early Eocene in the Iberian Peninsula, in which *A. marandati* represents an intermediate stage of evolution between *A. smithorum* and *A. roselli*.

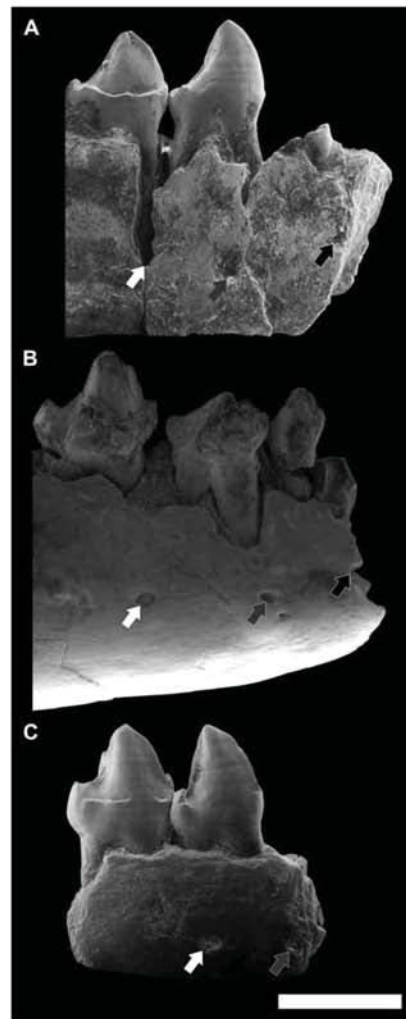


Figure 9 Comparison among the species of the genus *Agerinia*. (A) *A. smithorum* from Casa Retjo-1: IPS-84291, holotype, right mandible with alveoli of the canine and P₁, roots of the P₂ and all teeth from P₃ to M₃ (this figure only shows teeth from P₃ to P₄). (B) *A. marandati* from Masia de l'Hereuet: IPS-82807, right mandible fragment with alveoli of the canine and P₁, and teeth from P₂ to P₄. (C) *A. roselli* from Les Saleres: IPS-2543, left mandible fragment with roots of the P₁ and P₂, and teeth from P₃ to P₄ (reversed). White arrows indicate the position of the distal-most mental foramen; grey arrows indicate the position of the intermediate mental foramen; black arrows indicate the position of the mesial-most mental foramen. All specimens are represented in buccal view. Scale bar represents 3 mm.

CONCLUSIONS

Here we present the most complete sample of the genus *Agerinia* described to date, coming from Masia de l'Hereuet (NE Spain). This material displays clear differences with the other species of *Agerinia*, allowing the erection of the new species *Agerinia marandati*, which is characterized by single rooted P₁ and P₂; P₄ with distinct paraconid, protoconid, metaconid and hypoconid; paraconid well-developed in the M₁ and absent in the M₂ and M₃; upper molars with the paraconule more developed than the metaconule and without pericone; M¹ and M² with a distinct hypocone and well-developed hypoparacrista and preparaconule crista. Moreover, this work describes for the first time the upper and lower fourth deciduous premolars of the genus, as well as some traits of the mandible. The material from Masia de l'Hereuet also includes several upper molars, which were not known for the other species of *Agerinia*. The description of the upper molars reinforces the distinction between the genera *Agerinia* and *Periconodon*, which has been a controversial issue in the past.

Agerinia marandati displays intermediate morphological characters between *A. roselli* and *A. smithorum*. A trend has been observed from *A. smithorum* to *A. roselli* for a set of features, including the reduction of the mesial lower premolars, the molarization of P₄, the reduction of paraconid in the lower molars and the mesial displacement of the mental foramina. These trends allow for the interpretation that the three species of *Agerinia* known from the early Eocene of Europe, *A. smithorum*, *A. marandati* and *A. roselli*, are integrated in a single evolutionary lineage. Masia de l'Hereuet is situated stratigraphically above Casa Retjo-1 (type locality of *A. smithorum*), which indicates a younger age for *A. marandati* and is therefore consistent with the interpretation of these two species as ancestor and descendant. Finally, the phylogenetic analyses developed in this work support the hypothesis of a single clade including the three species of *Agerinia*, and indicate that *Agerinia smithorum* is the most primitive species of the genus.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are deeply thankful to Marc Godinot, Eric Herbomel and the rest of the staff of the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, for their help and assistance when visiting their collections; to Joan Rosell (Universitat Autònoma de Barcelona) for providing very useful data about the Àger area; to Bernard Marandat (Université Montpellier) and Thierry Smith (Royal Belgian Institute of Natural Sciences) for their comments about the studied material, which have been very useful for the development of this work; to Víctor Fondevilla for his help on the elaboration of some figures; to Marta Roigé and Salvador Boya for their participation in the fieldwork for the correlation between the studied stratigraphic sections; and to Arnau Bolet and Erik Seiffert for helpful aid and comments regarding the phylogenetic analyses. Finally, they are also very grateful to the academic editor, William Jungers, and to the reviewers Gregg F. Gunnell, Thierry Smith and Erik Seiffert, for their useful comments that greatly improved the manuscript.

ADDITIONAL INFORMATION AND DECLARATIONS

Funding

This work has been supported by project Ministerio de Economía y Competitividad (MINECO), Spanish Government (CGL2014- 54373-P) and by Generalitat de Catalunya (2014 SGR 416 GRC, 2014/ 100604 and CERCA Programme). Joan Femenias-Gual has also been funded by MINECO (BES-2012-052951 and EEBB-I- 14-08986) and Judit Marigó has also been funded by MINECO (IJCI-2015-26392) and by Fondation Fyssen. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Grant Disclosures

The following grant information was disclosed by the authors:

Ministerio de Economía y Competitividad (MINECO): CGL2014-54373-P, BES-2012-052951, EEBB-I-14-08986, IJCI-2015-26392.

Generalitat de Catalunya: 2014 SGR 416 GRC, 2014/ 100604, CERCA Programme.

Fondation Fyssen.

Competing Interests

The authors declare there are no competing interests.

Author Contributions

- Joan Femenias-Gual conceived and designed the experiments, analyzed the data, contributed reagents/materials/analysis tools, wrote the paper, prepared figures and/or tables, reviewed drafts of the paper.
- Raef Minwer-Barakat and Salvador Moyà-Solà conceived and designed the experiments, analyzed the data, contributed reagents/materials/analysis tools, reviewed drafts of the paper.
- Judit Marigó conceived and designed the experiments, analyzed the data, contributed reagents/materials/analysis tools, prepared figures and/or tables, reviewed drafts of the paper.
- Miquel Poyatos-Moré analyzed the data, contributed reagents/materials/analysis tools, prepared figures and/or tables, reviewed drafts of the paper.

Data Availability

The following information was supplied regarding data availability:

The raw data has been supplied as [Supplemental Files](#).

New Species Registration

The following information was supplied regarding the registration of a newly described species:

Genus name: urn:lsid:zoobank.org:act:1EC6B7E1-DA78-4AFE-B24E-E4D56F0D861D

Species name: urn:lsid:zoobank.org:act:02E82A3B-58B0-4FB8-AE2C-64E1517A0F24

Publication LSID: urn:lsid:zoobank.org:pub:

729814E7-5509-48C1-9FF0-84D3E515D909.

Supplemental Information

Supplemental information for this article can be found online at <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.3239#supplemental-information>.

REFERENCES

- Aguilar J-P, Legendre S, Michaux J (eds.) 1997.** Actes du Congrès BiochroM'97. In: *Mémoires et Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Études, Institut de Montpellier*, vol. 21, 769–805.
- Ankel-Simons F. 2007.** *Primate anatomy: an introduction*. 3rd edition. San Diego: Academic Press, 724 pp.
- Antunes MT, Casanovas ML, Cuesta MA, Checa L, Santafé JV, Agustí J. 1997.** Eocene mammals from Iberian Peninsula. In: *Mémoires et Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Études, Institut de Montpellier*, vol. 21, 337–352.
- Badiola A, Checa L, Cuesta MA, Quer R, Hooker JJ, Astibia H. 2009.** The role of new Iberian finds in understanding European Eocene mammalian paleobiogeography. *Geologica Acta* 7:243–258 DOI 10.1111/j.1755-6724.1994.mp7003002.x.
- Bajpai S, Kapur VV, Thewissen JGM, Das DP, Tiwari BN, Sharma R, Saravanan N. 2007.** Early Eocene primates from Vastan lignite mine, Gujarat, western India. *Journal of the Palaeontological Society of India* 50(2):43–54.
- Beard KC, Dagosto M, Gebo DL, Godinot M. 1988.** Interrelationships among primate higher taxa. *Nature* 331:712–714 DOI 10.1038/331712a0.
- Bloch JI, Silcox MT, Boyer DM, Sargis EJ. 2007.** New Paleocene skeletons and the relationship of plesiadapiforms to crown-clade primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:1159–1164 DOI 10.1073/pnas.0610579104.
- Bolet A.** First early Eocene lizards from Spain and a study of the compositional changes between late Mesozoic and early Cenozoic Iberian lizard assemblages. *Palaeontologia Electronica* In Press.
- Checa L. 1995.** Los perisodáctilos (Ungulata, Mammalia) del Eoceno catalán. Unpublished PhD thesis, Universitat de Barcelona, Spain, 383 pp.
- Crusafont-Pairó M. 1967.** Sur quelques prosimiens de l'Eocène de la zone préaxiale pyrénéenne et un essai provisoire de reclassification. *Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique* 163:611–632.
- Crusafont-Pairó M. 1973.** El nombre genérico *Agerinia* sustituyendo a *Agerina*. *Acta Geológica Hispánica* 8:150.
- Crusafont-Pairó M, Rosell-Sanuy J. 1966.** Primera datación de los tramos superiores del eoceno continental de la cuenca de Àger (provincia de Lérida). *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico Y Minero de España* 83:79–96.
- Dreyer T, Fält LM. 1993.** Facies analysis and high-resolution sequence stratigraphy of the Lower Eocene shallow marine Ametlla Formation, Spanish Pyrenees. *Sedimentology* 40(4):667–697 DOI 10.1111/j.1365-3091.1993.tb01355.x.

- Estravís C. 2000.** Nuevos mamíferos del Eoceno inferior de Silveirinha (Baixo Mondego, Portugal). *Coloquios de Paleontología* 51:281–311.
- Femenias-Gual J, Marigó J, Minwer-Barakat R, Moyà-Solà S. 2014.** First remains of Euprimates from Masia de l'Hereuet (Early Eocene, Catalonia, Spain). 57. In: Delfino M, Carnevale G, Pavia M, eds. *Abstract book and field trip guide, XII annual meeting of the European association of vertebrate palaeontologists*. Regione Piemonte, Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali, 192 pp.
- Femenias-Gual J, Marigó J, Minwer-Barakat R, Moyà-Solà S. 2015.** First postcranial material assigned to *Agerinia roselli* (Primates, Adapiformes) from Les Saleres (early Eocene, Catalonia, Spain). *American Journal of Physical Anthropology* 156(S60):131–132.
- Femenias-Gual J, Minwer-Barakat R, Marigó J, Moyà-Solà S. 2016a.** New dental material and redescription of *Agerinia roselli* (Primates, Adapiformes) from Les Saleres (early Eocene, NE Iberian Peninsula). *Palaeontologia Electronica* 19.2.17A:1–17.
- Femenias-Gual J, Minwer-Barakat R, Marigó J, Moyà-Solà S. 2016b.** *Agerinia smithorum* sp.nov., a new early Eocene primate from the Iberian Peninsula. *American Journal of Physical Anthropology* 161:116–124 DOI 10.1002/ajpa.23014.
- Franzen JL. 1987.** Ein neuer primate aus dem mitteleozän der grube Messel (Deutschland, S-Hessen). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 91:151–187.
- Franzen JL. 2000.** *Europolemur kelleri* n. sp. von Messel und ein nachtrag zu *Europolemur koenigswaldi* (Mammalia, Primates, Notharctidae, Cercamoniinae). *Senckenbergiana Lethaea* 80:275–287 DOI 10.1007/BF03043672.
- Franzen JL. 2004.** First fossil primates from Eckfeld Maar, middle Eocene (Eifel, Germany). *Eclogae Geologicae Helvetiae* 97:213–220 DOI 10.1007/s00015-004-1115-8.
- Franzen JL, Gingerich PD, Habersetzer J, Hurum JH, Koenigswald WV, Smith BH. 2009.** Complete primate skeleton from the middle Eocene of Messel in Germany: morphology and paleobiology. *PLOS ONE* 4(5):e5723 DOI 10.1371/journal.pone.0005723.
- Gebo DL. 2002.** Adapiformes: phylogeny and adaptation. In: Hartwig WC, ed. *The primate fossil record*. Cambridge: Cambridge University Press, 21–43.
- Gebo DL, Smith T, Dagosto M. 2012.** New postcranial elements for the earliest Eocene fossil primate *Teilhardina belgica*. *Journal of Human Evolution* 63:205–218 DOI 10.1016/j.jhevol.2012.03.010.
- Gebo DL, Smith R, Dagosto M, Smith T. 2015.** Additional postcranial elements of *Teilhardina belgica*: the oldest European Primate. *American Journal of Physical Anthropology* 156:388–406 DOI 10.1002/ajpa.22664.
- Geoffroy Saint-Hilaire É. 1812.** Tableau des quadrumanes. I. Ordre Quadrumanes. *Annales du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* 19:85–122.
- Gingerich PD. 1975.** A new genus of Adapidae (Mammalia, Primates) from the late Eocene of southern France, and its significance for the origin of higher primates. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 24:163–170.
- Gingerich PD. 1977.** New species of Eocene primates and the phylogeny of European Adapidae. *Folia Primatologica* 28:60–80 DOI 10.1159/000155799.

- Gingerich PD. 2012.** Primates in the Eocene. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 92:649–663 DOI 10.1007/s12549-012-0093-5.
- Gingerich PD, Franzen JL, Habersetzer J, Hurum JH, Smith H. 2010.** *Darwinius masillae* is a Haplorhine—Reply to Williams et al. (2010). *Journal of Human Evolution* 59:574–579 DOI 10.1016/j.jhevol.2010.07.013.
- Godinot M. 1978.** Un nouvel Adapidé (primate) de l'Éocène inférieur de Provence. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série D* 286:1869–1872.
- Godinot M. 1981.** Les mammifères de Rians (Éocène inférieur, Provence). *Palaeovertebrata* 10:43–126.
- Godinot M. 1983.** Contribution à l'étude des primates paléogènes d'Europe—systématique, locomotion. Unpublished PhD thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France, 398 pp.
- Godinot M. 1988.** Les primates adapidés de Bouxwiller (Eocène Moyen, Alsace) et leur apport à la compréhension de la faune de Messel et à l'évolution des Anchoomyini. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 107:383–407.
- Godinot M. 2015.** Fossil record of the Primates from the Paleocene to the Oligocene. In: Henke W, Tattersall I, eds. *Handbook of paleoanthropology*. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 1137–1259.
- Godinot M, Crochet JY, Hartengerger JL, Lange-Badré B, Russell DE, Sigé B. 1987.** Nouvelles données sur les mammifères de Palette (Eocène inférieur, Provence). *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Paläontologie* 10:273–288.
- Grandidier G. 1904.** Un nouveau lémurien fossile de France, le *Pronycticebus gaudryi*. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* 10:9–13.
- Herbomel E, Godinot M. 2011.** A new species of *Agerinia* (Primates, Adapiformes) and its bearing on the phylogenetic affinities of *Darwinius masillae*. In: Lehmann T, Schaal SFK, eds. *The world at the time of Messel: puzzles in palaeobiology, palaeoenvironment and the history of early primates*. Frankfurt am Main: Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung, 80–81.
- Hoffstetter R. 1977.** Phylogénie des Primates: confrontation des résultats obtenus par les diverses voies d'approche du problème. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 4:327–346 DOI 10.3406/bmsap.1977.1886.
- Hooker JJ. 2007.** A new microchoerine omomyid (Primates, Mammalia) from the English early Eocene and its palaeobiogeographical implications. *Palaeontology* 50:739–756 DOI 10.1111/j.1475-4983.2007.00655.x.
- Hooker JJ. 2010.** The mammal fauna of the early Eocene Blackheath Formation of Abbey Wood, London. *Monograph of the Palaeontographical Society, London* 165:1–162.
- Hooker JJ. 2012.** A new omomyid primate from the earliest Eocene of southern England: first phase of microchoerine evolution. *Acta Palaeontologica Polonica* 57:449–462 DOI 10.4202/app.2011.0017.
- Hooker JJ, Harrison DL. 2008.** A new clade of omomyid primates from the European Paleogene. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28:826–840 DOI 10.1671/0272-4634(2008)28[826:ANCOOP]2.0.CO;2.

- Linnaeus C. 1758.** *Systema naturae per Regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 10th edition. vol. 1. Stockholm: Laurentii Salvii, 824 pp.
- Marigó J, Minwer-Barakat R, Moyà-Solà S. 2010.** New Anchomomyini (Adapoidea, Primates) from the Mazaterón middle Eocene locality (Almazán Basin, Soria, Spain). *Journal of Human Evolution* **58**:353–361 DOI [10.1016/j.jhevol.2010.01.011](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2010.01.011).
- Marigó J, Minwer-Barakat R, Moyà-Solà S. 2011.** New *Anchomomys* (Adapoidea, Primates) from the Robiacian (middle Eocene) of northeastern Spain. Taxonomic and evolutionary implications. *Journal of Human Evolution* **60**:665–672 DOI [10.1016/j.jhevol.2010.12.006](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2010.12.006).
- Marigó J, Minwer-Barakat R, Moyà-Solà S. 2013.** *Nievesia sossisensis*, a new anchomomyin (Adapiformes, Primates) from the early late Eocene of the southern Pyrenees (Catalonia, Spain). *Journal of Human Evolution* **64**:473–485 DOI [10.1016/j.jhevol.2012.11.004](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2012.11.004).
- Marigó J, Minwer-Barakat R, Moyà-Solà S, López-Torres S. 2012.** First record of Plesiadapiformes (Primates, Mammalia) from Spain. *Journal of Human Evolution* **62**:429–433 DOI [10.1016/j.jhevol.2012.01.002](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2012.01.002).
- Marigó J, Roig I, Seiffert ER, Moyà-Solà S, Boyer DM. 2016.** Astragalar and calcaneal morphology of the middle Eocene primate *Anchomomys frontanyensis* (Anchomomyini): implications for early primate evolution. *Journal of Human Evolution* **91**:122–143 DOI [10.1016/j.jhevol.2015.08.011](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.08.011).
- Marigó J, Susanna I, Minwer-Barakat R, Madurell-Malapeira J, Moyà-Solà S, Casanovas-Vilar I, Robles JM, Alba DM. 2014.** The primate fossil record in the Iberian Peninsula. *Journal of Iberian Geology* **40**:179–211.
- Minwer-Barakat R, Badiola A, Marigó J, Moyà-Solà S. 2013.** First record of the genus *Microchoerus* (Omomyidae, Primates) in the western Iberian Peninsula and its palaeobiogeographic implications. *Journal of Human Evolution* **65**:313–321 DOI [10.1016/j.jhevol.2013.07.002](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.07.002).
- Minwer-Barakat R, Marigó J, Femenias-Gual J, Costeur L, De Esteban-Trivigno S, Moyà-Solà S. 2017.** *Microchoerus hookeri* nov. sp., a new late Eocene European microchoerine (Omomyidae, Primates): new insights on the evolution of the genus *Microchoerus*. *Journal of Human Evolution* **102**:42–66 DOI [10.1016/j.jhevol.2016.10.004](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2016.10.004).
- Minwer-Barakat R, Marigó J, Femenias-Gual J, Moyà-Solà S. 2015.** New material of *Pseudoloris parvulus* (Microchoerinae, Omomyidae, Primates) from the late Eocene of Sossís (Northeastern Spain) and its implications for the evolution of *Pseudoloris*. *Journal of Human Evolution* **83**:74–90 DOI [10.1016/j.jhevol.2015.04.002](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.04.002).
- Minwer-Barakat R, Marigó J, Moyà-Solà S. 2010.** A new species of *Pseudoloris* (Omomyidae, Primates) from the middle Eocene of Sant Jaume de Frontanyà (Eastern Pyrenees, Spain). *American Journal of Physical Anthropology* **143**:92–99 DOI [10.1002/ajpa.21297](https://doi.org/10.1002/ajpa.21297).
- Minwer-Barakat R, Marigó J, Moyà-Solà S. 2012.** *Pseudoloris cuestai*, a new microchoerine (Omomyidae, Primates) from the middle Eocene from the Iberian Peninsula. *Journal of Vertebrate Paleontology* **32**:407–418 DOI [10.1080/02724634.2012.643330](https://doi.org/10.1080/02724634.2012.643330).

- Minwer-Barakat R, Marigó J, Moyà-Solà S. 2013.** Redescription and designation of a neotype for *Pseudoloris reguanti* Crusafont-Pairó, 1967, an Eocene primate from the Iberian Peninsula. *American Journal of Physical Anthropology* **151**:245–251 DOI [10.1002/ajpa.22277](https://doi.org/10.1002/ajpa.22277).
- Minwer-Barakat R, Marigó J, Moyà-Solà S. 2015.** *Necrolemur anadoni*, a new species of Microchoerinae (Omomyidae, Primates) from the middle Eocene of Sant Jaume de Frontanyà (Pyrenees, Northeastern Spain). *American Journal of Physical Anthropology* **158**:730–744 DOI [10.1002/ajpa.22867](https://doi.org/10.1002/ajpa.22867).
- Minwer-Barakat R, Marigó J, Moyà-Solà S. 2016.** On the determination of the *Microchoerus* (Omomyidae, Primates) remains from Sant Cugat de Gavadons (late Eocene, Ebro Basin, NE Spain). *American Journal of Physical Anthropology* **160**:162–168 DOI [10.1002/ajpa.22940](https://doi.org/10.1002/ajpa.22940).
- Mutti E, Rosell J, Allen GP, Fannesu F, Sgavetti M. 1985.** The Eocene Baronia tide dominated delta-shelf system in the Ager Basin. In: Mila MD, Rosell J, eds. *Excursion guidebook: 6th international association of sedimentologists European regional meeting*. Lleida, Spain, 577–6000.
- Ni X, Gebo DL, Dagosto M, Meng J, Tafforeau P, Flynn JJ, Beard KC. 2013.** The oldest known primate skeleton and early haplorhine evolution. *Nature* **498**:60–64 DOI [10.1038/nature12200](https://doi.org/10.1038/nature12200).
- Peláez-Campomanes P. 1995.** Primates and rodents from the middle Eocene of Casa Ramón (Huesca, Spain). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* **98**:291–312.
- Poyatos-Moré M, Duller R, Solé X, Roda D, Badia A. 2013.** Sediment routing and fluvial architecture in the Ypresian-Lutetian Corça Fm (Åger basin, South-central Pyrenees, Spain) T4S4_O8. In: Jones M, ed. *Abstract volume, 30th IAS meeting of sedimentology*. University of Manchester.
- Puigdefàbregas C, Nijman W, Muñoz JA, Collinson J, Cuevas JL, Dreyer T, Marzo M, Mellere D, Mercadé L, Vergés J. 1989.** Alluvial deposits of successive foreland basin stages and their relation to the Pyrenean thrust sequences. In: *Excursion guidebook, 4th international conference fluvial sedimentology*. Servei Geològic de Catalunya, 176 p.
- Ramdarshan A, Merceron G, Marivaux L. 2012.** Spatial and temporal ecological diversity amongst Eocene primates of France: evidence from teeth. *American Journal of Physical Anthropology* **147**:201–216 DOI [10.1002/ajpa.21638](https://doi.org/10.1002/ajpa.21638).
- Ramdarshan A, Orliac MJ. 2016.** Endocranial morphology of *Microchoerus erinaceus* (Euprimates, Tarsiiformes) and early evolution of the Euprimates Brain. *American Journal of Physical Anthropology* **159**:5–16 DOI [10.1002/ajpa.22868](https://doi.org/10.1002/ajpa.22868).
- Rohlf FJ. 1982.** Consensus indices for comparing classifications. *Mathematical Biosciences* **59**:131–144 DOI [10.1016/0025-5564\(82\)90112-2](https://doi.org/10.1016/0025-5564(82)90112-2).
- Rose KD, Rana RS, Sahni A, Kumar K, Missiaen P, Singh L, Smith T. 2009.** Early Eocene Primates from Gujarat, India. *Journal of Human Evolution* **56**:366–404 DOI [10.1016/j.jhevol.2009.01.008](https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.01.008).

- Rose KD, Rana RS, Sahni A, Smith T. 2007. A new adapoid primate from the early Eocene of India. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 31(14):379–385.
- Russell DE, Louis P, Savage DE. 1967. Primates of the French early Eocene. *University of California Publications in Geological Sciences* 73:1–46.
- Rüttimeyer L. 1891. Die eocäne Säugethier-Welt von Egerkingen. Gesamtdarstellung und dritten Nachtrag zu den “Eocänen Säugethieren aus dem Gebiet des schweizerischen Jura” (1862). *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 18:1–153.
- Schmidt-Kittler N (ed.) 1987. *International symposium on mammalian biostratigraphy and paleoecology of the European Paleogene, Mainz, February 18th-21st 1987*, vol. 10. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Munich, (A) 312 p.
- Schwartz JH, Tattersall I, Haubold H. 1983. A new genus and species of Primate from the Geiselstal, Eocene of the German Democratic Republic. *Zeitschrift Für Geologische Wissenschaften* 7:911–914.
- Seiffert ER, Perry JMG, Simons EL, Boyer DM. 2009. Convergent evolution of anthropoid-like adaptations in Eocene adapiform primates. *Nature* 426:1118–1122.
- Seiffert ER, Simons EL, Boyer DM, Perry JMG, Ryan TM, Sallam HM. 2010. A fossil primate of uncertain affinities from the earliest late Eocene of Egypt. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107(21):9712–9717 DOI 10.1073/pnas.1001393107.
- Seiffert ER, Simons EL, Clyde WC, Rossie JB, Attia Y, Bown TM, Chatrath P, Mathison ME. 2005. Basal anthropoids from Egypt and the antiquity of the Africa’s higher primate radiation. *Science* 310:300–304 DOI 10.1126/science.1116569.
- Silcox MT, Sargis EJ, Bloch JI, Boyer DM. 2015. Primate origins and supraordinal relationships: morphological evidence. In: Henke W, Tattersall I, eds. *Handbook of paleoanthropology*. 2nd edition. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 1053–1081.
- Smith T, Kumar K, Rana RS, Folie A, Solé F, Noiret C, Steeman T, Sahni A, Rose KD. 2016. New early Eocene vertebrate assemblage from western India reveals a mixed fauna of European and Gondwana affinities. *Geosciences Frontiers* 7:969–1001 DOI 10.1016/j.gsf.2016.05.001.
- Smith T, Rose KD, Gingerich PD. 2006. Rapid Asia–Europe–North America geographic dispersal of earliest Eocene primate *Teilhardina* during the Paleocene–Eocene thermal maximum. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:11223–11227 DOI 10.1073/pnas.0511296103.
- Solé X. 1985. El Eoceno “continental” de la Vall d’Àger (Pirineo central): estratigrafia física y facies. In: *Tesis de llicenciatura*. Universitat Autònoma de Barcelona, 102 pp.
- Swofford DL. 1998. PAUP* phylogenetic analysis using parsimony (*And Other Methods). Version 4. Sunderland: Sinauer Associates.
- Szalay FS. 1971. The European adapid primates *Agerina* and *Pronycticebus*. *American Museum Novitates* 2466:1–18.

- Szalay FS, Delson E. 1979.** *Evolutionary history of the Primates*. New York: Academic Press, 580 pp.
- Tattersall I, Schwartz JH. 1983.** A new genus and species of adapid primate from the middle Eocene of Alsace, and a new genus for '*Adapis*' *ruetimeyeri* Stehlin, 1912. *Folia Primatologica* **41**:231–239 DOI [10.1159/000156134](https://doi.org/10.1159/000156134).
- Thalmann U. 1994.** Die Primaten aus dem eozänen Geiseltal bei Halle/Saale (Deutschland). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* **175**:1–161.
- Trouessart EL. 1879.** Catalogue des mammifères vivants et fossiles. *Revue et Magasin de Zoologie* **7**:223–230.
- Zamorano M. 1993.** Los sistemas deltaicos del Ilerdiense superior-Cuisiense de la cuenca de Àger (Fm. Ametlla), Prepirineo de Lleida. PhD thesis, Universitat Autònoma de Barcelona, Spain, 146 pp.

3.4.

**NEW DENTAL AND POSTCRANIAL MATERIAL OF *AGERINIA SMITHORUM*
(PRIMATES, ADAPIFORMES) FROM THE TYPE LOCALITY CASA RETJO-1
(EARLY EOCENE, IBERIAN PENINSULA)**





Aquest apartat (pàgines 149-158) correspon a l'article:

Femenias-Gual, J., Marigó, J., Minwer-Barakat, R., Moyà-Solà, S., 2017. New dental and postcranial material of *Agerinia smithorum* (Primates, Adapiformes) from the type locality Casa Retjo-1 (early Eocene, Iberian Peninsula). *Journal of Human Evolution*, 113:127-136.

Aquest pot consultar-se en el següent enllaç:

<https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.08.015>

3.5.

NEW LOWER EOCENE FOSSIL SITES WITH PRIMATE REMAINS
FROM THE IBERIAN PENINSULA





Aquest apartat (pàgines 161-170) correspon a l'article:

Femenias-Gual, J., Minwer-Barakat, R., Marigó, J., Moyà-Solà, S., 2020. New lower Eocene fossil sites with primate remains from the Iberian Peninsula. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 40(1), e1766478.

Aquest pot consultar-se en el següent enllaç:

<https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1766478>

4.

DISCUSSIÓ





4.1. Distribució geogràfica i temporal

Una de les primeres implicacions que han tingut els resultats d'aquesta tesi ha estat la confirmació que el gènere *Agerinia* fou encara més abundant i divers durant l'Eocè inferior del que prèviament es tenia constància. No obstant, a la llum dels resultats s'ha comprovat que algunes de les assignacions anteriors a aquesta tesi estaven basades en espècimens que no presenten els trets diagnòstics suficients per a la seva determinació genèrica o específica. Per aquest motiu, en el present apartat s'ofereix una breu revisió del material prèviament assignat al gènere *Agerinia* i formes similars (cf. *Agerinia*), que apareix resumida a la **taula 5**.

Abans de la realització d'aquesta tesi, l'únic material assignat al gènere *Agerinia* a la conca d'Àger eren les peces dentàries provinents del jaciment de les Saleres descrites per Crusafont-Pairó (1967) i Szalay (1971). Aquestes restes, que incloïen vuit peces dentàries (una P₃, una P₄, dues M₁, dues M₂ i dues M₃), van constituir el material tipus de l'espècie *Agerinia roselli* descrita per Crusafont-Pairó (1967). En l'apartat 3.1 es redescríu l'espècie amb la identificació d'alguns trets que havien passat desapercibuts en els primers estudis i s'incorpora la descripció de quatre peces inèdites (dues M₂ i dues M₃). Tal i com s'indica en l'apartat 3.1, la descripció d'un nou gènere pel material de les Saleres feta per Crusafont-Pairó (1967) queda justificada per la seva singularitat morfològica, ja que mostra clares diferències amb la resta d'adapiformes coneguts.

Per altra banda, varis treballs del segle XX fan referència a la presència d'*Agerinia* en diversos jaciments de la conca de Tremp-Graus. Entre aquests, a la localitat de Casa Picantón es va recuperar una sola mandíbula amb una M₂ que va ser descrita per primer cop com *Agerinia roselli* per Szalay (1971), juntament amb una part del material de les Saleres. Tot i que la seva morfologia general i la seva mida indiquen que les restes pertanyen a *Agerinia*, la seva assignació específica no queda clara. L'M₂ presenta algunes diferències importants amb les segones molars de les tres espècies descrites d'*Agerinia*, com són un trigònid obert o l'absència de hipoconúlid. La manca de trets diagnòstics específics fa qüestionable la validesa de l'assignació original, pel que sembla més recomanable mantenir únicament la determinació genèrica i assignar aquest espècimen a *Agerinia* sp.

País	Àrea geogràfica	Localitat	Edat (MP)	Adscripció prèvia als resultats de la tesi	Nova adscripció proposada en la tesi	Referències
Espanya	Conca d'Àger	Casa Retjo-1	Eocè inferior (MP indet.)	-	<i>A.smithorum</i>	Femenias-Gual et al. (2016b, 2017b) [apartats 3.2 i 3.4]
		Casa Retjo-3	Eocè inferior (MP indet.)	-	<i>A.smithorum</i>	Femenias-Gual et al. (2020) [apartat 3.5]
		Cabana del Llúcio-1	Eocè inferior (MP indet.)	-	<i>A.smithorum</i>	Femenias-Gual et al. (2020) [apartat 3.5]
		Masia de l'Hereuet	Eocè inferior (MP8+9)	-	<i>A.marandati</i>	Femenias-Gual et al. (2017a) [apartat 3.3]
		Font del Torricó-1	Eocè inferior (MP indet.)	-	<i>Agerinia</i> sp.	Femenias-Gual et al. (2020) [apartat 3.5]
		Font del Torricó-3	Eocè inferior (MP indet.)	-	<i>Agerinia</i> sp.	Femenias-Gual et al. (2020) [apartat 3.5]
	Conca de Tremp-Graus	Les Saleres	Eocè inferior (MP indet.)	<i>A. roselli</i>	<i>A. roselli</i>	Crusafont-Pairó (1967); Szalay (1971); Femenias-Gual et al. (2016a) [apartat 3.1]
		Casa Picantón (la Roca)	Eocè inferior (MP10)	<i>A. roselli</i>	<i>Agerinia</i> sp.	Crusafont-Pairó i Golpe-Possé (1968); Szalay (1971)
		Castigaleu	Eocè inferior (MP10)	<i>A. roselli</i>	Adapiforme indet.	Crusafont-Pairó i Golpe-Possé (1973)
		Escarlà	Eocè inferior (MP10)	<i>A. roselli</i>	<i>Agerinia</i> sp.	Crusafont-Pairó i Golpe-Possé (1974, 1975)
Güell I		Eocè inferior (MP10)	<i>A. roselli</i>	Adapiforme indet.	Crusafont-Pairó i Golpe-Possé (1974); Antunes et al. (1997)	
Conca de l'Ebre	Les Badies	Eocè inferior (MP10)	<i>A. roselli</i>	-	Crusafont-Pairó i Golpe-Possé (1974, 1975)	
	Casa Ramón	Eocè inferior (MP11/MP12)	<i>Agerinia</i> sp.	<i>Agerinia</i> sp.	Peláez-Campanes (1995)	
	La Morera-2 (la Coma)	Eocè inferior (MP10)	<i>Agerinia</i> sp.	<i>Agerinia</i> sp.	Colombo et al. (1995)	
França	Provença	Rians	Eocè inferior (MP7)	cf. <i>Agerinia</i>	cf. <i>Agerinia</i>	Godinot (1983,1998)
	Conca de París	Condé-en-Brie	Eocè inferior (MP8+9)	<i>Agerinia</i> sp.	<i>Agerinia</i> sp.	Herbomel i Godinot, (2011)
	Àrea de Minervo	Sainte-Eulalie	Eocè inferior (MP8+9)	cf. <i>Agerinia</i>	cf. <i>Agerinia</i>	Danilo et al. (2013)
		Azillanet	Eocè inferior (MP10)	<i>A. cf. roselli</i>	<i>A. cf. roselli</i>	Godinot (1983, 1998)
Pakistan	Districte de Kohat	Chorlakk	Eocè inferior-mitjà (MP indet.)	cf. <i>Agerinia</i>	cf. <i>Agerinia</i>	Russell i Gingerich (1987)

Taula 5. Conjunt de localitats on s'ha identificat el gènere *Agerinia* o formes similars (cf. *Agerinia*), amb la determinació taxonòmica actualitzada a la llum dels resultats d'aquest treball.

Al jaciment de Castigaleu, Crusafont-Pairó i Golpe-Possé (1973) van documentar la presència d'*Agerinia roselli* a partir d'una mandíbula amb una M_1 i una M_2 amb un grau molt elevat de desgast. Malgrat l'estat de preservació, que impedeix una correcta observació de la morfologia dentària, s'intueix la presència d'un paracònid en ambdues molars, característica que tan sols s'ha descrit per *Agerinia smithorum*. No obstant, les dimensions de les molars de Castigaleu són clarament més grans que les de les tres espècies d'*Agerinia* conegudes. Per això, el més prudent és considerar aquest espècimen com a un adapiforme indeterminat.

A la localitat d'Escarlà, Crusafont-Pairó i Golpe-Possé (1974, 1975) van recuperar dues M_1 aïllades, una d'elles fragmentada, que assignaren a *Agerinia roselli*; no obstant, no van proporcionar cap descripció ni il·lustració d'aquestes. Actualment no s'han trobat en les col·leccions de l'ICP, pel que tampoc no s'han pogut analitzar directament. En qualsevol cas, partint del supòsit que les molars estiguessin correctament assignades al gènere *Agerinia*, la impossibilitat de comparar les restes d'aquest jaciment amb les espècies descrites posteriorment (*A. smithorum* i *A. marandati*) fa que sigui més prudent no donar una adscripció específica per aquest material i assignar-lo a *Agerinia* sp.

Al treball de Crusafont-Pairó i Golpe-Possé (1974) també es va documentar la presència d'*Agerinia roselli* a la localitat de Güell. Posteriorment, Antunes et al. (1997) van diferenciar tres nivells distints en aquesta localitat, denominats Güell I, II i III, entre els quals van indicar la presència dels primats *Agerinia roselli* a Güell I i *Cantius* sp. a Güell III, però en cap cas van descriure o figurar el material fòssil recuperat. Després d'analitzar les restes fòssils dipositades a les col·leccions l'ICP, tan sols s'ha localitzat un fragment de mandíbula amb una dP_4 i una canina que comença a sobresortir procedent del jaciment de Güell I. Tot i que s'assembla a l'única dP_4 coneguda per *Agerinia* (la d'*Agerinia marandati*), les característiques que presenta la premolar decidua de Güell no són suficients per una assignació genèrica fiable del material; per aquest motiu, el més convenient és considerar aquest espècimen com a un adapiforme indeterminat. Per altra banda, no s'ha localitzat cap tipus de material de primat del jaciment de Güell III, pel que a hores d'ara es desconeix si la menció de *Cantius* en aquesta localitat és deguda a una confusió o si s'ha extraviat el material original.

En la localitat de les Badies, Crusafont-Pairó i Golpe-Possé (1974, 1975) van documentar la presència d'*Agerinia roselli* basant-se en un fragment de mandíbula sense dents. L'absència

de peces dentàries en la mandíbula impedeix la seva determinació, pel que no es pot acceptar aquest espècimen com una evidència de la presència de primats en el jaciment.

Al jaciment de Casa Ramón, Peláez-Campomanes (1995) va descriure sis dents i alguns fragments atribuïbles al gènere *Agerinia*. D'acord amb l'autor, l'escassetat del material no permet la seva assignació específica. A més, les restes trobades tampoc són suficients per a la descripció d'una nova espècie, tot i que el material presenti diferències clares respecte a resta d'espècies del gènere, com per exemple una mida més reduïda. Per tant, aquest material continua determinat com *Agerinia* sp.

En la conca de l'Ebre, Colombo et al. (1995) documentaren la presència dels primats *Agerinia* sp. i *Cantius* sp. en el jaciment de la Morera-2. Les diferències entre *Cantius* i *Agerinia* són molt evidents: entre altres, *Cantius* presenta una mida molt més gran i unes cúspides molt més inflades que *Agerinia*. No obstant, la mida i la morfologia general de totes les restes recuperades en aquesta localitat als anys 90 corresponen indubtablement al gènere *Agerinia*. A més, els escassos fòssils obtinguts en el mostreig d'aquesta localitat durant els treballs de camp d'aquesta tesi també corresponen a *Agerinia*. Per aquests motius, és probable que la documentació de *Cantius* al jaciment de la Morera fos deguda a una errada en la determinació del material original. Malauradament, l'escassetat i l'estat de preservació de les restes d'aquesta localitat no permeten una determinació a nivell d'espècie i, tal com s'ha explicat en l'apartat 2.1.2, les condicions d'aflorament del jaciment impedeixen un mostreig intensiu encaminat a la recuperació de més espècimens. Per tant, el material d'aquesta localitat continua determinat com *Agerinia* sp.

Pel que fa als jaciments francesos, en la localitat d'Azillanet s'ha descrit la presència d'*Agerinia* cf. *roselli* a partir de dues mandíbules amb la sèrie M₁-M₃ (Godinot, 1983, 1998; Marandat, 1986). Malgrat el mal estat de preservació del material, la morfologia general presenta grans semblances amb el gènere *Agerinia*. No obstant, els espècimens d'Azillanet mostren també una sèrie de diferències amb la resta d'espècies d'*Agerinia*, entre les que destaquen la major grandària i la pèrdua del paracònid en totes les molars inferiors. És precisament l'absència de paracònid a l'M₁ la que fa que el material d'aquesta localitat francesa s'assembli més a *A. roselli* (amb un paracònid molt reduït) que a *A. marandati* i *A. smithbourm* (amb un paracònid ben desenvolupat). Per aquest motiu, l'assignació original a *Agerinia* cf. *roselli* sembla adequada.

Per altra banda, el jaciment de Condé-en-Brie també ha proporcionat fòssils de tres primats diferents, entre els que s'identifica *Agerinia* sp. Les restes recuperades i descrites preliminarment per Herbomel i Godinot (2011) coincideixen a grans trets amb les d'*Agerinia*, pel que la seva adscripció genèrica no presenta dubtes. No obstant, les diferències que mostra el material de Condé-en-Brie amb les espècies descrites en aquesta tesi, entre les que destaca la presència habitual de pericon a les M^2 i M^3 , recolzen la hipòtesi dels autors que podria tractar-se d'una nova espècie, a hores d'ara sota estudi.

Finalment, tal i com s'ha esmentat en la introducció (apartat 1.6), als jaciments de Rians i Sainte-Eulalie (sud de França) i a la localitat de Chorlakkí (Pakistan) s'ha documentat la presència de formes semblants a *Agerinia* (cf. *Agerinia*; Danilo et al., 2013; Godinot, 1983; Russell i Gingerich, 1987). La mandíbula amb una M_2 recuperada a Rians, descrita i assignada a cf. *Agerinia* per Godinot (1983), presenta una morfologia general que recorda al gènere; no obstant, les diferències que mostra amb les espècies d'*Agerinia*, com per exemple un paracònid ben desenvolupat o una extensió distolingual del talònid, no permeten la seva adscripció definitiva a aquest gènere. Per altra banda, Danilo et al. (2013) van documentar la presència de cf. *Agerinia* a Sainte-Eulalie a partir d'una M_3 , però no la van descriure ni figurar. Tot i així, segons els autors, les semblances d'aquest espècimen són majors amb cf. *Agerinia* de Rians que amb *Agerinia roselli*. Fora del continent europeu, al jaciment pakistanès de Chorlakkí, Russell i Gingerich (1987) hi van descriure un trigònid d'una M_1 dreta que van assignar a cf. *Agerinia*. Segons els autors, el tret més distintiu d'aquest fragment és la continuïtat de la paracrèstida amb la premetacrèstida, característica d'algunes molars d'*Agerinia*. No obstant, tot i només saber la mida del trigònid, la molar seria més gran que les de qualsevol de les espècies d'*Agerinia*.

Tot i que a la llum dels resultats d'aquesta tesi algunes de les assignacions prèvies al gènere *Agerinia* canvien, la seva distribució geogràfica i temporal no es veu modificada. Sent així, podem concloure que, segons les dades disponibles a dia d'avui, la distribució geogràfica d'*Agerinia* s'estén des del nord-est de la península Ibèrica (conques Sudpirinenca i de l'Ebre) fins al nord del territori francès (jaciment de Condé-en-Brie, conca de París), passant pel jaciment d'Azillanet, al sud de França (Godinot, 1983, 1998; Antunes et al., 1997; Herbomel i Godinot, 2011; Marigó et al., 2014, entre altres). Pel que fa a la distribució temporal, tots els jaciments en què s'ha documentat la presència d'*Agerinia* tenen una edat compresa entre el Neustrià (MP8+9, Condé-en-Brie i Masia de l'Hereuet, Herbomel i

Godinot, 2011; apartat 3.3) i el Geiseltalià (MP11/MP12, Casa Ramón, Peláez-Campomanes, 1995).

4.2. Evolució morfològica del gènere *Agerinia*

Amb la redescrípció d'*Ageririnia roselli* s'han donat a conèixer alguns trets importants que havien passat desapercebuts en les primeres descripcions de Crusafont-Pairó (1967) i Szalay (1971), com són la presència d'unes P_1 i P_2 uniradiculars i d'un paracònid incipient en les M_1 . A més, també s'ha posat de manifest que la longitud del trigònid de les molars inferiors és més variable del que s'havia indicat prèviament, pel que no s'ha de considerar una bona referència alhora de discernir entre les M_1 i M_2 . Així doncs, les característiques més destacades d'aquesta espècie són la presència de P_1 i P_2 uniradiculars; P_4 amb metaconid, crèstida obliqua i conca del talònid ben desenvolupats, així com paracònid, hipocònid i entocònid petits però diferenciats; molars amb el trigònid tancat i la protocrèstida subperpendicular als costats bucal i lingual; paracònid incipient a les M_1 i absent a les M_2 i M_3 ; i contorn arrodonit en la conca del talònid de les M_1 i M_2 (apartat 3.1; **figura 11, C**).

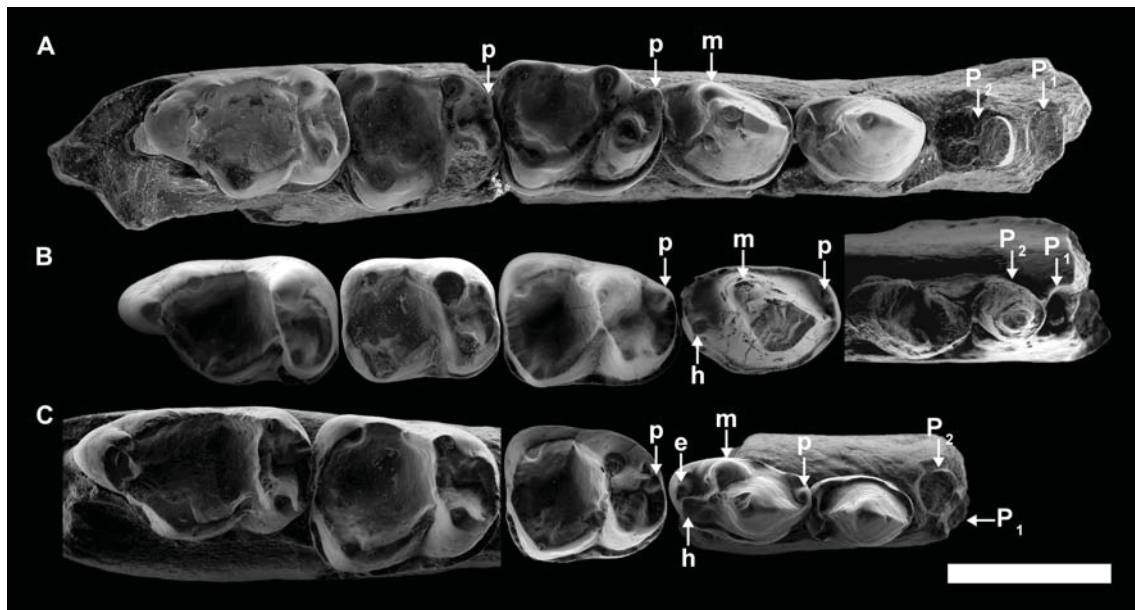


Figura 11. Comparació de les molars i premolars inferiors entre les espècies del gènere *Agerinia*. **A**, *A. smithorum* de Casa Retjo-1: IPS-84291 (holotip), mandíbula dreta amb els alvèols de la canina i P_1 , arrels de la P_2 i dents des de la P_3 a l' M_3 . **B**, *A. marandati* de Masia de l'Hereuet; de dreta a esquerra: IPS-82807, fragment de mandíbula dreta amb els alvèols de la canina i P_1 , i dents des de la P_2 a la P_4 (la P_4 d'aquest espècimen no es mostra degut a la seva mala preservació); IPS-82806, P_4 esquerra (invertida); IPS-82801 (holotip), M_1 esquerra (invertida); IPS-82805, M_2 esquerra (invertida); IPS-82803, M_3 esquerra (invertida). **C**, *A. roselli* de les Saleres; de dreta a esquerra: IPS-2543, fragment de mandíbula esquerra amb les arrels de la P_1 i P_2 , i les dents des de la P_3 a la P_4 (invertida); IPS-82793, M_1 dreta; IPS-1981 (holotip), fragment de mandíbula esquerra amb M_2 i M_3 (invertida). **p**, paraconid; **m**, metaconid; **h**, hipocònid; **e**, entocònid. La barra d'escala correspon a 3 mm. Modificada de Femenias-Gual et al. (2016a); apartat 3.1.

Per altra banda, les restes atribuïdes a *Agerinia marandati* han permès la primera descripció pel gènere de les quartes premolars decidues inferiors i superiors, les tres molars superiors i d'un regruix ossi situat en la part anterior de la mandíbula que indicaria que les hemimandíbules no estaven fusionades (apartat 3.3). Entre les característiques d'aquesta espècie destaquen les P_1 i P_2 uniradiculars, P_4 amb metaconid, paracònid, hipocònid i crèstida obliqua diferenciats, M_1 amb el trigònid obert i el paracònid gran i M_2 i M_3 amb el trigònid tancat sense paracònid (**figura 11, B**). Les molars superiors presenten un paracònid més desenvolupat que el metaconid, no tenen pericon i mostren una conca delimitada per la cresta preparaconular i la hipoparacresta. Les M^1 i M^2 presenten un hipocon diferenciats i les M^2 i M^3 mostren l'esmalt lleugerament crenulat (**figura 12, B i E**).

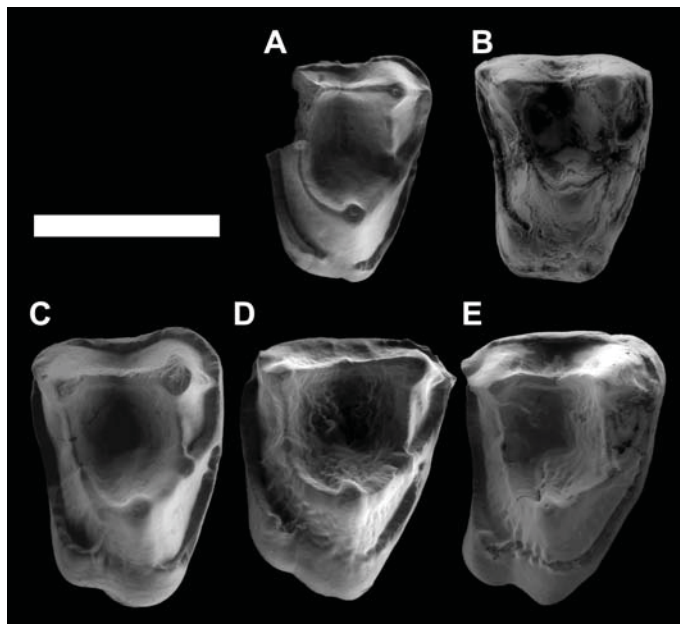


Figura 12. Comparació de les M^1 i M^2 entre les espècies del gènere *Agerinia*. **A**, M^1 dreta d'*A. smithorum* de Cabana del Llúcio-1 (IPS-104812); **B**, M^1 esquerra (invertida) d'*A. marandati* de Masia de l'Hereuet (IPS-82808); **C**, M^2 dreta d'*A. smithorum* de Casa Retjo-1 (IPS-97993); **D**, M^2 dreta d'*A. smithorum* de Cabana del Llúcio-1 (IPS-104813); **E**, M^2 esquerra (invertida) d'*A. marandati* de Masia de l'Hereuet (IPS-82815). La barra d'escala correspon a 3 mm. Modificada de Femenias-Gual et al. (2017b), apartat 3.4.

El material d'*Agerinia smithorum*, localitzat als jaciments de Casa Retjo-1 i 3 i Cabana del Llúcio-1, és més abundant que el de les dues espècies anteriors i ha permès per primera vegada pel gènere la descripció de la segona premolar inferior, les incisives superiors, les premolars definitives superiors i el calcani (apartats 3.2, 3.4 i 3.5). Les característiques més destacables de la dentició inferior d'aquesta espècie són la presència d'una P_1 uniradicular, una P_2 biradicular, una P_4 sense entocònid i amb paracònid i hipocònid molt petits o absents, una M_1 amb el trigònid obert i un paracònid ben desenvolupat i una M_2 amb el trigònid tancat i un paracònid incipient (**figura 11, A**). Pel que fa a la dentició superior, en destaquen una M^1 sense hipocon ni pericon i una M^2 amb un petit hipocon però sense pericon, ambdues amb una conca ben diferenciada delimitada per la cresta preparaconular i

la hipoparacresta, un paracònul ben desenvolupat i un petit metacònul. A més, l'M² també presenta una lleugera crenulació de l'esmalt (**figura 12, A, C i D**). Pel que respecta al calcani, tot i que les dues peces conegudes no estan completes, es caracteritza per mostrar una faceta ectal convexa orientada proximodistalment, una faceta sustentacular ovoide i còncava orientada distolateralment i una faceta cuboidal còncava, en forma de ventall, amb una fossa articular ben desenvolupada.

Algunes de les diferències morfològiques entre les espècies estudiades, resumides a la **taula 6**, han permès interpretar diversos canvis evolutius en el llinatge format per *A. smithorum* – *A. marandati* – *A. roselli*. Entre aquestes, destaquen el desplaçament mesial dels foràmens mentonians, la reducció (observada a través de la compressió mesiodistal de l'arrel) i el desplaçament bucal de la P₁, la reducció del número d'arrels en la P₂, la molarització de la P₄, el tancament del trigònid i la reducció del paracònid de l'M₁, la reducció del paracònid de l'M₂, el creixement de l'hipocon, paracònul i metacònul, l'augment de la crenulació de l'esmalt i del grau de tancament de la conca delimitada per la cresta preparacnular i la hipoparacresta de l'M¹, i el creixement del parastil i el metastil a l'M² (**figures 11 i 12**). Algunes d'aquestes tendències, com la reducció progressiva de la P₁ i el seu desplaçament cap al costat bucal de la mandíbula, la reducció del paracònid en les molars inferiors o l'augment de mida de l'hipocon en les superiors ja havien estat àmpliament documentades en distints llinatges de primats (Smith et al., 2006; Ankel-Simons, 2007; Minwer-Barakat et al., 2010, 2015a, 2015b, 2017; Godinot, 2015; entre altres), pel que recolzen la hipòtesi d'un llinatge format per les espècies estudiades.

En aquest mateix sentit, la posició estratigràfica relativa dels jaciments estudiats (apartats 3.3 i 3.5) indica que Casa Retjo-1 i 3 i Cabana del Llúcio-1, on s'ha identificat l'espècie *A. smithorum*, són més antics que Masia de l'Hereuet, on s'ha trobat *A. marandati* (com s'ha indicat prèviament, la situació del jaciment de les Saleres, on es va descriure l'espècie *A. roselli*, no es coneix). Així mateix, les anàlisis filogenètiques realitzades en els apartats 3.3 i 3.4 i discutides en l'apartat 4.6 situen *A. smithorum* com l'espècie més primitiva del gènere. A més a més, algunes de les característiques d'*A. smithorum* del jaciment de Cabana del Llúcio-1, com la P₄ amb paracònid i hipocònid molt petits, i la M² amb un hipocon lleugerament major que la d'*A. smithorum* de Casa Retjo-1, una crenulació de l'esmalt més accentuada i presència de parastil, suggereixen una morfologia intermèdia entre *A. smithorum* de Casa Retjo-1 i *A. marandati*. Aquesta observació, suportada també per la

posició estratigràfica de Cabana del Llúcio entre Casa Retjo-1 i Masia de l'Hereuet, recolza la hipòtesi de l'evolució gradual de certs trets morfològics al llarg del llinatge integrat per *A. smithorum* – *A. marandati* – *A. roselli*.

	<i>A. smithorum</i>	<i>A. marandati</i>	<i>A. roselli</i>
Foràmens mentonians			
Posició foramen distal	Sota l'arrel mesial de la P ₄	Sota l'arrel mesial de la P ₄	Sota l'arrel distal de la P ₃
Posició foramen intermedi	Sota l'arrel mesial de la P ₃	Sota l'arrel mesial de la P ₃	Sota l'arrel de la P ₂
Posició foramen mesial	Sota l'arrel de la P ₁	Entre la P ₁ i la canina	No observable
P₁			
Posició de l'arrel en la mandíbula	Central	Central	Desplaçada bucalment
Secció de l'arrel	Oval	Comprimida mesiodistalment	Molt comprimida mesiodistalment
P₂			
Nº d'arrels	Dues	Una	Una
P₄			
Paracònid	Absent/molt petit	Diferenciat	Diferenciat
Metacònid	Diferenciat però petit	Diferenciat	Gran
Hipocònid	Absent/molt petit	Diferenciat	Diferenciat
Entocònid	Absent	Absent	Diferenciat
M₁			
Paracònid	Ben desenvolupat	Ben desenvolupat	Diminut
Trigònid	Obert	Obert	Tancat
M₂			
Paracònid	Diminut	Absent	Absent
M¹			
Hipocon	Absent	Petit i ben diferenciat	No observable
Paracònul	Menor que <i>A. marandati</i>	Major que <i>A. smithorum</i>	No observable
Metacònul	Menor que <i>A. marandati</i>	Major que <i>A. smithorum</i>	No observable
Conca delimitada per la cresta preparaconular i la hipoparacresta	Lleugerament oberta	Tancada	No observable
Crenulació de l'esmlt	Absent	Absent o dèbil	No observable
M²			
Hipocon	Petit i diferenciat	Ben desenvolupat	No observable
Paracònul	Menor que <i>A. marandati</i>	Major que <i>A. smithorum</i>	No observable
Metacònul	Menor que <i>A. marandati</i>	Major que <i>A. smithorum</i>	No observable
Parastil	Absent/incipient	Petit	No observable
Metastil	Menor que <i>A. marandati</i>	Major que <i>A. smithorum</i>	No observable
Crenulació de l'esmlt	Menor que <i>A. marandati</i>	Major que <i>A. smithorum</i>	No observable

Taula 6. Evolució dels trets morfològics més rellevants observats en les tres espècies d'*Agerinia*. Modificada de Femenias-Gual et al. (2017a), apartat 3.3.

4.3. Massa corporal

Una de les característiques que s'ha pogut inferir a partir del material estudiat ha estat la massa corporal d'*Agerinia*. Tot i que ja hi havia alguns estudis previs com el de Conroy (1987), que estimava la massa d'*Agerinia roselli* entre uns 376 g i 466 g, davant la disponibilitat de treballs més recents amb equacions més apropiades per a calcular la massa corporal de primats de mida petita, i tenint també en compte que el número de peces dentàries atribuïdes a aquest gènere ha augmentat considerablement amb els nous descobriments, s'ha considerat oportú tornar a calcular la massa corporal per a les diferents espècies d'*Agerinia*. Per a estimar la massa corporal de cada espècie s'han utilitzat les equacions per les M_1 i M_2 d'Egi et al. (2004), en primer lloc perquè no inclouen primats de mida gran, sent així més adequades per a l'estimació de primats fòssils de mida petita, i també perquè mostren un coeficient de correlació molt elevat entre l'àrea d'aquestes molars (considerada com longitud mesiodistal x amplada bucolingual) i la massa corporal en prosimis actuals ($R=0.971$ per a l' M_1 i $R=0.986$ per l' M_2).

Tal i com mostren els resultats de la l'apartat 3.1, l'estimació de massa corporal d'*A. roselli* oscil·la entre 644 i 900 g, quasi el doble de les estimacions de Conroy (1987). Per altra banda, l'estimació feta per *A. smithorum* a l'apartat 3.2 indica que tindria una massa corporal d'entre 652 i 724 g. No obstant, aquesta estimació va ser realitzada utilitzant tan sols una M_1 i una M_2 , motiu pel qual s'han tornat a realitzar els càlculs fent servir també les noves peces dentàries procedents de Casa Retjo-1. A més a més, s'ha estimat la grandària corporal d'*A. marandati* de Masia de l'Hereuet, un càlcul que no s'havia realitzat prèviament.

Els resultats obtinguts considerant totes les M_1 i M_2 procedents de Casa Retjo-1 amplien lleugerament el rang de massa corporal per a *A. smithorum*, que restaria finalment entre els 505 i els 732 g. Per altra banda, a partir del material de Masia de l'Hereuet s'ha estimat que el rang de massa corporal d'*A. marandati* oscil·laria entre 495 i 820 g. Tal i com s'observa a la **figura 13**, les tres espècies del gènere *Agerinia* tindrien una massa molt similar que oscil·laria aproximadament entre els 500 i els 900 g, és a dir, una grandària semblant a la que presenten estrepisrins actuals com el loris lent (*Nycticebus coucang*) o el lèmur mostela d'Ankarana (*Lepilemur ankaranensis*).

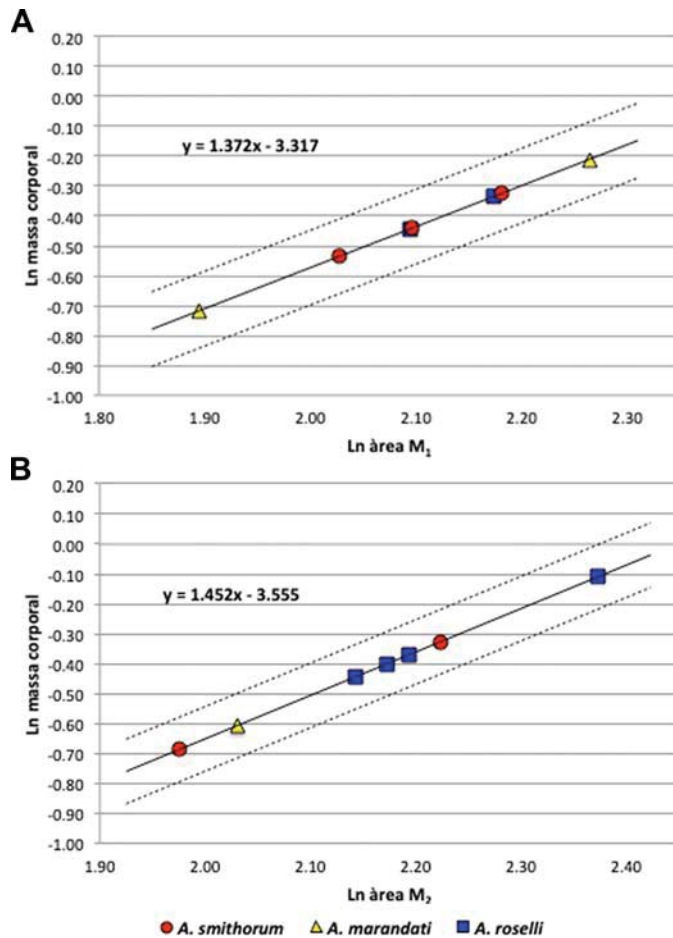


Figura 13. Regressions estimades per a la massa corporal d'*Agerinia roselli*, *A. marandati* i *A. smithorum*. **A**, estimacions basades en l'àrea de l' M_1 ; **B**, estimacions basades en l'àrea de l' M_2 . Les línies contínues mostren la regressió derivada de les dades de primats actuals; les línies discontinües mostren l'interval de confiança del 95% (basat en les dades publicades per Egi et al., 2004). Modificat de Femenias-Gual et al. (2016b), apartat 3.2.

4.4. Inferències locomotores

Les restes dels calcanis descrites en els apartats 3.4 i 3.5 s'han assignat a l'espècie *Agerinia smithorum*. Aquesta atribució es recolza en que *A. smithorum* és la única espècie de primat identificada en les localitats on s'han recuperat els calcanis, Casa Retjo-1 i Cabana del Llúcio-1. No obstant, per poder corroborar aquesta assignació s'han inclòs les dades d'*A. smithorum* de CR-1 en un gràfic al qual s'hi enfronten l'àrea de la faceta cuboidal del calcani i la longitud de la segona molar inferior d'un ampli conjunt de primats, creat a partir de les dades comparatives de Boyer i Seiffert (2013), Boyer et al. (2013) i Winchester et al. (2014). D'aquesta manera, s'ha pogut comprovar que la mida del calcani correspon a l'esperada segons l'àrea de les M_2 , fet que suporta la seva assignació a *A. smithorum*, tal i com mostra la **figura 14**. En el cas de LLU-1, la manca de la faceta cuboidal al fragment de calcani i l'absència d' M_2 entre el material recuperat no han permès realitzar aquesta comprovació. Malgrat tot, la morfologia i grandària d'aquest són pràcticament idèntiques a les del calcani de CR-1, pel que es pot assegurar la seva assignació a *A. smithorum*.

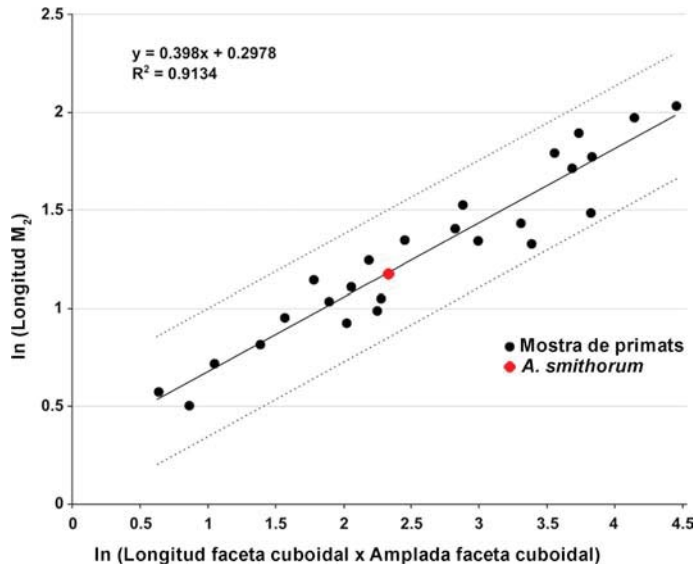


Figura 14. Diagrama de dispersió de les dimensions del calcani (logaritme de l'àrea de la faceta cuboidal) vs. l'M₂ (logaritme de la longitud). Les dimensions del calcani de Casa Retjo-1 atribuït a *A. smithorum* (punt vermell) corresponen a la longitud esperada per a les segones molars d'aquesta espècie (seguint Boyer i Seiffert, 2013; Boyer et al., 2013; Winchester et al., 2014). La mostra de primats inclou diferents estrepsirins, *Tarsius*, i *Teilhardina*. Les línies discontinúes corresponen als intervals de predicció del 95%. Modificada de Femenias-Gual et al. (2017b), apartat 3.4.

Tot i l'estat de preservació de les restes, s'ha pogut realitzar una comparació del calcani d'*A. smithorum* amb els dels adapiformes *Cantius*, *Notharctus*, *Smilodectes*, *Asiadapis*, *Marcgodinotius* i *Anchomomys*, els quals presenten patrons locomotors ja coneguts a partir d'estudis previs. Segons Gebo (1988), *Cantius* és interpretat com un primat quadrúpede arbori actiu amb un ampli ventall de moviments semblants als de l'actual *Eulemur fulvus*. Per altra banda, *Notharctus* i *Smilodectes*, tot i les seves similituds amb *Cantius*, són interpretats com a primats lleugerament més habituats al salt. No obstant, no serien saltadors o grimpadors especialitzats, pel que tindrien un repertori locomotor semblant al de l'actual *Eulemur mongoz*. De forma similar, els asiadapins *Asiadapis* i *Marcgodinotius* s'han interpretat com a petits quadrúpedes arboris actius amb capacitat per al salt, tot i que aquest no seria el seu comportament locomotor dominant (Rose et al., 2009). Finalment, Marigó et al. (2016) interpreten *Anchomomys* com un quadrúpede arbori amb notables especialitzacions per al salt que tindria unes adaptacions locomotores anàlogues a l'actual gènere *Mirza*.

Cal tenir en compte que, alhora de comparar l'elongació distal del calcani entre espècies de mida tan diversa, primer s'han hagut d'escalar les imatges d'aquests a partir de la seva amplada màxima al nivell de la faceta sustentacular. Per altra banda, també s'ha de considerar que l'elongació distal del calcani té un clar component al·lomètric vinculat a la massa corporal (Moyà-Solà et al., 2012; Boyer et al., 2013). Així, per un mateix grau d'especialització al salt, les espècies petites tendeixen a presentar una elongació distal del calcani més elevada que les formes més grans (Moyà-Solà et al., 2012). És a dir, tot i que els notarctins i asiadapids amb els que s'ha comparat mostrin una elongació distal del calcani

similar, s'interpreta com una menor adaptació al salt en els segons només perquè tenen una grandària menor (Boyer et al., 2013). A més a més, alhora de realitzar les interpretacions tampoc es pot perdre de vista que l'elongació distal del calcani també mostra una forta senyal filogenètica (Boyer et al., 2013); així doncs, espècies relacionades tendeixen a mostrar una elongació del calcani similar independentment del seu tipus de locomoció.

Una vegada realitzades les comparacions, s'ha comprovat que *A. smithorum* té una mida absoluta del calcani similar a la d'*Asiadapis cambayensis*, molt menor que *Cantius*, *Notharctus* i *Smilodectes*, i bastant més gran que *Margodotius* i *Anchomomys*, tal i com s'observa a la **figura 15**. A més, presenta una elongació distal relativa lleugerament més elevada que la de la resta d'adapiformes amb l'excepció d'*Anchomomys*, el qual a més de ser més petit que la resta té una elongació major com adaptació al salt (Moyà-Solà, et al., 2012; veure **figura 16**). A partir d'aquests resultats, i tenint en compte la proximitat filogenètica entre *A. smithorum* i *Asiadapis* observada en les anàlisis filogenètiques (apartats 3.3 i 3.4), s'ha interpretat que *A. smithorum* seria un quadrúpede arbori moderadament actiu amb capacitat pel salt, tot i que no seria un saltador o grimpador vertical especialitzat. Probablement es tractaria d'un saltador més actiu que els asiadapins però menys que els notarctins.

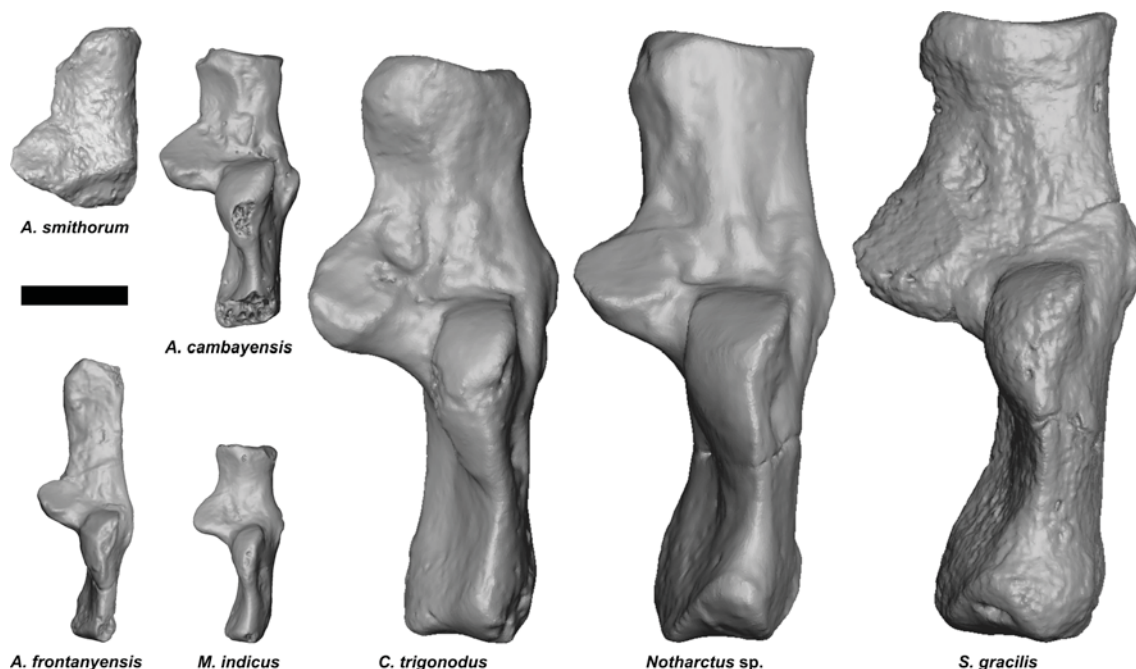


Figura 15. Calcanis de distintes espècies d'adapiformes: *Agerinia smithorum* (IPS-84290), *Asiadapis cambayensis* (GU 760), *Anchomomys frontanyensis* (IPS-7748, invertit), *Margodotius indicus* (GU 709), *Cantius trigonodus* (AMNH 19852), *Notharctus* sp. (AMNH 11478, invertit) i *Smilodectes gracilis* (AMNH 131763, invertit). La barra d'escala correspon a 3 mm. Modificada de Femenias-Gual et al. (2017b), apartat 3.4.

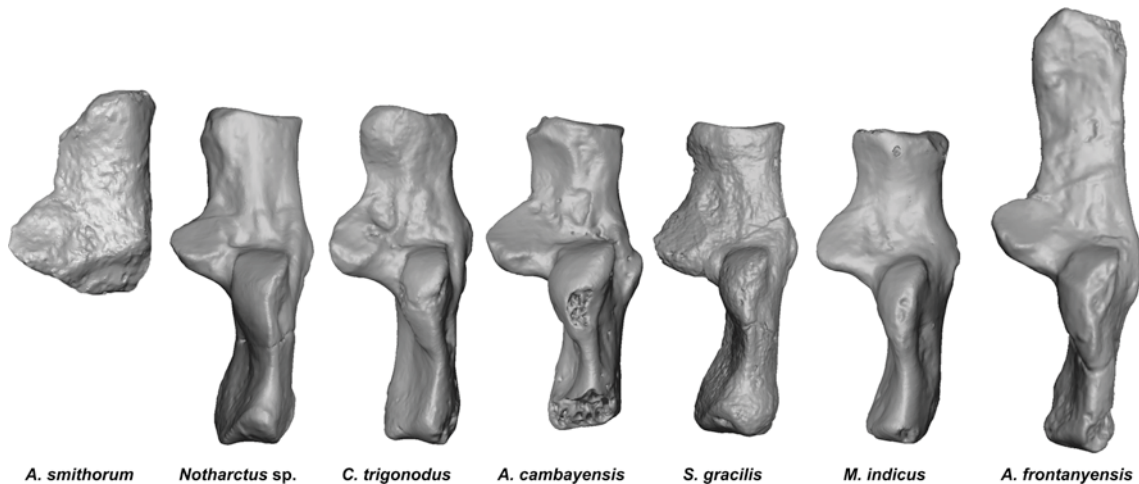


Figura 16. Calcanis de distintes espècies d'adapiformes escalats en funció de la màxima amplada al nivell de la faceta sustentacular: *Agerinia smithorum* (IPS-84290), *Notharctus* sp. (AMNH 11478, invertit), *Cantius trigonodus* (AMNH 19852), *Asiadapis cambayensis* (GU 760), *Smilodectes gracilis* (AMNH 131763, invertit), *Marcgodinotius indicus* (GU 709) i *Anchomomys frontanyensis* (IPS-7748, invertit). Modificada de Femenias-Gual et al. (2017b), apartat 3.4.

4.5. Diferenciació genèrica entre *Agerinia* i *Periconodon*

A la dècada de 1970, els gèneres *Agerinia* i *Periconodon* van ser sinonimitzats per Gingerich (1976, 1977a, 1977b). No obstant, tan sols en el treball de Gingerich (1977a) es justifica breument aquesta sinonímia, basada en les semblances de grandària entre el material de Geiseltal i el de les Saleres. Cal tenir en compte la gran diversitat morfològica intraespecífica que presenten les distintes espècies de *Periconodon*, especialment pel que fa a les molars inferiors (Godinot, 2015), motiu pel qual en alguns casos concrets espècimens d'ambdós gèneres poden ser molt similars. No obstant, basant-nos en els trets diagnòstics del gènere *Periconodon* descrits per Franzen (2004), podem observar que les diferències genèriques entre els dos tàxons són més que evidents. En la dentició inferior, destaquen la presència d'un metaconid més diferenciat en les P₄ d'*Agerinia* que en les de *Periconodon*, l'absència d'entocònid a l'M₃ de *Periconodon*, o l'absència de paracònid en les molars inferiors de *Periconodon*, mentre que a *Agerinia* és sempre present en les M₁ (incipient o ben desenvolupat segons l'espècie), incipient o absent en les M₂, i absent en les M₃. Cal esmentar que algunes d'aquestes diferències ja foren advertides per varis autors com Szalay i Delson (1979), Godinot (1983, 1988, 2015), Peláez-Campomanes (1995) o Gebo (2002), que van tornar a considerar *Agerinia* com un gènere vàlid.

Respecte a la dentició superior, el gènere *Periconodon* es caracteritza principalment per

presentar pericon en les molars superiors, mentre que aquesta cúspide és absent a les espècies conegudes d'*Agerinia*. En aquest sentit, el material descrit en aquesta tesi ha estat fonamental per recolzar la diferenciació entre ambdós gèneres. Fins ara, l'únic material d'*Agerinia* que incloïa dents superiors era el d'*Agerinia* sp. de Casa Ramón i de Condé-en-Brie (Peláez-Campomanes, 1995; Herbolme i Godinot, 2011). La descripció de les espècies *A. smithorum* i *A. marandati* (apartats 3.2, 3.3, 3.4 i 3.5) ha permès observar clarament les diferències morfològiques que existeixen entre la dentició superior dels gèneres *Agerinia* i *Periconodon*.

4.6. Relacions filogenètiques

Les diferents anàlisis filogenètiques realitzades en els apartats 3.3 i 3.4 coincideixen en mantenir les distintes espècies d'*Agerinia* en un mateix clade, on *A. smithorum* esdevé l'espècie més primitiva de les tres. Aquests resultats recolzen la hipòtesi de l'existència d'un llinatge evolutiu comprès per *A. smithorum* – *A. marandati* – *A. roselli*, on *A. marandati* representaria un pas de transició intermedi entre *A. smithorum* i *A. roselli*. A més, també coincideixen en mantenir els sivaladàpids *Hoanghoni* i *Rencunius* com a grup germà del clade *Agerinia*. Per altra banda, els dos arbres resultants de l'anàlisi de la matriu que integra 109 tàxons (**figura 17, A i C**) ubiquen els asiadapins *Asiadapis* i *Marcgodinotius* com el clade germà del grup format per *Agerinia*, *Hoanghoni* i *Rencunius*. Contràriament, l'arbre resultant de la matriu que integra 112 tàxons, incorporant-hi *Donrussellia gallica*, *Periconodon huerzeleri* i *Darwinius masillae* (**figura 17, B**), situa *Periconodon huerzeleri* com a taxó germà del clade format per *Agerinia*, *Hoanghoni* i *Rencunius*, exclouent els asiadapins d'aquest grup. En aquest últim cas, cal tenir en compte que les condicions sense resoldre són degudes a la codificació com a “desconeguts” de molts dels caràcters codificats per a les tres noves espècies introduïdes en l'anàlisi (*D. gallica*, *P. huerzeleri* i *D. masillae*). És per això que les hipotètiques relacions entre *Agerinia* i aquests tàxons proposades en treballs previs (Godinot, 2015, 2017, entre altres) no poden ser clarificades amb les anàlisis filogenètiques fins que s'estudiïn en major profunditat o es localitzi nou material que permeti observar els trets morfològics actualment desconeguts.

Finalment, cal remarcar que els resultats obtinguts recolzen la hipòtesi de l'origen polifilètic dels cercamònids (o cercamonins) proposada anteriorment per autors com Kirk i Williams (2011), Marigó et al. (2011, 2013, 2016), Seiffert et al. (2018) o Chavasseau et al. (2019). A

més a més, els resultats també indiquen que els Adapiformes no formarien un grup monofilètic, tal i com ja havien proposat investigadors com Beard et al. (1988), Seiffert et al. (2009, 2010) o Marigó et al. (2011, 2013, 2016), entre altres. Així doncs, la filogènia dels Adapiformes sembla ser més complexa del que es pensava prèviament, fet que posa de manifest la necessitat de noves anàlisis detallades que incloguin nou material, per tal d'aclarir si aquest gran grup de primats extints forma o no un clade monofilètic.

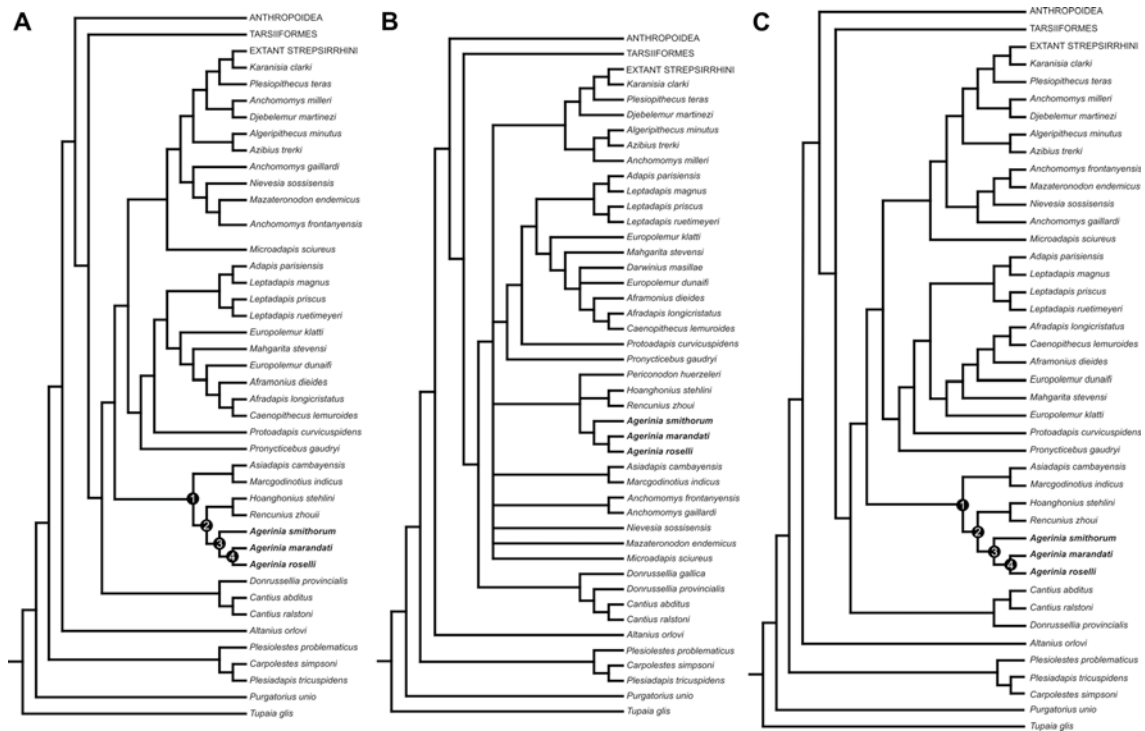


Figura 17. Arbres de consens estricta derivats de les anàlisis de parsimònia d'una matriu de 391 caràcters. **A**, matriu de dades de 109 tàxons, consens estricta de tres arbres igualment parsimoniosos. Inclou les dades d'*Agerinia roselli* de les Saleres (Femenias-Gual et al., 2016a; apartat 3.1), de l'holotip d'*Agerinia smithorum* de Casa Retjo-1 (Femenias-Gual et al., 2016b; apartat 3.2) i d'*Agerinia marandati* de Masia de l'Hereuet (Femenias-Gual et al., 2017a; apartat 3.3). Les sinapomorfies inequívocues que suporten els nodes 1, 2, 3 i 4 són aportades a l'annex I, Data S3. **B**, matriu de dades de 112 tàxons (incorporant *Donrussellia gallica*, *Periconodon huerzeleri* i *Darwinius masillae*), consens estricta de tres arbres igualment parsimoniosos. Inclou les dades d'*Agerinia roselli* de les Saleres (Femenias-Gual et al., 2016a; apartat 3.1), de l'holotip d'*Agerinia smithorum* de Casa Retjo-1 (Femenias-Gual et al., 2016b; apartat 3.2) i d'*Agerinia marandati* de Masia de l'Hereuet (Femenias-Gual et al., 2017a; apartat 3.3). **C**, matriu de dades de 109 tàxons, consens estricta de tres arbres igualment parsimoniosos. Inclou les dades d'*Agerinia roselli* de les Saleres (Femenias-Gual et al., 2016a; apartat 3.1), d'*Agerinia smithorum* de Casa Retjo-1, incloent l'holotip (Femenias-Gual et al., 2016b, apartat 3.2) i el material addicional recuperat posteriorment (Femenias-Gual et al., 2017b; apartat 3.4) i d'*Agerinia marandati* de Masia de l'Hereuet (Femenias-Gual et al., 2017a; apartat 3.3). Les sinapomorfies inequívocues que suporten els nodes 1, 2, 3 i 4 són aportades a l'annex II, SOM 3. Per a més informació sobre les anàlisis veure apartats 3.3, 3.4 i annexos I i II. Modificada de Femenias-Gual et al. (2017a i b); apartats 3.3 i 3.4.

5.

CONCLUSIONS
CONCLUSIONES
CONCLUSIONS





CONCLUSIONS

- I. La revisió de les restes d'*Agerinia roselli* de les Saleres ha resultat amb la diagnosi esmenada d'aquesta espècie, en què destaquen, entre altres trets, la presència de P₁ i P₂ uniradiculars, P₄ relativament molaritzada, amb un metacònid ben desenvolupat i paracònid, hipocònid i entocònid petits però diferenciats, molars amb el trigònid tancat, paracònid incipient a l'M₁ i absent a l'M₂ i l'M₃; alguns d'aquests caràcters havien passat desapercibuts en descripcions prèvies. Aquest estudi ha reforçat la distinció entre *Agerinia roselli* i altres notàrctids euroasiàtics, com per exemple *Periconodon*.
- II. L'anàlisi de les restes fòssils provinents del jaciment de Masia de l'Hereuet ha permès l'erecció de la nova espècie *Agerinia marandati*, caracteritzada per presentar P₁ i P₂ uniradiculars, P₄ amb paracònid i hipocònid diferenciats, M₁ amb el trigònid obert i el paracònid gran, M₂ i M₃ amb el trigònid tancat sense paracònid, molars superiors amb el paracònul més desenvolupat que el metacònul, sense pericon i amb una conca delimitada per la cresta preparaconular i la hipoparacresta, M¹ i M² amb hipocon diferenciats, i M² i M³ amb l'esmlat lleugerament crenulat. L'estudi d'aquesta nova espècie ha proporcionat la primera descripció pel gènere de les quartes premolars decidues inferiors i superiors i de les molars superiors, així com la constatació de que les hemimandíbules no estaven fusionades.
- III. La revisió del material assignat prèviament al gènere *Agerinia* ha permès detectar algunes determinacions taxonòmiques inadequades i proposar el seu canvi: *Agerinia roselli* dels jaciments de Casa Picantón i Escarlà s'assigna a *Agerinia* sp.; el material d'*A. roselli* de Castigaleu i Güell I queda assignat a un adapiforme indeterminat, mentre que el material de les Badies, que només inclou una mandíbula sense peces dentàries, no es considera suficient per confirmar la presència de primats en aquest jaciment. Així mateix, les mencions al gènere *Cantius* dels jaciments de la Morera-2 i Güell III no poden ser confirmades, de manera que totes les restes de primats de l'Eocè inferior identificades al nord-est de la península Ibèrica pertanyen a *Agerinia* i al plesiadapiforme *Arcius*, trobat al jaciment de Masia de l'Hereuet.

- IV. La prospecció i el mostreig dels dipòsits continentals de l'Eocè inferior de les conques Sudpirinenca (subconques d'Àger i Tremp) i de l'Ebre han resultat amb la troballa d'onze localitats amb presència de vertebrats. Entre aquestes, sis contenen restes de primats, totes elles atribuïbles al gènere *Agerinia*: Casa Retjo-1 i 3, Cabana del Llúcio-1, Font del Torricó 1 i 3 i la Morera-2.
- V. El material provinent del jaciment de Casa Retjo-1 ha permès la descripció de l'espècie *Agerinia smithorum*, caracteritzada per presentar P₁ uniradicular, P₂ biradicular, P₄ sense entocònid i amb paracònid i hipocònid molt petits o absents, M₁ amb el trigònid obert i paracònid ben desenvolupat, M₂ amb el trigònid tancat i paracònid incipient, M¹ sense hipocon i M² amb un hipocon petit, M¹ i M² amb una conca delimitada per la cresta preparaconular i la hipoparacresta, paracònul ben desenvolupat i metacònul petit, i M² amb una lleugera crenulació de l'esmalt. A més, l'estudi d'aquest material ha possibilitat la primera descripció de la segona premolar inferior i la segona, tercera i quarta premolars superiors del gènere.
- VI. El material procedent de les localitats de Cabana del Llúcio-1 i Casa Retjo-3, molt semblant al de Casa Retjo-1, s'ha assignat també a l'espècie *A. smithorum*, aportant a més a més la primera descripció pel gènere de les incisives superiors i la primera premolar superior. Pel contrari, el material trobat a Font del Torricó-1 i 3 no presenta els trets diagnòstics suficients per a una determinació a nivell específic, pel que tan sols s'ha pogut assignar a *Agerinia* sp.
- VII. Les diferències morfològiques entre les tres espècies estudiades han permès interpretar un llinatge format per *A. smithorum* – *A. marandati* – *A. roselli*, al qual s'observen diversos canvis evolutius, que inclouen el desplaçament mesial dels foràmens mentonians, la reducció de la P₁ i el seu desplaçament cap a la part bucal de la mandíbula, la reducció del nombre d'arrels en la P₂, la progressiva molarització de la P₄, el tancament del trigònid de l'M₁, la reducció del paracònid de l'M₁ i l'M₂, el creixement de l'hipocon, paracònul, metacònul i l'augment de la crenulació de l'esmalt de l'M¹ i l'M², i el creixement del parastil i metastil a l'M². La hipòtesi d'un llinatge evolutiu format per les tres espècies del gènere *Agerinia* queda recolzada per la posició estratigràfica relativa dels jaciments d'on procedeixen les restes estudiades, on Casa Retjo-1 i 3 es posicionen com els nivells més antics, seguits de Cabana del Llúcio i Masia de l'Hereuet.

- VIII. L'anàlisi dels calcanis d'*A. smithorum* trobats a Casa Retjo-1 i Cabana de Llúcio-1 ha permès la interpretació del mode de locomoció d'aquesta espècie. A partir de la comparació de l'elongació distal del calcani amb la d'altres adapiformes s'ha inferit que *A. smithorum* seria un quadrúpede arbori moderadament actiu amb capacitat pel salt, tot i que no seria un saltador o grimpador vertical especialitzat.
- IX. S'ha estimat la massa corporal de les distintes espècies d'*Agerinia*, que oscil·laria entre 644 i 900 g per a *A. roselli*, entre 495 i 820 g per a *A. marandati* i entre 505 i 732 g per a *A. smithorum*.
- X. Les anàlisis filogenètiques realitzades han corroborat que les tres espècies d'*Agerinia* pertanyen a un mateix clade, sent *A. smithorum* la més primitiva de totes elles. Així doncs, aquestes anàlisis donen suport al llinatge *A. smithorum* – *A. marandati* – *A. roselli* interpretat a partir de l'observació dels canvis morfològics entre aquestes espècies. Els sivaladàpids *Hoangbonius* i *Rencunius* apareixen com a grup germà del clade *Agerinia*, mentre que les relacions amb els asiadapins *Asiadapis* i *Marcgodinotius* varien en funció de la inclusió de més o menys tàxons en les anàlisis. Per altra banda, les anàlisis posen en dubte la relació de parentiu entre *Agerinia* i alguns adapiformes europeus com *Periconodon*, *Darvinius* o *Donrusellia*, proposada en treballs previs, i també qüestionen el caràcter monofilètic dels cercamònids (o cercamonins) i dels adapiformes.

CONCLUSIONES

- I. La revisión de los restos de *Agerinia roselli* de Les Saleres ha permitido la diagnosis enmendada de esta especie, en la que destacan, entre otros rasgos, la presencia de P₁ y P₂ unirradiculados, P₄ relativamente molarizado, con un metacónido bien desarrollado y paracónido, hipocónido y entocónido pequeños pero bien diferenciados, molares con el trigónido cerrado, paracónido incipiente en el M₁ y ausente en el M₂ y el M₃; algunos de estos caracteres habían pasado desapercibidos en descripciones previas. Este estudio ha reforzado la distinción entre *Agerinia roselli* y otros notárctidos euroasiáticos, como por ejemplo *Periconodon*.
- II. El análisis de los restos fósiles procedentes del yacimiento de Masia de l'Hereuet ha permitido la erección de la nueva especie *Agerinia marandati*, caracterizada por presentar P₁ y P₂ unirradiculados, P₄ con paracónido e hipocónido diferenciados, M₁ con el trigónido abierto i el paracónido grande, M₂ y M₃ con el trigónido cerrado y sin paracónido, molares superiores con el paracónulo más desarrollado que el metacónulo, sin pericono y con una cuenca delimitada por la cresta preparaconular y la hipoparacresta, M¹ y M² con hipocono diferenciado, M² y M³ con el esmalte ligeramente crenulado. El estudio de esta nueva especie ha supuesto la primera descripción para el género de los cuartos premolares deciduos inferiores y superiores y de los molares superiores, así como la constatación de que las hemimandíbulas no estaban fusionadas.
- III. La revisión del material asignado previamente al género *Agerinia* ha permitido detectar algunas determinaciones taxonómicas inadecuadas y proponer su cambio: *Agerinia roselli* de los yacimientos de Casa Picantón y Escarlà se asigna a *Agerinia* sp.; el material de *A. roselli* de Castigaleu y Güell I queda asignado a un adapiforme indeterminado, mientras que el material de Les Badies, que sólo incluye una mandíbula sin piezas dentarias, no se considera suficiente para confirmar la presencia de primates en este yacimiento. Asimismo, las menciones al género *Cantius* en los yacimientos de La Morera-2 y Güell III no pueden ser confirmadas, de manera que todos los restos de primates del Eoceno inferior identificados en el noreste de la Península Ibérica pertenecen a *Agerinia* y al plesiadapiforme *Arcius*, encontrado en el yacimiento de Masia de l'Hereuet.

- IV. La prospección y el muestreo de los depósitos continentales del Eoceno inferior de las cuencas Surpirenaica (subcuencas de Àger y Tresp) y del Ebro han resultado en el hallazgo de once localidades con presencia de vertebrados. Entre éstas, seis contienen restos de primates, todos ellos atribuibles al género *Agerinia*: Casa Retjo-1 y 3, Cabana del Llúcio-1, Font del Torricó-1 y 3 y La Morera-2.
- V. El material proveniente del yacimiento de Casa Retjo-1 ha permitido la descripción de la especie *Agerinia smithorum*, caracterizada por presentar P₁ unirradicado, P₂ birradicado, P₄ sin entocónido y con paracónido e hipocónido muy pequeños o ausentes, M₁ con el trigónido abierto y el paracónido bien desarrollado, M₂ con el trigónido cerrado y el paracónido incipiente, M¹ sin hipocono y M² con un hipocono pequeño, M¹ y M² con una cuenca delimitada por la cresta preparaconular y la hipoparacresta, paracónulo bien desarrollado y metacónulo pequeño, y M² con una ligera crenulación del esmalte. Además, el estudio de este material ha posibilitado la primera descripción del segundo premolar inferior y del segundo, tercer y cuarto premolares superiores del género.
- VI. El material procedente de las localidades de Cabana del Llúcio-1 y Casa Retjo-3, muy parecido al de Casa Retjo-1, se ha asignado también a la especie *A. smithorum*, aportando además la primera descripción para el género de los incisivos superiores y del primer premolar superior. Por el contrario, el material encontrado en Font del Torricó-1 y 3 no presenta rasgos diagnósticos suficientes para una determinación a nivel específico, por lo que tan solo se ha podido asignar a *Agerinia* sp.
- VII. Las diferencias morfológicas entre las tres especies estudiadas han permitido interpretar un linaje formado por *A. smithorum* – *A. marandati* – *A. roselli*, en el cual se observan distintos cambios evolutivos que incluyen el desplazamiento mesial de los forámenes mentonianos, la reducción del P₁ y su desplazamiento hacia la parte bucal de la mandíbula, la reducción del número de raíces en el P₂, la progresiva molarización del P₄, el cierre del trigónido en el M₁, la reducción del paracónido en el M₁ y el M₂, el crecimiento del hipocono, paracónulo, metacónulo y el aumento de la crenulación del esmalte en el M¹ y el M², y el crecimiento del parastilo y el metastilo en el M². La hipótesis de un linaje evolutivo formado por las tres especies del género *Agerinia* queda apoyada por la posición estratigráfica relativa de los yacimientos de donde proceden los restos estudiados, según la cual

Casa Retjo-1 y 3 son los niveles más antiguos, seguidos de Cabana del Llúcio y Masia de l'Hereuet.

- VIII. El análisis de los calcáneos de *A. smithorum* encontrados en Casa Retjo-1 y Cabana de Llúcio-1 ha permitido la interpretación del modo de locomoción de esta especie. A partir de la comparación de la elongación distal del calcáneo con la de otros adapiformes, se ha concluido que *A. smithorum* sería un cuadrúpedo arbóreo moderadamente activo con capacidad para el salto, aunque no sería un saltador o trepador vertical especializado.
- IX. Se ha estimado la masa corporal de las distintas especies de *Agerinia*, que oscilaría entre 644 y 900 g para *A. roselli*, entre 495 y 820 g para *A. marandati* y entre 505 y 732 g para *A. smithorum*.
- X. Los análisis filogenéticos realizados han corroborado que las tres especies de *Agerinia* pertenecen a un mismo clado, siendo *A. smithorum* la más primitiva de todas ellas. Así pues, estos análisis apoyan el linaje formado por *A. smithorum* – *A. marandati* – *A. roselli* interpretado a partir de la observación de los cambios morfológicos entre estas especies. Los sivaladápidos *Hoangbonius* y *Rencunius* aparecen como el grupo hermano del clado *Agerinia*, mientras que las relaciones con los asiadapinos *Asiadapis* i *Marcgodinotius* varían en función de la inclusión de más o menos taxones en los análisis. Por otro lado, los análisis ponen en duda la relación de parentesco entre *Agerinia* y algunos adapiformes europeos como *Periconodon*, *Darvinius* o *Donrussellia*, propuesta en trabajos previos, y también cuestionan el carácter monofilético de los cercamónidos (o cercamoninos) y de los adapiformes.

CONCLUSIONS

- I. The revision of the remains of *Agerinia roselli* from Les Saleres has led to the emended diagnosis of this species, which highlights, among other traits, the presence of single-rooted P₁ and P₂, relatively molarized P₄, with a well-developed metaconid and small but differentiated paraconid, hypoconid and entoconid, molars with a closed trigonid, paraconid incipient in the M₁ and absent in the M₂ and M₃; some of these traits were unnoticed in previous descriptions. This study has reinforced the distinction between *Agerinia roselli* and other Euroasiatic notharctids, such as *Perinconodon*.
- II. The analysis of the fossil remains from the locality of Masia de l'Hereuet has allowed the erection of the new species *Agerinia marandati*, which is characterized by single-rooted P₁ and P₂, P₄ with differentiated paraconid and hypoconid, M₁ with an open trigonid and a large paraconid, M₂ and M₃ with a closed trigonid without paraconid, upper molars with paraconule better developed than the metaconule, without pericone and with a basin delimited by the preparaconule crista and hypoparacrista, M¹ and M² with a differentiated hypocone, and M² and M³ with slightly crenulated enamel. The study of this new species has provided the first description for the genus of the fourth deciduous upper and lower premolars and the upper molars, as well as the confirmation that it has unfused hemimandibles.
- III. The revision of the material previously assigned to the genus *Agerinia* has allowed to detect several inadequate taxonomic determinations and to propose their change: *Agerinia roselli* from the localities of Casa Picantón and Escarlà is assigned to *Agerinia* sp.; *A. roselli* from Castigaleu and Güell I is assigned to an indeterminate adapiform, while the material from Les Badies, which only includes a mandible without teeth, is not enough to confirm the presence of primates in this locality. In addition, the mentions to the genus *Cantius* from the localities of La Morera-2 and Güell III cannot be confirmed; therefore, all the primate remains identified in lower Eocene localities from the northeastern Iberian Peninsula belong to *Agerinia* and to the plesiadapiform *Arcius*, discovered in the locality of Masia de l'Hereuet.

- IV. The prospection and sampling of the lower Eocene continental deposits of the Southern Pyrenean Basin (Àger and Tremp subbasins) and Ebro Basin have led to the discovery of eleven new localities with vertebrate remains. Among them, six levels have yielded primate remains, all of them attributable to the genus *Agerinia*: Casa Retjo-1 and 3, Cabana del Llúcio-1, Font del Torricó-1 and 3, and La Morera-2.
- V. The material from the locality of Casa Retjo-1 has allowed the erection of the species *Agerinia smithorum*, characterized by a single-rooted P₁, double-rooted P₂, P₄ without entoconid and with very small or absent paraconid and hypoconid, M₁ with open trigonid and well-developed paraconid, M₂ with closed trigonid and incipient paraconid, M¹ without hypocone and M² with a small hypocone, M¹ and M² with a basin enclosed by the preparaconule crista and hypoparacrista, well-developed paraconule and small metaconule, and M² with slight enamel crenulation. In addition, the study of this material has allowed the first description of the second lower premolar and the second, third and fourth upper premolars of the genus.
- VI. The material from the localities Cabana del Llúcio-1 and Casa Retjo-3, very similar to that from Casa Retjo-1, has been also assigned to the species *A. smithorum*, and has provided the first description for the genus of the upper incisors and the first upper premolar. On the contrary, the material found in Font del Torricó-1 and 3 does not show enough diagnostic traits to reach a determination at the specific level, and therefore it can only be assigned to *Agerinia* sp.
- VII. The morphological differences among the three studied species have allowed interpreting a lineage that consists of *A. smithorum* – *A. marandati* – *A. roselli*, in which several evolutionary changes are observed, including the mesial displacement of the mental foramina, the reduction of the P₁ and its buccal displacement, the reduction of the number of roots of the P₂, the progressive molarization of the P₄, the closing of the trigonid of the M₁, the reduction of the paraconid in the M₁ and M₂, the growth of the hypocone, paraconule, metaconule and the increase of the enamel wrinkling in the M¹ and M², and the growth of the parastyle and metastyle in the M². The hypothesis of a single lineage integrated by the three species of *Agerinia* is supported by the relative stratigraphic position of the localities that have yielded remains of this genus: Casa Retjo-1 and 3 are the

oldest levels, followed by Cabana del Llúcio and Masia de l'Hereuet.

- VIII. The analysis of the calcanei of *A. smithorum* from Casa Retjo-1 and Cabana del Llúcio-1 has allowed the interpretation of the locomotor behaviour of this species. The comparison of the distal calcaneal elongation with other adapiforms indicates that *A. smithorum* was an arboreal quadruped moderately active capable of leaping, although it was not an specialized vertical clinger or leaper.
- IX. The body mass of the three species of *Agerinia* has been estimated, oscillating between 644 and 900 g for *A. roselli*, between 495 and 820 g for *A. marandati* and between 505 and 732 g for *A. smithorum*.
- X. The phylogenetic analyses performed have confirmed that the three species of *Agerinia* belong to the same clade, being *A. smithorum* the most primitive of them. Thus, these analyses support the lineage *A. smithorum* – *A. marandati* – *A. roselli*, interpreted on the basis of the observation of the morphological changes between these species. The sivaladapids *Hoanghoni* and *Rencunius* are nested as the sister clade of *Agerinia*, while the relations with the asiadapines *Asiadapis* and *Marcgodinotius* change depending on the inclusion of more or less taxa in the analyses. On the other hand, the analyses do not clarify the relationships between *Agerinia* and other European adapiforms such as *Periconodon*, *Darwinius* or *Donrussellia*, proposed in previous works; furthermore, the results of these analyses also bring into question the monophyly of the cercamonids (or cercamoniines) and the adapiforms.

6.

AGRAÏMENTS





Arribats a aquest punt ja només queda expressar la meva gratitud a tothom que d'una manera o una altra ha estat partícip d'aquesta tesi. És molt difícil no oblidar-se d'algun nom entre tots aquells a qui voldria agrair el seu granet d'arena, és per això que si m'he deixat algú vull disculpar-me per avançat perquè de ben segur no ha estat a consciència sinó per descuit. Per altra banda, i com és habitual, treballar colze amb colze durant tots aquests anys amb la mateixa gent ha difuminat en molts casos les línies que separen les relacions laborals i personals, per aquest motiu alguns dels noms que apareixen en aquest apartat es repeteixen més d'un cop, ja que alguns d'aquells que sols foren companys en un principi s'han convertit poc a poc en grans amistats.

En primer lloc, vull donar les gràcies als meus directors Salvador Moyà i Raef Minwer-Barakat. A en Salvador li agraeix profundament l'oportunitat que em va donar tot just trepitjar l'ICP mentre cursava el màster de paleontologia. Tan sols havíem intercanviat unes paraules en una sortida de camp en la que vam coincidir l'any anterior a Mallorca, però així i tot va donar-me l'oportunitat d'iniciar-me en l'estudi d'aquests primers primats de l'Eocè. També li agraeixo la confiança dipositada alhora de valorar la meva sol·licitud per a la beca FPI que m'ha permès realitzar aquesta tesi. A més, també li vull donar les gràcies per engrescar-me, tot i la meva inexperiència, a iniciar una nova línia d'investigació sobre les faunes del límit Eocè-Oligocè de les Illes Balears, la qual dissortadament no van donar el fruit esperat. Tot i així va confiar amb mi, de nou, amb el canvi de ruta que va agafar la tesi quan em va plantejar començar estudiar les restes dentàries de primats de l'Eocè inferior dipositades a l'ICP. A més a més, també li vull agrair les facilitats que sempre m'ha posat alhora de poder assistir a congressos internacionals o així com va possibilitar el contracte que se'm va fer quan va acabar la beca predoctoral. Finalment, també li vull donar les gràcies per la proximitat que sempre ha demostrat, el bon tracte personal, la predisposició a donar un cop de mà amb el que fes falta, els berenars a la plaça de Sóller i la seva passió per la paleontologia i per Mallorca. Gràcies.

A en Raef li vull agrair tantes coses que escrigui el que escrigui sempre em quedaré curt. En qualsevol cas, li vull expressar la meva gratitud primer de tot per acceptar la codirecció de la tesi i per facilitar la meva contractació després de que em finalitzés la beca predoctoral, però sobretot li vull donar les gràcies per ensenyar-me a investigar, redactar, i sortir ben parat d'una revisió, per sempre donar prioritat a la meva tesi sobre el que fos que estàs fent en aquell moment, per l'enorme feina de camp feta al llarg d'aquests anys, per les seves

correccions acuradíssimes, per esperonar-me quan feia falta, però sobretot per no fer-ho tantes altres vegades que m'ho mereixia més que mai, per la seva gran paciència que ha tingut amb mi i amb les meves desencertades decisions, per la seva coherència ètica, científica, política i social que sempre ha demostrat, per la seva gran empatia i per fer-me costat en els moments que més ho he necessitat, per sempre cercar la millor solució als problemes, per a les llargues xerrades sobre qualsevol tema, per les discussions aferrissades on cap dels dos volia baixar del carro, per la seva predisposició a donar-me un cop de ma amb el què fos per malament que li anés, per totes les rialles, sopars, cerveses, excursions, i per altres tantes vivències compartides durant aquests anys i que ara mateix no em venen al cap. Però sobretot per ser tan bon amic dels seus amics. Gràcies.

Per altra banda, vull expressar la meua gratitud a na Judit Marigó per la seva col·laboració en els articles d'aquesta tesi i en les comunicacions dels congressos, l'ajuda en les revisions de l'anglès, la gran feina feta en totes i cada una de les campanyes de camp realitzades durant aquests anys, la seva predisposició a donar-me un cop de ma sempre que l'he necessitada, els seus consells hora de començar en aquest món, etc. Però, sobretot, també vull agrair-li totes les xerrades, sopars, cerveses i rialles compartides al llarg d'aquests anys, que de ben segur no seran les últimes, però sobretot per la seva amistat. Gràcies.

També vull expressar el meu agraïment de forma molt especial a totes aquelles persones que d'una manera o altra han participat directament en el treball de camp realitzat durant el transcurs d'aquesta investigació, ja sigui acompanyant-nos en treballs de prospecció, mostreig, rentat-tamiat i/o triatge de les mostres de l'Eocè inferior, tasques que han permès la recuperació d'una part molt important del material estudiat. De ben segur, sense ells el resultat no hauria estat el mateix. Entre aquestes, però, vull destacar molt especialment l'entrega i passió per la paleontologia que han demostrat sempre n'Arnau Bolet, en Manel Méndez, en Guillem Pons i en Víctor Fondevilla i que sense la seva ajuda i dedicació aquesta tesi no seria tal com és. A més, també vull donar les gràcies molt especialment a tots i a cadascun dels voluntaris que han passat pel departament durant períodes més curts o més llargs i han invertit una part del seu temps lliure a col·laborar desinteressadament en les distintes tasques paleontològiques que se'ls ha requerit. Entre ells vull destacar la voluntarietat d'en Christophe Rônez, Riccardo Martín, Alexandra Tamaral, Óscar Castillo, Miquel Marigó, Laia Verdura, Jordi Villegas, Eduard Tarragó, i Gabriel Ortiz, entre molts més.

Així mateix, vull donar les gràcies a en Miquel Poyatos la Marta Roigé i en Salvador Boya per salvar-nos la papereta en unes revisions un pèl complicades amb els treballs de camp realitzats per a la correlació entre les seccions estratigràfiques estudiades, que han permès localitzar estratigràficament els jaciments de la conca d'Àger amb presència del gènere *Agerinia*.

Vull també agrair molt especialment al Dr. Marc Godinot i a tot el personal del Muséum National d'Histoire Naturelle de París (França) la seva acollida durant l'estada per estudiar les col·leccions d'aquesta institució. Al Dr. Thierry Smith per la seva ajuda en els tràmits realitzats alhora de demanar una beca Synthesys al Royal Belgian Institute of Natural Sciences, i al Dr. Jin Meng pel seu ajut alhora de sol·licitar una beca per una estada breu a l'American Museum of Natural History. Al Dr. Bernard Marandat pels seus comentaris desinteressats sobre el material de Masia de l'Hereuet, que juntament amb els del Dr. Thierry Smith, van contribuir a descriure la nova espècie *A. marandati*. Al Dr. Joan Rosell i al Dr. Emilio Ramos per la seva col·laboració en la localització dels afloraments de l'Eocè inferior de la conca d'Àger i dels afloraments de l'Eocè superior i Oligocè de Mallorca, respectivament. Així com a la senyora Isabel Carrobé per donar-nos permís per mostrejar els jaciments de Font del Torricó-1 i 3, localitzats en un terreny de la seva propietat. També vull agrair a en Lluís Moragues i a en Manuel Espinoza que em donessin a conèixer el que sabien sobre els jaciments de lignit de Mallorca i a n'Helena Inglada per la seva assistència alhora de demanar els permisos corresponents per les prospeccions que es van dur a terme als afloraments de l'Eocè superior i Oligocè de Mallorca.

Per descomptat vull expressar el meu agraïment a en David Alba, qui des de els seus amplis coneixements paleontològics sempre ha estat disposat a solucionar qualsevol dubte amb un pragmatisme sorprenent. També, li vull donar les gràcies perquè des de la seva participació en la comissió d'avaluació del meu doctorat sempre m'ha animat a finalitzar aquesta tesi, tot i ser conscient de la situació en què em pogués trobar en cada moment.

A més a més, vull donar les gràcies especialment a n'Assumpció Malgosa per la seva paciència i voluntarietat constant alhora d'esclarir tots els dubtes burocràtics que han envoltat el procés de realització d'aquesta tesi, des de el seu inici fins a dia d'avui.

Per altra banda, vull agrair a les restauradores Marta Valls, Núria Guerrero, Carolina Cancelo, Xènia Aymerich, així com a les conservadores Laura Celià i Marta March per

donar-me un cop de mà quan se'ls ha requerit. A na Maria Pérez per la seva capacitat de solucionar problemes burocràtics de qualsevol índole, a n'en Josep Torres per solventar-me tots els problemes informàtics amb una celeritat impressionant, a en Marc Furió i na Soledad de Esteban per la seva predisposició constant a donar-me un cop de mà amb el que fes falta. A na Míriam Pérez de los Ríos, Marta Pina, Nekane Marín, Blanca Moncunill, Carmen Nacarino, Guillem Orlandi, Àngel H. Luján i Alejandro Blanco per haver estat uns grans companys de tesi durant aquests anys. En definitiva, vull expressar el meu agraïment a tots aquells que d'una manera o una altra hem compartit més que un espai de feina, a tots ells Josep Fortuny, Joan Madurell, Isaac Casanovas, Daniel de Miguel, Alberto Boscaini, Isaac Bonilla, Hanneke Meijer, Gretell García Loret, Josep M. Robles, Víctor Vinuesa, Alessandro Urciuoli, Sílvia Jovells, Meike Köhler, Xavier Jordana, Teresa Calderón, Àngel Galobart, Josep Marmi, Bernat Vila, Albert G. Sellés, Novella Razzolini, Sergio Alméjija, Jordi Galindo, Enric Menéndez, Pere Figuerola, Marta Palmero, Gemma Prats, Marina Rull, Manuel Fernández, Irina Fernández, Pep Aurell, Manel Llenas, Teresa Esquirol, Teresa Requena, Mònica Cucurella, María Pereira, Laila Pilgren, Sergio Llácer i Pepi, i tots aquells que han passat per l'ICP i que de manera totalment inconscient no hagi anomenat, gràcies.

Per altra banda, vull donar les gràcies a tots aquells companys de professió que han fet que cada un dels congressos en els que he assistit, fos especial. Entre ells vull destacar a na Sole, en Raef, na Judit, n'Arnau, en Víctor, na Carmen, n'Àlex, na Míriam, n'Àngel Luján, n'Isaac, na Verónica, n'Ana Rosa, a n'Adriana o a na Paloma, entre d'altres.

Vull agrair de tot cor a tots aquells professors i companys que al llarg de la meva vida m'han inspirat fascinació per la biologia i la paleontologia, així com per les ciències naturals en general, ja siguin professors d'institut, de la universitat de les Illes Balears, de la universitat Complutense de Madrid, de la universitat Autònoma de Barcelona, de la universitat de Barcelona o de l'IMEDEA. Entre aquests vull donar les gràcies a aquells que d'una manera o una altra m'han influenciat en major mesura, com na Tonina Siquier, en Biel Vicens, en Guillem Ramón, en Luis Gállego, en Rubén Rial, en Luís Balaguer, en Tomás Santos, en Juan Luis Arsuaga, en Salvador Moyà, en David Alba, o en Tonyo Alcover, entre molts altres.

Vull expressar el meu agraïment de manera especial a la família de Can López, sobretot a n'en Tonyo, en Pere, n'Àlex i na Carmen amb qui vaig compartir les meves primeres passes

en aquest món de la investigació. Aquestes foren unes pràctiques d'empresa en què vaig enamorar-me de la paleontologia a partir del triatge de fòssils d'egagròpiles, esqueletització d'animals de comparació o sortides de camp a diverses coves amb presència de *Myotragus*, *Hypnomys* i *Nesiotites*. Però, sobretot, vull donar-los les gràcies perquè pràcticament sense coneixe'ns em van obrir les portes de casa seva de bat a bat i com si res vam congeniar molt ràpid i de forma natural. A més, no puc acabar aquest paràgraf sense agrair, també, a na Xisqueta, en Samer, n'Anna, n'Enrike, i a les famílies de tots els components de Can López, a tots moltes gràcies per l'amistat i la confiança.

Vull expressar la meva gratitud, de forma molt especial, a totes aquelles amistats que he anat fent durant aquests anys a Barcelona i a les seves famílies que sempre m'han acollit com un més. Per totes les vivències compartides, gràcies Alba i Elena, Víctor, Alberto, Damián, Àlex, Blanca, Carmen, Guillem P., Guillem O., Maria P., Mari Carmen, Pablo, Raef, Judit, Arnau i Èlia, Míriam i Stefano, Marc F. i Ariadna, Sole, Juanvi i Marc B., Marta, Xavi i Anna, Nuri, Lasan i Tanit, Gemma, Marc R., i Pol, Carol i senyora Antònia.

També vull agrair molt especialment a la família que hom tria, els meus amics de tota la vida i els amics que feim de grans. A tots voltros Toni, Neus, Tomeu, Ariadna i Joel, Mateu i Gràcia, Toni, Aina, Guillem i Pau, Tià, Xisca i Pol, Mateu, Marilena, Joan i Miquel, Sergi, Núria i Gal·la, Bàrbara, Toni i Toniet, Kika, Mateu, Gerard i Pol, Katia i Francesc, Albert i Bàrbara, Miquel S., Martina Neus, Josep L., Àngela, Edu, Xesca A., Victòria, Mari Carmen, Pablo, Alba, Elena, Víctor, Judit, Arnau i Raef milions de gràcies per tot els bons moments compartits i per tot el que ens queda per fer, però sobretot per haver-me aguantat tots aquests anys. Vos estim!

Finalment, vull agrair a la meva gran família tot el suport rebut durant tots aquests anys, tant quan les coses han anat bé com quan s'han torçat per un o altre motiu. Aquesta tesi té un poc de cada un d'ells. Per una banda s'inclou la família política dels canaris i morlanders Mercedes, Tolo, Marga, Inma, Sebastià, Júlia, Pedro, Cati, Mercè, Pere Joan, Gaspar, Antònia, Guillem, Toni, Cristina D. i Cristina S. gràcies per recolzar-me sempre i preocupar-vos de com m'anava per Barcelona tot i no tenir molt clar que és això que feia per allà. Per altra banda, la del carrer de Ses Parres, o com li diem recentment la Big Gual Family. Al padrí Toni, que sempre amb la rialla a la cara quan li explico que això que feia a Barcelona era feina, i és igual perquè segueix com si no s'ho acabés de creure. A les meva padrina Francisca que sempre ha estat disposta a escoltar-me i animar-me a tirar endavant

fes el què fes. A tots els concos, ties, cosins, cosines i nebots Sebastià, Gemma, Marc, Gerard, Jordi, Xisca B., Toni G., Maria Francisca, Madrina, Lídia, Fèlix, Marc, Jordi, Joana Maria, Tomeu, Xisca G., Tòfol, Maria, Tomeu, Aina C., Carla, Antònia, Pep, Jana, Toni M., Fiona, Aina G., Xisco, Aina G. i Lluïsa per ses vostres infinites i càlides abraçades plenes d'amor, perquè sempre hi sou quan se vos necessita i sempre vos heu preocupat de com estava, de com m'anava i d'animar-me quan ho he necessitat. I, finalment, a la família de sa Granja Nadal, en primer lloc als que ja no hi són, gràcies padrinet Bel, tio Miquel, padrí Joan i padrina Catalina per tot el que heu estat per a mi, sempre vos he tingut molt presents. Entre ells, però, vull donar les gràcies molt especialment sa meva padrina Catalina, sempre li agrairé haver-me encoratjat a esforçar-me per aconseguir els meus objectius tot i les adversitats, per sempre escoltar-me i animar-me, gràcies per ser un puntal per a mi demostrant ser una gran persona amb una fortalesa admirable que brillà fins a l'últim moment. A la família Femenias Vicens, pel recolzament constant, gràcies Guillem per sempre haver estat un referent per jo, Paula per tenir sempre presents unes paraules d'ànims i empatia, Pau i Júlia gràcies per sempre treure'm una rialla. Vos estim.

Vull també expressar la meva gratitud a la que sempre serà sa menuda de la casa, la meva germana Xesca, a n'en Miquel i a sa meva fioleta Marina, gràcies per tot el vostre suport, ajuda, ànims i estima incondicional. Sense tots voltros res hagués estat el mateix. En retrobar-nos ja podrem gaudir d'aquella botella de cervesa belga que he guardat tal i com em demanàreu per quan arribés aquest moment, i que a hores d'ara ja deu ser gran reserva. Vos estim i vos enyor moltíssim!

A mumpare i mumare mai podré agrair-los tot el que han fet per jo al llarg de la meva vida. Així i tot, vull donar-los les gràcies per la seva guia, per fer esforços titànics perquè pogués aconseguir una vida feliç i que mai em faltés de res i, sobretot, perquè tingués una bona educació, per inculcar-me valors, per escoltar-me, per sempre animar-me a aconseguir els meus somnis, però sobretot, gràcies per ser un exemple per a mi, per ser tan forts durant aquests anys tant durs, gràcies per intentar fer més petites les desgràcies del que realment eren i intentar evitar-nos el patiment des de la distància, per tot això i molt més aquesta tesi és per voltros. Vos estim.

Abans d'acabar, vull donar les gràcies a la meva petita família peluda, que m'ha ensenyat més del que hagués imaginat, a qui he enyorat des de la distància i m'ha fet companyia en la soledat gràcies Bongo, Otto, Rua, Tusca, Thor, Lupa i Dama.

I, finalment, vull expressar tota la meva gratitud a na Joana per fer l'impossible perquè les coses sortissin bé, per ser el meu suport emocional quan ja no tenia forces per seguir, per estar més segura que jo que això acabaria bé, per tot el que ha fet i pel que ha deixat de fer per mi i per a que aquesta tesi sortís endavant, per l'ajuda rebuda sempre que l'he necessitada, pels viatges exprés per veure'ns quan vivíem lluny un de l'altre, per ser la millor companya de vida que mai hagués pogut imaginar, però sobretot per estimar-me i deixar-se estimar. Gràcies amor per tot el viscut i el que ens queda a partir d'ara. T'estimo.

Moltíssimes gràcies a tots, aquesta tesi és també vostra.

7.

REFERÈNCIES





- Agustí, J., Anadón, P., Arbiol, S., Cabrera, L., Colombo, F. i Sáez, A. (1987). Biostratigraphical characteristics of the Oligocene sequences of North-Eastern Spain (Ebro and Campins Basins). *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 10, 35-42.
- Anadón, P., Feist, M., Hartenberger, J. L., Muller, C. i Villalta-Comella, J. (1983). Un exemple de corrélation biostratigraphique entre échelles marines et continentales dans l'Éocène: la coupe de Pontils (bassin de l'Ebre, Espagne). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 25, 747-755.
- Ankel-Simons, F. (2007). *Primate anatomy: An Introduction*. San Diego: 3rd ed. Academic Press.
- Antunes, M. T., Casanovas, M. L., Cuesta, M. A., Checa, L., Santafé, J. V. i Agustí, J. (1997). Eocene mammals from Iberian Peninsula. *Mémoires et Travaux de L'Ecole Pratique des Hautes Études, Institut de Montpellier*, 21, 337-352.
- Badiola, A., Checa, L., Cuesta, M. A., Quer, R., Hooker, J. J. i Astibia, H. (2009). The role of new Iberian finds in understanding European Eocene mammalian paleobiogeography. *Geologica Acta*, 7, 243-258.
- Barberà, X., Cabrera, L., Marzo, M., Parés, J. M. i Agustí, J. (2001). A complete terrestrial Oligocene magnetobiostratigraphy from the Ebro Basin, Spain. *Earth and Planetary Science Letters*, 187, 1-16.
- Barnolas, A. i Gil-Peña, I. (2001). Ejemplos de relleno sedimentario multiepisódico en una cuenca de antepaís fragmentada: La Cuenca Surpirenaica. *Boletín Geológico y Minero*, 112, 17-38.
- Barnolas, A., Payros, A., Samsó, J. M., Serra-Kiel, J. i Tosquella, J. (2004). La Cuenca Surpirenaica desde el Ilerdiense medio al Priaboniense. En J. A. Vera (Ed.), *Geología de España* (pp. 313-320). Madrid: SGE-IGME.
- Barnolas, A., Larrasoana, J. C., Pujalte, V., Schmitz, B., Sierro, F. J., Mata, M. P., van den Berg, B. C. J., Pérez-Asensio, J. N., Salazar, Á., Salvany, J. M., Ledesma, S., García-Castellanos, D., Civis, J. i Cunha, P. P. (2019). Alpine Foreland Basins. En C. Quesada i J. T. Oliveira (Eds.), *The Geology of Iberia: A Geodynamic Approach* (pp.7-60). Cham:

Springer.

- Beard, C. (1998). A new genus of Tarsiidae (Mammalia: Primates) from the middle Eocene of Shanxi Province, China, with notes on the historical biogeography of tarsiers. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 34, 260-277.
- Beard, C. (2004). *The hunt of the Down Monkey: Unearthing the origins of monkeys, apes, and humans*. Berkeley: University of California Press.
- Beard, C. (2017). Adapiform. En M. Bezanson, K. C. MacKinnon, E. Riley, C. J. Campbell, K. A. I. Nekaris, A. Estrada, A. F. Di Fiore, S. Ross, L. E. Jones-Engel, B. Thierry, R. W. Sussman, C. Sanz, J. Loudon, S. Elton i A. Fuentes (Eds.), *The International Encyclopedia of Primatology* (pp. 3-4). Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, Inc.
- Beard, C., Dagosto, M., Gebo, D. L. i Godinot, M. (1988). Interrelationships among primate higher taxa. *Nature*, 331, 712-714.
- Beaumont, C., Munoz, J. A., Hamilton, J. i Fullsack, P. (2000). Factors controlling the Alpine evolution of the central Pyrenees inferred from a comparison of observations and geodynamical models. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 105, 8121-8145.
- Bloch, J. I., Silcox, M. T., Boyer, D. M. i Sargis, E. J. (2007). New Paleocene skeletons and the relationship of plesiadapiforms to crown-clade primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 1159-1164.
- Bolet, A. (2017). First early Eocene lizards from Spain and a study of the compositional changes between late Mesozoic and early Cenozoic Iberian lizard assemblages. *Palaeontología Electrónica*, 20.2.20A, 1-22.
- Bonilla-Salomón, I., Minwer-Barakat, R., Vianey-Liaud, M. i Moyà-Solà, S. (2016). Middle Eocene rodents from Sant Jaume de Frontanyà-1 (Eastern Pyrenees, Northern Spain) and biochronological implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(4), e1121149.
- Boyer, D. M. i Seiffert, E. R. (2013). Patterns of astragalar fibular facet orientation in extant and fossil primates and their evolutionary implications. *American Journal of Physical Anthropology*, 151, 420-447.

- Boyer, D. M., Seiffert, E. R., Gladman, J. T. i Bloch, J. I. (2013). Evolution and allometry of calcaneal elongation in living and extinct primates. *PLoS ONE*, 8(7), e67792.
- Buckley, G. A. (1997). A new species of *Purgatorius* (Mammalia; Primatomorpha) from the lower Paleocene Bear Formation, Crazy Mountains Basin, south-central Montana. *Journal of Paleontology*, 71, 149-155.
- Busquets, P., Serra-Kiel, J. i Ferrández-Cañadell, C. (2003). New advances in Eocene biostratigraphy (IGCP Project No. 393): A contribution from the Southeastern Pyrenean Foreland Basin. *Geologica Acta*, 1(2), 151-238.
- Cartmill, M. (1972). Arboreal adaptations and the origin of the Primates. En R. H. Tuttle (Ed.), *Functional and evolutionary biology of the Primates* (pp. 97-122). Chicago: Aldine-Atherton.
- Cartmill, M. (1992). New views on primate origins. *Evolutionary Anthropology*, 1, 105-111.
- Casanovas-Cladellas, M. L. (1975). Estratigrafía y paleontología del yacimiento ludiense de Roc de Santa (Área del Noguera-Pallaresa) (Tesi doctoral-resum). *Paleontología y Evolución*, 10, 1-158.
- Chanvry, E., Deschamps, R., Joseph, P., Puigdefàbregas, C., Poyatos-Moré, M., Serra-Kiel, J., Garcia, D. i Teinturier, S. (2018). The influence of intrabasinal tectonics in the stratigraphic evolution of piggyback basin fills: Towards a model from the Tresp-Graus-Ainsa Basin (South-Pyrenean Zone, Spain). *Sedimentary Geology*, 377, 34-62.
- Chavasseau, O., Chaimanee, Y., Ducrocq, S., Lazzari, V., Pha, P. D., Rugbumrung, M., Surault, J., Tuan, D. M. i Jaeger, J. J. (2019). A new primate from the late eocene of Vietnam illuminates unexpected strepsirrhine diversity and evolution in Southeast Asia. *Scientific Reports*, 9(1), 1-11.
- Checa L. (1995). *Los perisodáctilos (Ungulata, Mammalia) del Eoceno catalán* (Tesi doctoral). Universitat de Barcelona.
- Checa, L. i Colombo, F. (2004). A new early Eocene palaeothere (Mammalia, Perissodactyla) from northeastern Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(2), 507-512.

- Colombo, F. (1980). *Estratigrafía y sedimentología del Terciario Inferior continental de los Catalánides* (Tesi Doctoral). Universitat de Barcelona.
- Colombo, F. (1986). Estratigrafía y sedimentología del Paleógeno continental del borde meridional occidental de los catalánides (Provincia de Tarragona, España). *Cuadernos Geología Ibérica*, 10, 55-115.
- Colombo, F. i Escarré, V. (1994). Arquitectura deposicional y sedimentología del Complejo de Ulldemolins (Paleógeno) Tarragona. *Geogaceta*, 15, 37-40.
- Colombo, F., Moyà, S., Checa, L., Agustí, J. i Köhler, M. (1995). Yacimientos de vertebrados en los materiales Paleógenos de la zona de Ulldemolins y Conca de Barbera, (Cuenca del Ebro, Tarragona): significado estratigráfico. *Geogaceta*, 17, 31-34.
- Conroy, G. C. (1987). Problems of body-weight estimation in fossil primates. *International Journal of Primatology*, 8, 115-137.
- Conroy, G. C. (1990). *Primate Evolution*. New York: W.W. Norton.
- Costa, E., Garcés, M., López-Blanco, M., Beamud, E., Gómez-Paccard, M. i Larrasoana, J. C. (2010). Closing and continentalization of the South Pyrenean foreland basin (NE Spain): magnetostratigraphical constraints. *Basin Research*, 22, 904-917.
- Costantino, D. i Angelini, M. G. (2011). Geodetic monitoring applied to a mine area. *Applied Geomatics*, 3(2), 61-74.
- Covert, H. H. (1986). Biology of early Cenozoic primates. En D.W. Swindler i J. Erwin (Eds.), *Comparative Primate Biology, vol. 1, Systematics, Evolution, and Anatomy* (pp. 335-359). New York: Alan R. Liss.
- Covert, H. H. (2002). The earliest fossil primates and the origin of prosimians. En W. C. Hartwig (Ed.), *The primate fossil record* (pp. 13-20). Cambridge: Cambridge University Press.
- Crusafont-Pairó, M. (1958). Los mamíferos del Luteciense superior de Capella (Huesca). *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, 50, 257-279.

- Crusafont-Pairó, M. (1965). Los mamíferos, y en especial los primates, del Eoceno Prepirenaico. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, 78, 159-166.
- Crusafont-Pairó, M. (1967). Sur quelques prosimiens de l'Eocène de la zone préaxiale pyrénéenne et un essai provisoire de reclassification. *Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique*, 163, 611-632.
- Crusafont-Pairó, M. (1973). El nombre genérico *Agerinia* sustituyendo a *Agerina*. *Acta Geologica Hispanica*, 8, 150.
- Crusafont-Pairó, M. i Golpe-Possé, J. M. (1968). Los nuevos yacimientos de mamíferos del Eoceno español. *Boletín Geológico y Minero*, 79, 341-353.
- Crusafont-Pairó, M. i Golpe-Possé, J. M. (1973). Yacimientos del Eoceno prepirenaico (Nuevas localidades del Cuisiense). *Acta Geologica Hispanica*, 7, 145-147.
- Crusafont-Pairó, M. i Golpe-Possé, J. M. (1974). Primates fósiles de España. En *Miscellanea Alcobé* (pp. 29-44). *Universidad de Barcelona, Barcelona*.
- Crusafont-Pairó, M. i Golpe-Possé, J. M. (1975). Les prosimiens de l'Éocène de la région préaxiale pyrénéenne. II. Adapidae. *Problèmes actuels de Paléontologie. Colloques Internationaux du Centre National de Recherche Scientifique*, 218, 851-859.
- Crusafont-Pairó, M. i Rosell-Sanuy, J. (1966). Primera datación de los tramos superiores del Eoceno continental de la Cuenca de Ager (Provincia de Lérida). *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, 83, 79-92.
- Danilo, L., Remy, J. A., Vianey-Liaud, M., Marandat, B., Sudre J. i Lihoreau F. (2013). A new Eocene locality in southern France sheds light on the basal radiation of Palaeotheriidae (Mammalia, Perissodactyla, Equoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(1), 195-215.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- Dreyer, T. i Fält, L. M. (1993). Facies analysis and high-resolution sequence stratigraphy of

- the Lower Eocene shallow marine Ametlla Formation, Spanish Pyrenees. *Sedimentology*, 40(4), 667-697.
- Dunn, R. H., Sybalsky, J. M., Conroy, G. C. i Rasmussen, D. T. (2006). Hindlimb adaptations in *Ourayia* and *Chipetaia*, relatively large-bodied omomyine primates from the middle Eocene of Utah. *American Journal of Physical Anthropology*, 131(3), 303-310.
- Egi, N., Takai, M., Shigehara, N. i Tsubamoto, T. (2004). Body mass estimates for Eocene eosimiid and amphipithecoid primates using prosimian and anthropoid scaling models. *International Journal of Primatology*, 25(1), 211-236.
- Estravís, C. (2000). Nuevos mamíferos del Eoceno inferior de Silveirinha (Baixo Mondego, Portugal). *Coloquios de Paleontología*, 51, 281-311.
- Femenias-Gual, J., Minwer-Barakat, R., Marigó, J. i Moyà-Solà, S. (2016a). New dental material and redescription of *Agerinia roselli* (Primates, Adapiformes) from Les Saleres (early Eocene, NE Iberian Peninsula). *Palaeontologia Electronica*, 19.2.17A, 1-17.
- Femenias-Gual, J., Minwer-Barakat, R., Marigó, J. i Moyà-Solà, S. (2016b). *Agerinia smithorum* sp. nov., a new early Eocene primate from the Iberian Peninsula. *American Journal of Physical Anthropology*, 161, 116-124.
- Femenias-Gual, J., Minwer-Barakat, R., Marigó, J., Poyatos-Moré, M. i Moyà-Solà, S. (2017a). *Agerinia marandati* sp. nov., a new early Eocene primate from the Iberian Peninsula, sheds new light on the evolution of the genus *Agerinia*. *PeerJ*, 5, e3239.
- Femenias-Gual, J., Marigó, J., Minwer-Barakat, R. i Moyà-Solà, S. (2017b). New dental and postcranial material of *Agerinia smithorum* (Primates, Adapiformes) from the type locality Casa Retjo-1 (early Eocene, Iberian Peninsula). *Journal of Human Evolution*, 113, 127-136.
- Femenias-Gual, J., Minwer-Barakat, R., Marigó, J. i Moyà-Solà, S. (2020). New lower Eocene fossil sites with primate remains from the Iberian Peninsula. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 40(1), e1766478.
- Fleagle, J. G. (2013). *Primate adaptation and evolution*. San Diego: Academic Press.

- Fox, R. C. i Scott, C. S. (2011). A new, early Puercan (Earliest Paleocene) species of *Purgatorius* (Plesiadapiformes, Primates) from Saskatchewan, Canada. *Journal of Paleontology*, 85, 537-548.
- Franzen, J. L. (2004). First fossil primates from Eckfeld Maar, Middle Eocene (Eifel, Germany). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 97, 213-220.
- Frost, S. R. (2017). Climate change and primate evolution. En M. Bezanson, K. C. MacKinnon, E. Riley, C. J. Campbell, K. A. I. Nekaris, A. Estrada, A. F. Di Fiore, S. Ross, L. E. Jones-Engel, B. Thierry, R. W. Sussman, C. Sanz, J. Loudon, S. Elton i A. Fuentes (Eds.), *The International Encyclopedia of Primatology* (pp. 174-179). Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, Inc.
- Garcés, M., López-Blanco, M., Valero, L., Beamud, E., Muñoz, J. A., Oliva-Urcia, B., Vinyoles, A., Arbués, P., Cabello, P. i Cabrera, L. (2020). Paleogeographic and sedimentary evolution of the South Pyrenean foreland basin. *Marine and Petroleum Geology*, 113, 104-105.
- Gebo, D. L. (1988). Foot morphology and locomotor adaptation in Eocene primates. *Folia Primatologica*, 50, 3-41.
- Gebo, D. L. (2002). Adapiformes: phylogeny and adaptation. En W. C. Hartwig (Ed.), *The primate fossil record* (pp. 21-43). Cambridge: Cambridge University Press.
- Gebo, D. L., Smith, T. i Dagosto, M. (2012). New postcranial elements for the earliest Eocene fossil primate *Teilhardina belgica*. *Journal of Human Evolution*, 63, 205-218.
- Gebo, D. L., Smith, R., Dagosto, M. i Smith, T. (2015). Additional Postcranial Elements of *Teilhardina belgica*: The Oldest European Primate. *American Journal of Physical Anthropology*, 156, 288-406.
- Gingerich, P. D. (1976). Cranial anatomy and evolution of early Tertiary Plesiadapidae (Mammalia, Primates). *University of Michigan. Papers on Paleontology*, 15, 1-141.
- Gingerich, P. D. (1977a). New species of Eocene primates and the phylogeny of European Adapidae. *Folia Primatologica*, 28(1), 60-80.

- Gingerich, P. D. (1977b). Radiation of Eocene Adapidae in Europe. *Geobios*, 10, 165-182.
- Gingerich, P. D. (1980). Dental and cranial adaptations in Eocene Adapidae. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 71, 135-142.
- Gingerich, P. D. (2012). Primates in the Eocene. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 92, 649-663.
- Gingerich, P. D. i Martin, R. D. (1981). Cranial morphology and adaptations in Eocene Adapidae. II. The Cambridge skull of *Adapis parisiensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 56, 235-257.
- Gingerich, P. D., Franzen, J. L., Habersetzer, J., Hurum, J. H. i Smith, H. (2010). *Darwinius masillae* is a Haplorhine – Reply to Williams et al. (2010). *Journal of Human Evolution*, 59, 574-579.
- Gladman, J. T., Boyer, D. M., Simons, E. L. i Seiffert, E. R. (2013). A calcaneus attributable to the primitive late Eocene anthropoid *Proteopithecus sylviae*: phenetic affinities and phylogenetic implications. *American Journal of Physical Anthropology*, 151(3), 372-397.
- Godinot, M. (1978). Un nouvel Adapidé (primate) de l'Éocène inférieur de Provence. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série D*, 286, 1869-1872.
- Godinot, M. (1983). *Contribution à l'étude des primates Paleogènes d'Europe. Systématique, locomotion* (Tesi doctoral). Université de Sciences et Techniques du Languedoc.
- Godinot, M. (1988). Les primates adapidés de Buxwiller (Eocène Moyen, Alsace) et leur apport à la compréhension de la faune de Messel et à l'évolution des Anchoomyini. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 107, 383-407.
- Godinot, M. (1998). A summary of adapiform systematics and phylogeny. *Folia Primatologica*, 69 (Suppl. 1), 218-249.
- Godinot, M. (2015). Fossil record of the Primates from the Paleocene to the Oligocene. En W. Henke i I. Tattersall (Eds.), *Handbook of paleoanthropology* (pp. 1137-1259). Berlin: Springer Berlin Heidelberg.

- Godinot, M. (2017). Paleocene and Eocene Primates. En M. Bezanson, K. C. MacKinnon, E. Riley, C. J. Campbell, K. A. I. Nekaris, A. Estrada, A. F. Di Fiore, S. Ross, L. E. Jones-Engel, B. Thierry, R. W. Sussman, C. Sanz, J. Loudon, S. Elton i A. Fuentes (Eds.), *The International Encyclopedia of Primatology* (pp. 926-935). Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, Inc.
- Godinot, M., Labarrère, H. P., Erfurt, J., Franzen, J. L., Lange-Badré, B., Lapparent de Broin, F. de i Vidalenc, D. (2018). Un nouveau gisement à vertébrés éocènes, Rouzilhac (MP 10-11), dans la série malassique d'Issel (Aude, France). *Revue de Paléobiologie*, 37(1), 141-333.
- Gunnell, G. F., (1989). Evolutionary history of Microsyopoidea (Mammalia, ?Primates) and the relationship between Plesiadapiformes and Primates. *University of Michigan Papers on Paleontology*, 27, 1-157.
- Gunnell, G. F. (2017). Omomyid. En M. Bezanson, K. C. MacKinnon, E. Riley, C. J. Campbell, K. A. I. Nekaris, A. Estrada, A. F. Di Fiore, S. Ross, L. E. Jones-Engel, B. Thierry, R. W. Sussman, C. Sanz, J. Loudon, S. Elton i A. Fuentes (Eds.), *The International Encyclopedia of Primatology* (pp. 893-895). Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, Inc.
- Gunnell, G. F. i Rose, K. D. (2002). Tarsiiformes: Evolutionary history and adaptation. En W. C. Hartwig (Ed.), *The primate fossil record* (pp. 45-82). Cambridge: Cambridge University Press.
- Heesy, C. P. (2005). Function of the mammalian postorbital bar. *Journal of Morphology*, 264, 363-380.
- Herbomel, E. i Godinot, M. (2011). A new species of *Agerinia* (Primates, Adapiformes) and its bearing on the phylogenetic affinities of *Darwinius masillae*. En T. Lehmann i S. F. K. Schaal (Eds.), *The world at the time of Messel: Puzzles in palaeobiology, palaeoenvironment and the history of early primates* (pp. 80-81). Frankfurt am Main: Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung.
- Hoffstetter, R. (1977). Phylogénie des Primates: confrontation des résultats obtenus par les

- diverses voies d'approche du problème. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 4, 327-346.
- Honegger, L., Adatte, T., Spangenberg, J. E., Caves Rugenstein, J. K., Poyatos-Moré, M., Puigdefàbregas, C., Chanvry, E., Clark, J., Fildani, A., Verrechia, E., Kouzmanov, K., Harlaux, M. i Castelltort, S. (2020). Alluvial record of an early Eocene hyperthermal, Castissent Formation, the Pyrenees, Spain. *Climate of the Past*, 16, 227-243.
- Hooker, J. J. (2007). A new Microchoerine Omomyid (Primates, Mammalia) from the English early Eocene and its palaeobiogeographical implications. *Palaeontology*, 50, 739-756.
- Hooker, J. J. (2012). A new omomyid primate from the earliest Eocene of southern England: First phase of microchoerine evolution. *Acta Palaeontologica Polonica*, 57 (3), 449-462.
- Kay, R. F. i Cartmill, M. (1977). Cranial morphology and adaptation of *Palaechthon nacimienti* and other Paromomyidae, with a description of a new genus and species. *Journal of Human Evolution*, 6, 19-53.
- Kirk, E. C. i Williams, B. A. (2011). New adapiform primate of Old World affinities from the Devil's Graveyard Formation of Texas. *Journal of Human Evolution*, 61(2), 156-168.
- Kirk, E. C., Cartmill, M., Kay, R. F. i Lemelin, P. (2003). Comment on 'Grasping Primate Origins'. *Science*, 300, 741b.
- Köhler, M. i Moyà-Solà, S. (1999). A finding of Oligocene primates on the European continent. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 14664-14667.
- López-Torres, S. i Silcox, M. T. (2018). The European Paromomyidae (Primates, Mammalia): taxonomy, phylogeny, and biogeographic implications. *Journal of Paleontology*, 92(5), 920-937.
- MacPhee, R. D. E., Cartmill, M. i Gingerich, P. D. (1983). New Paleogene primate basicrania and the definition of the order Primates. *Nature*, 301, 509-511.

- Marandat, B. (1986). Decouverte d'une faune de micromammiferes d'age cuisien superieur dans les marno-calcaires d'Agel a Azillanet (minervois, Herault). *Géologie de la France*, 2, 197-204.
- Marandat, B., Adnet, S., Marivaux, L., Martinez, A., Vianey-Liaud, M. i Tabuce, R. (2012). A new mammalian fauna from the earliest Eocene (Ilerdian) of the Corbières (Southern France): palaeobiogeographical implications. *Swiss Journal of Geosciences*, 105(3), 417-434.
- Marigó, J., Minwer-Barakat, R. i Moyà-Solà, S. (2010). New Anchomomyini (Adapoidea, Primates) from the Mazaterón middle Eocene locality (Almazán Basin, Soria, Spain). *Journal of Human Evolution*, 58, 353-361.
- Marigó, J., Minwer-Barakat, R. i Moyà-Solà, S. (2011). New *Anchomomys* (Adapoidea, Primates) from the Robiacian (middle Eocene) of northeastern Spain. Taxonomic and evolutionary implications. *Journal of Human Evolution*, 60, 665-672.
- Marigó, J., Minwer-Barakat, R., Moyà-Solà, S. i López-Torres, S. (2012). First record of Plesiadapiformes (Primates, Mammalia) from Spain. *Journal of Human Evolution*, 62, 429-433.
- Marigó, J., Minwer-Barakat, R. i Moyà-Solà, S. (2013). *Nievesia sossisensis*, a new anchomomyin (Adapiformes, Primates) from the early late Eocene of the southern Pyrenees (Catalonia, Spain). *Journal of Human Evolution*, 64, 473-485.
- Marigó, J., Susanna, I., Minwer-Barakat, R., Madurell-Malapeira, J., Moyà-Solà, S., Casanovas-Vilar, I., Robles, J. M. i Alba, D. M. (2014). The primate fossil record in the Iberian Peninsula. *Journal of Iberian Geology*, 40, 179-211.
- Marigó, J., Roig, I., Seiffert, E. R., Moyà-Solà, S. i Boyer, D. M. (2016). Astragalar and calcaneal morphology of the middle Eocene primate *Anchomomys frontanyensis* (Anchomomyini): implications for early primate evolution. *Journal of Human Evolution* 91, 122-143.
- Marigó, J., Minwer-Barakat, R., Moyà-Solà, S. i Boyer, D. M. (2020). First navicular remains of an European adapiform (*Anchomomys frontanyensis*) from the Middle Eocene of the

- Eastern Pyrenees (Catalonia, Spain): implications for early primate locomotor behaviour and navicular evolution. *Journal of Human Evolution*, 139, 102708.
- Martin, R. D. (1990). *Primate origins and evolution: A Phylogenetic Reconstruction*. London: Chapman & Hall.
- Martinius, A. W. (2012). Contrasting styles of siliciclastic tidal deposits in a developing thrust-Sheet-top basins - The lower Eocene of the Central Pyrenees (Spain). En R. A. Davis, Jr. i R. W. Dalrymple (Eds.), *Principles of tidal sedimentology* (pp. 473-506). Dordrecht: Springer.
- Mattauer, M. (1986). Les traits structuraux essentiels de la chaîne pyrénéenne. *Revue de Géologie Dynamique et de Géographie Physique*, 10 (1), 3-11.
- McGraw, S. (2010). Primates Defined. En C. S. Larsen (Ed.), *A Companion to Biological Anthropology* (pp. 222-242). Oxford: Wiley-Blackwell.
- Minelli, N., Manzi, V. i Roveri, M. (2013). The record of the Paleocene-Eocene thermal maximum in the Ager Basin (Central Pyrenees, Spain). *Geologica Acta*, 11(4), 421-441.
- Minwer-Barakat, R., Marigó, J. i Moyà-Solà, S. (2010). A new species of *Pseudoloris* (Omomyidae, Primates) from the middle Eocene of Sant Jaume de Frontanyà (Eastern Pyrenees, Spain). *American Journal of Physical Anthropology*, 143, 92-99.
- Minwer-Barakat, R., Marigó, J. i Moyà-Solà, S. (2012). *Pseudoloris cuestai*, a new microchoerine (Omomyidae, Primates) from the middle Eocene from the Iberian Peninsula. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32, 407-418.
- Minwer-Barakat, R., Marigó, J. i Moyà-Solà, S. (2013a). Redescription and designation of a neotype for *Pseudoloris reguanti* Crusafont-Pairó, 1967, an Eocene primate from the Iberian Peninsula. *American Journal of Physical Anthropology*, 151, 245-251.
- Minwer-Barakat, R., Badiola, A., Marigó, J. i Moyà-Solà, S. (2013b). First record of the genus *Microchoerus* (Omomyidae, Primates) in the western Iberian Peninsula and its palaeobiogeographic implications. *Journal of Human Evolution*, 65, 313-321.

- Minwer-Barakat, R., Marigó, J. i Moyà-Solà, S. (2015a). *Necrolemur anadoni*, a new species of Microchoerinae (Omomyidae, Primates) from the middle Eocene of Sant Jaume de Frontanyà (Pyrenees, Northeastern Spain). *American Journal of Physical Anthropology*, 158, 730-744.
- Minwer-Barakat, R., Marigó, J., Femenias-Gual, J. i Moyà-Solà, S. (2015b). New material of *Pseudoloris parvulus* (Microchoerinae, Omomyidae, Primates) from the late Eocene of Sossís (Northeastern Spain) and its implications for the evolution of *Pseudoloris*. *Journal of Human Evolution*, 83, 74-90.
- Minwer-Barakat, R., Marigó, J. i Moyà-Solà, S. (2016). On the determination of the *Microchoerus* (Omomyidae, Primates) remains from Sant Cugat de Gavadons (late Eocene, Ebro Basin, NE Spain). *American Journal of Physical Anthropology*, 160, 162-168.
- Minwer-Barakat, R., Marigó, J., Femenias-Gual, J., Costeur, L., De Esteban-Trivigno, S. i Moyà-Solà, S. (2017). *Microchoerus bookeri* nov. sp., a new late Eocene European microchoerine (Omomyidae, Primates): new insights on the evolution of the genus *Microchoerus*. *Journal of Human Evolution*, 102, 42-66.
- Minwer-Barakat, R., Marigó, J. i Moyà-Solà, S. (2018). The primate remains from Roc de Santa (Late Eocene, NE Spain) revisited: New taxonomic allocation. *Journal of Human Evolution*, 121, 254-259.
- Moyà-Solà, S. i Köhler, M. (1992). Primates del Paleógeno de Castilla y León: Una introducción. En E. Jiménez (Ed.), *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (pp. 121-125). Salamanca: Museo de Salamanca.
- Moyà-Solà, S. i Köhler, M. (1993). Middle Bartonian locality with *Anchomomys* (Adapidae, Primates) in the Spanish Pyrenees: Preliminary Report. *Folia Primatologica*, 60, 158-163.
- Moyà-Solà, S., Köhler, M., Alba, D. M. i Roig, I. (2012). Calcaneal proportions in primates and locomotor inferences in *Anchomomys* and other Palaeogene Euprimates. *Swiss Journal of Palaeontology*, 131, 147-159.
- Mutti, E., Rosell, J., Allen, G. P., Fonnésu, F. i Sgavetti, M. (1985). The Eocene Baronia

- tide dominated delta-shelf system in the Ager Basin. En M. D. Mila i J. Rosell (Eds.), *6th European regional Meeting. International Association of Sedimentologists. Excursion guidebook* (pp. 577-600). Lleida: Institut d'Estudis Ilerdencs.
- Mutti, E., Seguret, M. i Sgavetti, M. (1988). Sedimentation and Deformation in the Tertiary sequences of the Southern Pyrenees. *American Association of Petroleum Geologists, Mediterranean Basin Conference. Field-Trip 7* (p. 153). Parma: University of Parma Special Publication.
- Ni, X., Wang, Y., Hu, Y. i Li, C. (2004). A euprimate skull from the early Eocene of China. *Nature*, 427(6969), 65-68.
- Ni, X., Gebo, D. L., Dagosto, M., Meng, J., Tafforeau, P., Flynn, J. J. i Beard, K. C. (2013). The oldest known primate skeleton and early haplorhine evolution. *Nature*, 498, 60-64.
- Ni, X., Li, Q., Li, L. i Beard, K. C. (2016). Oligocene primates from China reveal divergence between African and Asian primate evolution. *Science*, 352(6286), 673-677.
- Nijman, W. (1989). Thrust sheet rotation? – The South Pyrenean Tertiary basin configuration reconsidered. *Geodinamica Acta*, 3, 17-42.
- Nijman, W. (1998). Cyclicity and basin axis shift in a piggyback basin: towards modelling of the Eocene Tresp-Ager Basin, South Pyrenees, Spain. En A. Mascle, C. Puigdefàbregas, H. P. Luterbacher i M. Fernández (Eds.), *Cenozoic Foreland Basins of Western Europe* (pp. 135-162). London: Geological Society Special Publication 134.
- Nijman, W. i Puigdefàbregas, C. (1991). The Second Stage of the Foreland Basin. En C. Puigdefàbregas, W. Nijman i J. A. Muñoz (Eds.), *Alluvial deposits of the successive foreland basin stages and their relation to the Pyrenean thrust sequences. 4th International Conference on Fluvial Sedimentology. Excursion Guidebook* (p. 176). Barcelona: Servei Geològic de Catalunya.
- Odlum, M. L., Stockli, D. F., Capaldi, T. N., Thomson, K. D., Clark, J., Puigdefàbregas, C. i Fildani, A. (2019). Tectonic and sediment provenance evolution of the South Eastern Pyrenean foreland basins during rift margin inversion and orogenic uplift. *Tectonophysics*,

765, 226-248.

Pardo, G., Arenas, C., González, A., Luzón, A., Muñoz, A., Pérez, A., Perez-Ribarés, F. J., Vázquez-Urbez, M. i Villena, J. (2004). La cuenca del Ebro. En J. A. Vera (Ed.), *Geología de España* (pp. 533-543). Madrid: SGE-IGME.

Peláez-Campomanes, P. (1995). Primates and rodents from the middle Eocene of Casa Ramón (Huesca, Spain). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 98, 291-312.

Peláez-Campomanes, P. (2000). Mammalian faunas from the Paleogene of the Sierra Palomera (Teruel, Spain). *Journal of Paleontology*, 74, 336-348.

Peláez-Campomanes, P., de la Peña, A. i López Martínez, N. (1989). Primeras faunas de micromamíferos del Paleógeno de la cuenca del Duero. *Studia Geologica Salmanticensis*, Vol. Esp. 5, 135-157.

Poyatos-Moré, M. (2014). *Physical Stratigraphy and Facies Analysis of the Castissent Tectono-Sedimentary Unit (South-Central Pyrenees, Spain)* (Tesi doctoral). Universitat Autònoma de Barcelona.

Poyatos-Moré, M., Duller, R., Solé, X., Roda, D. i Badia, A. (2013). Sediment routing and fluvial architecture in the Ypresian-Lutetian Corçà Fm (Àger basin, South-central Pyrenees, Spain). En M. Jones (Ed.) *30th International Association of Sedimentologists meeting of sedimentology* (T4S4_O8). Manchester: University of Manchester.

Puigdefàbregas, C., Muñoz, J. A. i Vergés, J. (1992). Thrusting and foreland basin evolution in the Southern Pyrenees. En K. R. McClay (Ed.), *Thrust Tectonics* (pp. 247-254). Dordrecht: Springer.

Ramdarshan, A., Merceron, G. i Marivaux, L. (2012). Spatial and temporal ecological diversity amongst Eocene Primates of France: evidence from teeth. *American Journal of Physical Anthropology*, 147, 201-216.

Rasmussen, D. T. (2002). The origin of primates. En W. C. Hartwig (Ed.), *The primate fossil record* (pp. 5-9). Cambridge: Cambridge University Press.

- Roigé, M., Gómez-Gras, D., Remacha, E., Daza, R. i Boya, S. (2016). Tectonic control on sediment sources in the Jaca basin (Middle and Upper Eocene of the South-Central Pyrenees). *Comptes Rendus Geoscience*, 348(3-4), 236-245.
- Rose, K. D. (1995). The earliest primates. *Evolutionary Anthropology: Issues, News and Reviews*, 3, 159-173.
- Rose, K. D., Rana, R. S., Sahni, A., Kumar, K., Missiaen, P., Singh, L. i Smith, T. (2009). Early Eocene Primates from Gujarat, India. *Journal of Human Evolution*, 56, 366-404.
- Rosell-Sanuy, J. i Llompart-Díaz, C. (1988). *Guia geològica del Montsec i de la vall d'Àger*. Barcelona: Montblanc-Martín.
- Ross, C. F. i Martin, R. D. (2007). The role of vision in the origin and evolution of primates. En M. P. Todd i J. Kaas (Eds.), *Evolution of Nervous Systems, Vol. 4: The Evolution of Primate Nervous Systems* (pp. 59-78). Oxford: Elsevier.
- Russell, D. E. i Gingerich, P. D. (1987). Nouveaux primates de l'Eocène du Pakistan. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série II*, 3(5), 209-214.
- Sáez, A., Anadón, P., Herrero, M. J. i Moscariello, A. (2007). Variable style of transition between Palaeogene fluvial fan and lacustrine systems, southern Pyrenean foreland, NE Spain. *Sedimentology*, 54, 367-390.
- Samuels, J. X., Albright, L. B. i Fremd, T. J. (2015). The last fossil primate in North America, new material of the enigmatic *Ekgmowechashala* from the Arikarean of Oregon. *American Journal of Physical Anthropology*, 158, 43-54.
- Schmidt-Kittler, N. (1987). International symposium on mammalian biostratigraphy and paleoecology of the European Paleogene, Mainz, February 18-21, 1987. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A*, 10, 1-312.
- Seiffert, E. R., Simons, E. L., Clyde, W. C., Rossie, J. B., Attia, Y., Bown, T. M., Chatrath, P. i Mathison, M. E. (2005). Basal anthropoids from Egypt and the antiquity of Africa's higher primate radiation. *Science*, 310(5746), 300-304.

- Seiffert, E. R., Perry, J. M. G., Simons, E. L. i Boyer, D. M. (2009). Convergent evolution of anthropoid-like adaptations in Eocene adapiform primates. *Nature*, 426, 1118-1122.
- Seiffert, E. R., Simons, E. L., Boyer, D. M., Perry, J. M. G., Ryan, T. M. i Sallam, H. M. (2010). A fossil primate of uncertain affinities from the earliest late Eocene of Egypt. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(21), 9712-9717.
- Seiffert, E. R., Boyer, D. M., Fleagle, J. G., Gunnell, G. F., Heesy, C. P., Perry, J. M. i Sallam, H. M. (2018). New adapiform primate fossils from the late Eocene of Egypt. *Historical Biology*, 30(1-2), 204-226.
- Sigé, B., Jaeger, J. J., Sudre, J. i Vianey-Liaud, M. (1990). *Altiatlasius koulchii* n. gen. et sp., primate omomyidé du Paléocène supérieur du Maroc, et les origines des eurprimates. *Palaeontographica Abteilung A*, 214, 31-56.
- Silcox, M. T. (2001). *A phylogenetic analysis of Plesiadapiformes and their relationship to Euprimates and other archontans* (Tesi doctoral). Johns Hopkins University, School of Medicine.
- Silcox, M. T. (2007). Primate taxonomy, plesiadapiforms, and approaches to primate origins. En M. J. Ravosa i M. Dagosto (Eds.), *Primate Origins: Adaptations and Evolution* (pp. 143-178). New York: Springer.
- Silcox, M. T. (2008). The biogeographic origins of Primates and Euprimates: east, west, north, or south of Eden? En E. J. Sargis i M. Dagosto (Eds.), *Mammalian Evolutionary Morphology: A Tribute to Frederick S. Szalay* (pp. 199-232). Dordrecht: Springer.
- Silcox, M. T. i López-Torres, S. (2017). Major questions in the study of primate origins. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 45(1), 113-137.
- Silcox, M. T., Sargis, E. J., Bloch, J. I. i Boyer, D. M. (2015). Primate origins and supraordinal relationships: morphological evidence. En W. Henke i I. Tattersall (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology, 2n edition* (pp. 1053-1081). Berlin: Springer.
- Simpson, G. G. (1940). Studies on the earliest primates. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 77, 185-212.

- Simpson, G. G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85, 1-350.
- Smith, T., Rose, K. D. i Gingerich, P. D. (2006). Rapid Asia–Europe–North America geographic dispersal of earliest Eocene primate *Teilhardina* during the Paleocene–Eocene thermal maximum. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 11223-11227.
- Solé, X. (1985). *El Eoceno “continental” de la Vall d’Àger (Pirineo central): estratigrafia física y fàcies* (Tesina de llicenciatura). Universitat Autònoma de Barcelona.
- Soligo, C. (2017). Origins of primates-debates and controversies. En M. Bezanson, K. C. MacKinnon, E. Riley, C. J. Campbell, K. A. I. Nekaris, A. Estrada, A. F. Di Fiore, S. Ross, L. E. Jones-Engel, B. Thierry, R. W. Sussman, C. Sanz, J. Loudon, S. Elton i A. Fuentes (Eds.), *The International Encyclopedia of Primatology* (pp. 903-906). Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, Inc.
- Soligo, C. i Martin, R. D. (2006) Adaptive origins of primate revisited. *Journal of Human Evolution*, 50, 414-430.
- Stehlin, H. G. (1910). Remarques sur les faunules de mammifères des couches Éocènes et Oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 9, 488-520.
- Steiper, M. E. i Seiffert, E. R. (2012). Evidence for a convergent slowdown in primate molecular rates and its implications for the timing of early primate evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 6006-6011.
- Swofford, D. L. (1998). *PAUP* phylogenetic analysis using parsimony (*And Other Methods)*. Version 4. Sunderland: Sinauer Associates.
- Szalay, F. S. (1971). The European adapid primates *Agerina* and *Pronycticebus*. *American Museum Novitates*, 2466, 1-18.
- Szalay, F. S. i Delson, E. (1979). *Evolutionary history of the Primates*. New York: Academic Press.

- Szalay, F. S., Rosenberger, A. L. i Dagosto, M. (1987). Diagnosis and differentiation of the order Primates. *Yearbook of Physical Anthropology*, 30, 75-105.
- Tavare, S., Marshall, C. R., Will, O., Soligo, C. i Martin, R. D. (2002). Using the fossil record to estimate the age of the last common ancestor of extant primates. *Nature*, 416, 726-729.
- Teilhard de Chardin, P. (1927). Les Mammifères de l'Eocène inférieur de la Belgique. *Mémoires du Muséum Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 36, 1-33.
- Teixell, A. i Muñoz, J. A. (2000). Evolución tectonosedimentaria del Pirineo meridional durante el Terciario: una síntesis basada en la transversal del río Noguera Ribagorçana. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 13, 251-264.
- Thomson, K. D., Stockli, D. F., Odlum, M. L., Tolentino, P., Puigdefàbregas, C., Clark, J. i Fildani, A. (2020). Sediment provenance and routing evolution in the Late Cretaceous–Eocene Ager Basin, south-central Pyrenees, Spain. *Basin Research*, 32 (3), 485-504.
- Van Valen, L. (1994). The origin of the plesiadapid primates and the nature of *Purgatorius*. *Evolutionary Monographs*, 15, 1-79.
- Van Valen, L. i Sloan, R. E. (1965). The earliest primates. *Science*, 150, 743-745.
- Voisin, J. L. (2006). Clavicle, a neglected bone: Morphology and relation to arm movements and shoulder architecture in primates. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, Evolutionary Biology*, 288A, 944-953.
- Wible, J. R. i Covert, H. H. (1987). Primates: cladistic diagnosis and relationships. *Journal of Human Evolution*, 16, 1-22.
- Wilkinson, R. D., Steiper, M. E., Soligo, C., Martin, R. D., Yang, Z. i Tavaré, S. (2011). Dating primate divergences through an integrated analysis of paleontological and molecular data. *Systematic Biology*, 60, 16-31.
- Winchester, J. M., Boyer, D. M., St Clair, E. M., Gosselin-Ildari, A. D., Cooke, S. B. i Ledogar, J. A. (2014). Dental topography of platyrrhines and prosimians: convergences

and contrasts. *American Journal of Physical Anthropology*. 153, 29-44.

Zamorano, M. (1993). *Los sistemas deltaicos del Ilerdiense superior-Cuasiense de la cuenca de Àger (Fm. Ametlla), Prepirineo de Lleida* (Tesi doctoral). Universitat Autònoma de Barcelona.

ANNEX I.

INFORMACIÓ SUPLEMENTÀRIA DE L'ARTICLE
“*AGERINIA MARANDATI* SP. NOV., A NEW EARLY EOCENE PRIMATE
FROM THE IBERIAN PENINSULA, SHEDS NEW LIGHT
ON THE EVOLUTION OF THE GENUS *AGERINIA*” (APARTAT 3.3)





Data S1. Character-taxon matrix used for the phylogenetic analyses

#NEXUS

BEGIN TAXA;

TITLE Taxa;
 DIMENSIONS NTAX=112;
 TAXLABELS

Tupaia_glis Absarokius_sp. Abuqatrania_basiodontos Adapis_pariensis Aegyptopithecus_zeuxis
 Afradapis_longicristatus Aframonius_diceides Afrotarsius_spp. Agerinia_marandati Agerinia_roselli Agerinia_smithorum
 Algeripithecus_minutus Allenopithecus_nigroviridis Alouatta_seniculus Altanius_orlovi Amphipithecus_mogaungensis
 Anchemomys_frontanyensis Anchemomys_gaillardi Anchemomys_milleri Aotus_trivirgatus Apidium_moustafai Apidium_phiomense
 Arapahovius_gazini Arctocebus_calabarensis Arsinoea_kallimos Asiadapis_cambayensis Azibius_trerki Bahinia_pondaungensis
 Biretia_fayumensis Biretia_megalopsis Branisella_boliviana Caenopithecus_lemuroides Cantius_abditus Cantius_ralstoni
 Carpolestes_simpsoni Catopithecus_browni Cheirogaleus_major Darwinius_masillae Djebelemur_martinezi Dolichocebus_gaimanensis
 Donrussellia_gallica Donrussellia_provincialis Dyseolemur_pacificus Eosimias_centennicus Europolemur_dunaifi Europolemur_klati
 Galagoides_demidoff Galago_moholi Hemicacodon_gracilis Hoanghoniuss_stehlini Karanisia_clarki Komba_spp. Lemur_catta
 Lepilemur_mustelinus Leptadapis_magnus Leptadapis_priscus Leptadapis_ruetimeyeri Loris_tardigradus Loveina_zephyri
 Macrotarsius_montanus Maharita_stevensi Marcgodinotius_indicus Mazateronodon_endemicus Microadapis_sciureus
 Microcebus_murinus Microchoerus_erinaceus Myanmarpithecus_yarshensis Nannopithecus_abderhaldeni Nannopithecus_raabi
 Necrolemur_spp. Niveesia_sossensis Nycticeboidea_simpsoni Nycticebus_couang Oligopithecus_rogeri Oligopithecus_savagai
 Omomys_spp. Otolomur_crassicaudatus Pan_troglodytes Parapithecus_fraasi Parapithecus_grangeri Periconodon_huerzeleri
 Perodicticus_potto Phenacopithecus_xueshii Plesiadapis_tricuspidens Plesiolestes_problematicus Plesiopithecus_teras
 Pondaungia_cotteri Pronycticebus_gaudryi Propithecus_spp. Propithecus_chiobates Proteopithecus_sylviae
 Protoadapis_curvicaudatus Pseudoloris_parvulus Purgatorius_unio Qatrania_wingi Rencunius_zhoui Saharagalago_misrensis
 Saimiri_sciureus Serapia_eocaena Shoshonius_cooperi Siamopithecus_eocaenus 'Steinius_spp.' Taqah_propithecoid Tarsius_bancanus
 Tarsius_sirindhornae Teilhardina_americanica Teilhardina_asiatica Teilhardina_belgica Tetonius_sp. Varecia_variegata Wadilemur_elegans
 Washakius_ignis

;

END;

BEGIN CHARACTERS;

TITLE 'Supplemental_Data_S1';
 DIMENSIONS NCHAR=391;
 FORMAT DATATYPE = STANDARD GAP = - MISSING = ? SYMBOLS = " 0 1 2 3 4 5 6 7 8 9";
 CHARSTATELABELS

1 'lower incisor number (modified from Ross et al. 1998 character i1)' / three_incisors_in_each_quadrant
 two_incisors_in_each_quadrant one_incisor_in_each_quadrant no_incisors_present, 2 'lower incisor occlusal arrangement (Ross et al. 1998 character i2)' / 'arcuate battery in occlusal view ("U"-shaped arcade)' 'incisor cusp tips staggered ("V"-shaped arcade)', 3
 'toothcomb (modified from Ross et al. 1998 character i13)' / lower_canine_is_not_incorporated_into_a_toothcomb
 lower_canine_is_incorporated_into_a_toothcomb, 4 'lower i1-2 area relative to lower m1 area (ratio of i1 + i2 area / m1 area) (Ross et al. 1998 character i5)' / 'small (= < 0.69)' 'intermediate (= > 0.70, < 1.07)' 'large (> 1.07)', 5 'i1:i2 proportions (Ross et al. 1998 character i6)' / 'i1:i2 area ratio < 0.65' '0/2' 'i1:i2 area ratio => 0.65, < 0.82' '2/4' 'i1:i2 area ratio => 0.83, < 1.00' '4/6' 'i1:i2 area ratio => 1.01, < 1.25' '6/8' 'i1:i2 area ratio => 1.25', 6 'i2 cross-sectional shape (ratio of mesiodistal length to buccolingual breadth) (Ross et al. 1998 character i8)' / 'ratio => 0.64' 'ratio < 0.64', 7 'lower incisor crown height (Ross et al. 1998 character i9)' / 'low-crowned' '0/2' 'moderately high-crowned' '2/4' 'high-crowned', 8 'lower incisor root orientation (Ross et al. 1998 character i11)' / erect_or_vertical '0/2' slightly_procumbent '2/4' very_procumbent, 9 'incisor crown orientation (Ross et al. 1998 character i12)' / erect_or_vertical '0/2' procumbent '2/4' very_procumbent, 10 'first lower incisor crown shape (Ross et al. 1998 character i14)' / spatulate pointed_or_lanceolate, 11 'i2 heel development (Ross et al. 1998, character i15)' / heel_absent heel_present, 12 'lower first incisor lingual cingulum (Ross et al. 1998 character i17)' / absent_to_weak '0/2' strong_but_incomplete '2/4' strong_and_complete, 13 'i1 to m1 area (Ross et al. 1998 character i19)' / 'i1 area << m1 area' '0/2' 'i1 area < or = m1 area' '2/4' 'i1 > m1', 14 'female canine maximum cross-sectional area relative to first lower molar area (Ross et al. 1998 character c1, modified)' / 'c1 area/m1 area < 0.40' '0/2' 'c1 area/m1 area => 0.4, < 0.8' '2/4' 'c1 area/m1 area => 0.8, < 1.2', 15 'canine dimorphism (square root of male lower canine area / square root of female lower canine area) (Ross et al. 1998 character c2)' / '< 1.07' '>= 1.07, < 1.17' '>= 1.17', 16 'lower canine cross-sectional shape (Ross et al. 1998 character c3)' / rounded_oval mesiodistally_compressed buccolingually_compressed, 17 orientation_of_lower_canine_root / oriented_in_line_with_long_axis_of_crown mesially_inflected, 18 'lower canine lingual crest development (Ross et al. 1998 character c4)' / rounded '0/2' sharp, 19 'lower canine paracristid (Ross et al. 1998 character c5, modified)' / oblique_to_occlusal_plane nearly_horizontal_to_occlusal_plane 'forms part of cropping mechanism with i1-2' oriented_in_line_with_buccal_face_of_adjacent_incisor, 20 'lower canine height (Ross et al. 1998 character c6, modified)' / 'low, squat' '0/2' 'narrow, short' 'tall, at or above toothrow' high_crowned_but_very_procumbent, 21 'p1 presence (Ross et al. 1998 character p1, modified)' / present '0/2' absent, 22 'p2 roots/presence (Ross et al. 1998 character p3, modified)' / two '0/2' one '2/4' p2_absent, 23 'p2 metaconid (Ross et al. 1998 character p15)' / metaconid_absent_or_indistinct '0/2' metaconid_is_small '2/4' metaconid_is_large, 24 'p2 protoconid height and shape (Ross et al. character p13)' / 'extremely short, shorter than p3' '0/2' 'not projecting, in line with p3' '2/4' 'slender, projects above protoconids of p3-4' '4/6' 'massive, projects above protoconids of p3-4', 25 'p2 buccal cingulum development (Ross et al. character p28)' / absent '0/2' 'incomplete, broken at protoconid and hypoconid' '2/4' complete, 26 'p3 paraconid (Ross et al. 1998 character p6, modified)' / 'present, large' '0/2' 'present, small' '2/4' negligible_or_absent, 27 'p3 lingual cingulum / present '0/2' absent, 28 'p3 metaconid size (Ross et al. 1998 character p16)' / absent '0/2' 'present, small' '2/4' 'present, large', 29 'p3 lateral protoconid orientation (Ross et al. 1998, character p22, modified)' / transversely_oriented '0/2' distally_or_distolingually_oriented '2/4' absent, 30 'p3 roots (Ross et al. 1998 character p4, in part, modified)' / one '0/2' two, 31 'p3 root orientation (contains information similar to Ross et al. 1998 character p45)' / mesial_root_placed_directly_mesial_to_distal_root '0/2' mesial_root_placed_lateral_to_distal_root, 32 'p3 hypoconid (contains information similar to that of Ross et al. 1998 character p25)' / 'large and well-defined, projects above other talonid cusps' '0/2' 'very small, absent, or incorporated into talonid as an indistinct cusp', 33 'p3 entoconid and lingual talonid crest (Ross et al. 1998 character p19)' / absent '0/2'

lingual_talonid_crest_present_but_an_entoconid_does_not_stand_out_above_it '2/4' entoconid_is_a_small_discrete_cusp, 34 'p3-4 protoconid height (Ross et al. 1998 character p41)' / p3_much_lower_than_p4 '0/2' p3_slightly_lower_than_p4 '2/4' p3_equal_in_height_to_p4 '4/6' p3_higher_than_p4, 35 'p3 area/p4 area (Ross et al. 1998 character p42)' / '<0.45' '0/2' '0.45-0.59' '2/4' '0.60-0.69' '4/6' '0.70-0.79' '6/8' '>0.80', 36 'p4 root number (Ross et al. 1998 character p4, in part)' / one two, 37 'p4 metaconid size (Ross et al. 1998 character p17)' / absent_or_indistinct '0/2' small '2/4' large, 38 'spacing of p4 metaconid and protoconid (Ross et al. 1998 character p14)' / close_to_protoconid '0/2' widely_spaced_from_protoconid, 39 mesiodistal_position_of_p4_metaconid_with_respect_to_protoconid / metaconid_is_distal_to_protoconid '0/2' metaconid_is_placed_transverse_to_protoconid, 40 'p4 paraconid size (Ross et al. 1998 character p7, modified)' / p4_paraconid_is_present_and_large '0/2' p4_paraconid_is_present_and_small '2/4' p4_paraconid_is_very_small_or_absent, 41 'p4 paraconid position (Ross et al. 1998 character p9)' / mesial_to_protoconid 'mesiolingual, between protoconid and metaconid' 'mesial to metaconid; widely spaced from metaconid', 42 'p4 lateral protocrisid morphology (contains information similar to Rp21-42 and Rp23-44)' / protocrisid_poorly_developed_or_absent '0/2' distolingually_oriented_protocrisid_present '2/4' trenchant_and_transversely_oriented_protocrisid_present, 43 'p4 premetacrisid (Ross et al. 1998 character p18, modified)' / premetacrisid_absent_or_poorly_developed '0/2' premetacrisid_present, 44 'p4 postprotocrisid (Ross et al. 1998 character p36)' / weak_or_absent '0/2' moderate '2/4' very_strong, 45 'p4 postmetacrisid (contains information similar to Ross et al. 1998 character p37)' / weak_or_absent '0/2' moderate '2/4' very_strong, 46 'p4 entoconid and lingual talonid crest (Ross et al. 1998 character p20)' / absent_or_a_trace '0/2' lingual_talonid_crest_present_but_an_entoconid_does_not_stand_out_above_it '2/4' entoconid_is_a_small_discrete_cusp, 47 height_of_p4_talonid / no_aspect_of_the_talonid_is_at_level_of_m1_trigonid_basin '0/2' hypoconid_extends_to_level_of_m1_trigonid_basin '2/4' entire_talonid_basin_extends_to_level_of_m1_trigonid_basin, 48 'p4 cristid obliqua development (Ross et al. 1998 character p11)' / absent '0/2' weak '2/4' strong, 49 'position of p4 hypoconid or distal terminus of p4 cristid obliqua (Ross et al. 1998 character p26, modified)' / buccal_to_protoconid '0/2' distal_to_protoconid '2/4' between_protoconid_and_metaconid '4/6' distal_to_metaconid, 50 'p4 hypocristid shearing development (Ross et al. 1998 character p27)' / absent '0/2' weak '2/4' strong, 51 'lower premolar crowding (Ross et al. 1998 character p5)' / no_crowding '0/2' slightly_crowded '2/4' very_crowded, 52 'lower premolar inflation (Ross et al. 1998 character p29)' / not_basally_inflated '0/2' slightly_basally_inflated '2/4' very_basally_inflated, 53 'premolar orientation (Ross et al. 1998 character p33)' / crown_bases_vertical_in_lateral_perspective '0/2' slightly_oblique '2/4' strongly_oblique, projecting_mesially', 54 'p4 exodaenodonty (Ross et al. 1998 character p30)' / not_exodaenodont_slightly_exodaenodont_very_exodaenodont, 55 'buccal cingulum on p4 (Ross et al. 1998 character p34)' / absent_or_indistinct '0/2' present_and_distinct, 56 'p4 lingual cingulum / absent_or_discontinuous '0/2' present, 57 'p4 md length/bl width (Ross et al. 1998 character p43)' / '<0.95' '0/2' '>0.96, <1.14' '2/4' '>1.15, <1.35' '4/6' '>1.36, <1.46' '6/8' '>1.47', 58 'p4 area relative to m1 area (Ross et al. 1998 character p44)' / '<0.62' '0/2' '>0.63, <0.72' '2/4' '>0.73, <0.82' '4/6' '>0.83, <0.92' '6/8' '>0.93', 59 'm1 length/m1 width (Ross et al. 1998 character m55)' / '1.0-1.15' '0/2' '1.16-1.22' '2/4' '1.23-1.32' '4/6' '>1.33', 60 'm1 area (Ross et al. 1998 character m54)' / '1.10-3.00 mm' '0/2' '3.10-5.00 mm' '2/4' '5.10-7.00 mm' '4/6' '7.10-9.00 mm' '6/8' '>9.10 mm', 61 'm1 paraconid size (contains information similar to Ross et al. 1998 character m20)' / absent_or_crestiform '0/2' 'present, small' '2/4' 'present, large', 62 'm1 paraconid position (Ross et al. 1998 character m8)' / mesial_to_protoconid 'mesiolingual, equidistant between protoconid and metaconid' '1/3' mesial_to_metaconid_but_widely_spaced_from_it twinned_with_metaconid, 63 'm1 parastylid (Ross et al. 1998 character m11)' / absent '0/2' present, 64 'm1 premetacrisid (contains information similar to Ross et al. 1998 character m18)' / premetacrisid_absent_or_indistinct '0/2' premetacrisid_present, 65 'm1 metaconid position (Ross et al. 1998 character m19)' / approximately_transverse_to_protoconid '0/2' distal_to_protoconid, 66 'm1 trigonid height (ratio of trigonid height to talonid height) (Ross et al. 1998 character m16)' / 'higher than talonid (=>1.20)' '0/2' 'slightly higher than talonid (=>1.10, <1.20)' '2/4' trigonid_and_talonid_of_similar_height, 67 'm1 cristid obliqua orientation (Ross et al. 1998 character m32)' / reaches_trigonid_wall_at_a_point_distal_to_protoconid '0/2' reaches_trigonid_wall_at_a_point_distolinguale_to_protoconid '2/4' reaches_trigonid_wall_at_a_point_distal_to_metaconid, 68 'm1 cristid obliqua terminus (Ross et al. 1998 character m34)' / runs_to_base_of_trigonid '0/2' runs_part_way_up_the_distal_trigonid_wall '2/4' connects_with_protoconid_tip_or_protocrisid '4/6' connects_with_metaconid, 69 'hypoconulid position on m1 (contains information similar to Ross et al. 1998 character m30)' / 'twinned with, or most closely situated next to, entoconid' '0/2' central '2/4' closer_to_hypoconid_than_to_entoconid, 70 'm1 hypoconulid size (Ross et al. 1998 character m27)' / large '0/2' moderate '2/4' small '4/6' absent, 71 'm1 cristid obliqua development (Ross et al. 1998 character m31, in part)' / 'weak (rounded)' '0/2' 'strong (trenchant)', 72 'm1-2 hypocristid development (Ross et al. 1998 character m38)' / absent_or_indistinct '0/2' weak '2/4' strong, 73 'm1-2 buccal cingulum development (Ross et al. 1998 character m45)' / absent_to_trace '0/2' 'partial, discontinuous' '2/4' complete, 74 'm1-2 talonid -- lingual configuration (Ross et al. 1998 character m40)' / open '0/2' notched_lingually_or_closed, 75 'm2 paraconid size (contains information similar to Ross et al. 1998 character m20)' / absent '0/2' 'present, small' '2/4' 'present, large', 76 'm2 paraconid position (Ross et al. 1998 character m9)' / mesial_to_protoconid '0/2' 'mesiolingual, approximately equidistant between protoconid and metaconid' '2/4' mesial_to_metaconid_but_widely_spaced_from_it twinned_with_metaconid, 77 'm2 trigonid width (ratio of buccolingual breadths of trigonid and talonid) (Ross et al. 1998 character m6)' / 'much wider than talonid (=>1.11)' '0/2' 'width similar (<1.11,>0.90)' '2/4' 'much narrower than talonid (=<0.90)', 78 'm2 cristid obliqua orientation (Ross et al. 1998 character m33)' / reaches_trigonid_wall_at_a_point_distal_to_protoconid '0/2' reaches_trigonid_wall_at_a_point_distolinguale_to_protoconid '2/4' reaches_trigonid_wall_at_a_point_distal_to_metaconid, 79 'm2 cristid obliqua terminus (Ross et al. 1998 character m35)' / runs_to_base_of_trigonid '0/2' runs_part_way_up_distal_trigonid_wall connects_to_protoconid_tip_or_protocrisid '3/5' connects_with_metaconid, 80 'm2 cristid obliqua development (Ross et al. 1998 character m31, in part)' / 'weak (rounded)' '0/2' 'strong (trenchant)', 81 'position of entoconid relative to hypoconid on m2 (contains information similar to Ross et al. 1998 character m57)' / mesial_to_hypoconid '0/2' transverse_to_hypoconid '2/4' distal_to_hypoconid, 82 'hypoconulid position on m2 (contains information similar to Ross et al. 1998 character m30)' / 'twinned with, or most closely situated next to, entoconid' '0/2' central '2/4' closer_to_hypoconid_than_to_entoconid, 83 'm2 hypoconulid size (Ross et al. 1998 character m28)' / large '0/2' moderate '2/4' small '4/6' absent, 84 'morphology of distolingual aspect of m2 (contains information similar to Ross et al. 1998 characters m26 and m41)' / no_postentoconid_sulcus 'hypoconulid closely situated next to entoconid and postentoconid sulcus present, entoconid confluent with distal talonid wall' 'distolingual fovea present, entoconid confluent with posterior talonid wall' 'distolingual fovea present, entoconid mesiodistally abbreviated and not confluent with posterior talonid wall', 85 accessory_cusps_on_distolingual_aspect_of_m2 / absent_variably_present, 86 'cusp basal inflation on m1-2 (contains information similar to Ross et al. 1998 character m17 and m44)' / crestiform '0/2' moderate_basal_inflation '2/4' cusp_bases_bulbous, 87 'm2 length/m3 length (Ross et al. 1998 character m53)' / 'm3 much longer than m2 (0.71-0.80)' '0/2' 'm3 longer than m2 (0.81-0.90)' '2/4' 'm3 slightly longer or equal in length to m2 (0.91-1.00)' '4/6' 'm3 slightly shorter than m2 (1.01-1.12)' '6/8' 'm3 much shorter than m2 (=>1.13) or absent', 88 'm3 paraconid size / absent '0/2' 'present, small' '2/4' 'present, large', 89 'm3 paraconid position (Ross et al. 1998 character m10)' / mesial_to_protoconid '0/2' 'mesiolingual, between protoconid and metaconid' '2/4' mesial_to_metaconid_but_widely_spaced_from_it '4/6' twinned_with_metaconid, 90 'm3 cristid obliqua terminus (Ross et al. 1998 character m36, modified)' / absent_or_indistinct runs_to_base_of_trigonid runs_part_way_up_distal_trigonid_wall

connects_with_protoconid_tip_or_protocristid connects_with_metaconid, 91 'm3 trigonid width (based on relative buccolingual breadths) (Ross et al. 1998 character m7)' / '>=1.20' '0/2' '<1.20->1.05' '2/4' '<1.05', 92 m3_entoconid / present_and_distinct '0/2' greatly_reduced_or_absent, 93 morphology_of_m3_hypoconulid / lobate '0/2' not_lobate, 94 position_of_hypoconulid_on_m3 / centrally_located 'twinned with, or situated closest to, entoconid' 'buccally located, closer to hypoconid', 95 'm3 hypoconulid (Ross et al. 1998 character m13)' / absent '0/2' single '2/4' 'double, or additional cusp distal to entoconid that is independent of distal lobe', 96 'm3 root number (Ross et al. 1998 character m4)' / one two, 97 'molar centroconids (contains information similar to Ross et al. 1998 character m37)' / absent present, 98 'sulcus between metaconid and protoconid on m1-2 (contains information similar to Ross et al. 1998 character m22 and m23)' / absent '0/2' 'present; protocristids poorly developed or absent', 99 'lower molar metastylids (Ross et al. 1998 character m12)' / absent '0/2' trenchant_postmetacristid_or_incipient_metastylid '2/4' 'present, large', 100 'molar enamel crenulation (Ross et al. 1998 character m15)' / smooth '0/2' slightly_crenulated '2/4' highly_crenulated, 101 'interincisal diastema (RCr42-224)' / very_broad narrow, 102 'I1-I2 interstitial contact (RI1-114)' / 'absent, teeth widely spaced' '0/2' present_as_a_narrow_contact '2/4' 'I2 tightly packed against I1, I1 paracrista abbreviated', 103 'I1:I2 area (R14-117)' / 'areas approximately equal or I1 smaller than I2 (= <1.00)' '0/2' 'I1 slightly larger than I2 (>1.00, <1.40)' '2/4' 'I1 much larger than I2 (>1.40)', 104 'I1-2 lingual cingulum (RI11-124)' / 'weak, discontinuous' '0/2' 'moderate, continuous' '2/4' strong, 105 'I1-I2 buccal cingulum (RI13-126)' / absent present, 106 'I1 occlusal shape (mesiodistal length/buccolingual breadth) (RI6-119)' / 'rounded_oval (<1.05)' '0/2' 'buccolingually_compressed (>1.05, <1.30)' '2/4' 'extremely compressed (>1.30)', 107 'I1 crown shape (RI8-121)' / 'spatulate (no apparent occlusal cusp, mesial and distal edges continuous and rounded)' '0/2' 'semi-spatulate (central cusp present, but blunt with discernable mesial and distal occlusal crests)' '2/4' 'central occlusal cusp pointed, occlusal edges steep', 108 'I1 size (I1 area:M1 area) (RI5-118)' / 'small (= <0.50)' 'moderate (>0.5, <0.56)' 'large (>0.56)', 109 'I1 occlusal edge orientation (spatulate incisors only) (RI10-123)' / 'occlusal_edge_approximately_orthogonal_to_long_axis_of_root occlusal_edge_wears_at_a_steep_angle_to_long_axis_of_root 'crown with pronounced mesial asymmetry (=mesial process) in unworn state', 110 'I1 basal lingual cusp (RI12-125)' / absent present, 111 'I2 occlusal shape (mesiodistal length/buccolingual breadth) (RI7-120)' / 'rounded oval (= <1.05)' '0/2' 'slightly buccolingually compressed (>1.05, <1.30)' '2/4' 'extremely buccolingually compressed (= >1.30)', 112 'I2-C diastema (RI3-116)' / present '0/2' absent, 113 'upper incisor number (Y43)' / three_in_each_quadrant two_in_each_quadrant one_or_none_in_each_quadrant, 114 'upper canine shape (contains information similar to RC1-127)' / 'round in cross-section' '0/2' oval '2/4' strongly_compressed_buccolingually, 115 rotation_of_upper_canine / long_axis_of_canine_oriented_in_line_with_adjacent_premolar canine_is_slightly_rotated_internally canine_is_strongly_rotated_internally, 116 'C1 mesial groove (females) (RC3-129)' / shallow_or_absent deep, 117 'C1 lingual cingulum (RC4-130)' / weak_or_absent '0/2' strong '2/4' very_strong, 118 'upper canine occlusion (RC2-128)' / 'wears_against_p1-2' '0/2' wears_against_p2 '2/4' 'wears_against_p2-3' '4/6' wears_against_p3, 119 'P1 presence (contains information from Y45)' / present absent, 120 'P2 root number/presence (RP1-131, modified)' / three two one P2_absent, 121 'P2 occlusal outline (RP6-136)' / triangular suboval_with_the_long_axis_buccolingual suboval_with_the_long_axis_mesiodistal round, 122 'P2 protocone (RP12-142, modified)' / present absent, 123 'height of P2 relative to P3*' / 'smaller than, or subequal in height (P2 height/P3 height <=1.1)' '0/2' 'P2 slightly taller than P3 (P2 height/P3 height >=1.11, <1.5)' '2/4' 'P2_much_taller_than_P3_(P2_height/P3_height >1.51)', 124 'P2 area relative to P3 area (contains information similar to that in RP4-134)' / 'much smaller than P3 (<=0.85) (if P2 is absent, taxon is assigned state 0)' '0/2' 'approximately the same size, or only slightly smaller, than P3 (>0.85, <0.95)' '2/4' 'much_larger_than_P3 (>=0.95)', 125 'P3 distal crown margin (RP18-148)' / smoothly_rounded '0/2' waisted_between_buccal_and_lingual_cusps, 126 'P3 protocone (RP9-139, modified)' / absent '0/2' 'present_small' '2/4' 'present_distinct', 127 'P3 hypocone (RP13-143, in part)' / absent '0/2' present, 128 'P3 metacone (RP20-150)' / absent '0/2' present, 129 'P3 root number (RP2-132)' / one '0/2' two '2/4' three, 130 'P4 parastyle (RP15-145, modified)' / present '0/2' absent, 131 'P4 metastyle (RP16-146, modified)' / absent '0/2' present, 132 'P3-4 trigon/talon proportions (RP8-138)' / 'trigon>=talon' 'trigon<talon', 133 'P3-4 buccal cingulum development (RP21-151)' / absent_or_weak '0/2' strong, 134 'upper premolar paraconules (contains information similar to RP14-144)' / absent_or_indistinct transverse_crest_connecting_protocone_to_paracone present, 135 'P4 lingual cingulum (contains information similar to RP19-149)' / absent '0/2' present, 136 'P4 metacone (RP10-140)' / absent '0/2' present, 137 'P4 protocone (RP11-141)' / low_relative_to_paracone high_relative_to_paracone, 138 'P4 hypocone (RP13-143, in part)' / absent '0/2' present, 139 'P4 pericone / absent present, 140 'P4 metaconules / absent '0/2' present, 141 'P4 postprotocrista (RP17-147, in part)' / absent '0/2' 'weak_short' '2/4' strong '4/6' 'strong_secondary_postprotocrista_directed_toward_metacone', 142 'P4 occlusal outline (RP7-137)' / triangular suboval '1/3' squared, 143 'P4 root number (RP3-133)' / one two three, 144 'P4 area:M1 area (RP5-135)' / 'P4<M1 (<=0.66)' '0/2' 'P4<M1 (>0.66, <=0.76)' '2/4' 'P4=M1_(0.77-1.05)' '4/6' 'P4>M1 (>1.06)', 145 'M1 pericone (RM20-170, modified)' / absent '0/2' small '2/4' large, 146 'M1 area:M2 area (RM4-155)' / 'M1>M2 (<1.40, >1.0)' '0/2' 'M1=<M2 (<=1.0)', 147 'M1 mesio Buccal fovea delimited by trenchant parahypocrista / absent '0/2' present, 148 'M1-2 paraconule size (RM37-180)' / absent '0/2' 'small-moderate (smaller than paracone)' '2/4' 'large (nearly as large as protocone)', 149 'M1-2 paraconule position (RM15-165)' / attached_to_preprotocrista '0/2' not_attached_to_preprotocrista, 150 'M1 hypocone size (RM10-160)' / large '0/2' small '2/4' absent, 151 'M1-2 hypocone position (RM12-162)' / 'distal, slightly lingual to protocone' '0/2' 'distal_far_lingual_to_protocone', 152 'convex distal lobe for M1-2 hypocone' / absent '0/2' 'present, distal crown margin weakly concave' '2/4' 'present, distal crown margin deeply notched', 153 lingual_extension_of_M1_hypocone_lobe / lobe_does_not_extend_lingually_far_beyond_protocone '0/2' lobe_does_extend_far_lingually_past_protocone, 154 'M2 prehypocrista development (RM13-163)' / absent '0/2' weak '2/4' 'strong -- reaches_to_postprotocrista_encloses_the_talon_lingually', 155 'M1-2 Nannopithec fold (RM5-156)' / absent '0/2' weak '2/4' strong, 156 'M1-2 postprotocrista development (RM18-168)' / 'strong, runs to base of metaconule or metacone' '0/2' 'strong but short, does not reach to base of metacone' '2/4' absent, 157 'M1-2 metaconule size (RM16-166)' / absent '0/2' small '2/4' moderate '4/6' large, 158 'M1-2 premetaconule cristae (RM27-173)' / absent_or_weak strong, 159 'M1-2 postmetaconule cristae (RM28-174)*' / absent_or_weak '0/2' strong, 160 'M1-2 lateral posterior transverse crista development (RM19-169)' / sharp '0/2' indistinct, 161 shape_of_M2_centrocrista / 'straight, aligned with mesiodistal plane' '0/2' 'crests are more buccally oriented, meet at an angle' '2/4' 'crests meet at a sharp angle or form a mesostyle, 162 'buccal cingulum on M1-2 (contains information similar to RM24-172)' / absent '0/2' present_but_poorly_developed '2/4' present_and_distinct '4/6' 'extensive_buccal_shelf"', 163 'M1-2 root number (RM1-152)' / 'three_or_more_three_or_more' 'three_two', 164 'M2 shape (bl/md) (RM3-154)' / 'very_broad (>1.65)' '0/2' 'broad (<1.65, >1.30)' '2/4' 'squared (<=1.30)', 165 'M2 pericone / absent '0/2' present, 166 'M2 hypocone size (RM11-161)' / large '0/2' small '2/4' absent, 167 'M2 postmetacrista / 'short_indistinct_or_absent' 'long_trenchant_and_labially_extended', 168 'M2 buccal expansion of paracone (RM33-177)' / no_expansion '0/2' slight_expansion '2/4' considerable_expansion, 169 'M1-3 lingual cingulum development (RM22-171)' / absent '0/2' 'weak_broken' '2/4' 'strong_complete', 170 'M1-3 anterior cingulum (RM44-181)' / 'strong_complete_long' '0/2' 'strong_short' '2/4' 'weak_or_absent', 171 'molar protocone lingual inflation (RM31-176)' / not_inflated '0/2' slightly_inflated '2/4' very_inflated, 172 'M3 metacone (RM34-178)' / absent_or_very_small '0/2' 'moderate (but smaller than paracone)' '2/4' 'large (equal to paracone)', 173 'M3 paraconule (RM30-175)' / absent '0/2' 'small-moderate' '2/4' large, 174 'M3 hypocone (RM36-179)' / absent_or_very_small '0/2' small '2/4' large, 175 'M3 size relative to M1 (RM46-182)' / 'very_small (half_the_size_of_M1_or_less)' '0/2' 'small (two-thirds)' '2/4'

'large_(approximately_as_large)', 176 'M3 root number (RM2-153)' / three '0/2' two '2/4' one, 177 'mandibular symphyseal fusion (Y57,RCr39-221)' / absent '0/2' present, 178 'shape of the mandibular angle (Y40)' / sharply_hooked_'0/2' smoothly_rounded_'2/4' rounded_but_expanded_posteriorly, 179 shape_of_masseteric_fossa / shallow '0/2' deeply_excavated, 180 'mandibular depth (Y39,RCr45-227)' / 'shallow_(less_than_1.8_times_as_deep_@_m2_as_md_length_of_m2)' '0/2' 'deep_(>1.8_times_as_deep_@_m2_as_md_length_of_m2_<2.19)' '2/4' 'very_deep_(more_than_2.2_times_as_deep_@_m2_as_md_length_of_m2)', 181 'height of coronoid process relative to condyle (RCr43-225)' / very_high_above_slightly_above_or_equal, 182 'condyle height relative to tooththrow (RCr44-226)' / at_level_of_tooththrow_slightly_above_well_above_tooththrow, 183 'scapular morphology (mediolateral width/inferosuperior height) (contains information similar to that of Y64)' / '<1.25_'0/2' '<1.5_>1.25_'2/4' '>1.5_<1.75_'4/6' '>1.75', 184 'length of scapular coracoid process (coracoid process length/glenoid fossa height)' / '<=.90_'0/2' '>.9_<=1.0_'2/4' '>1.0_<=1.1_'4/6' '>1.1', 185 'relative sizes of infraspinous and supraspinous fossae (Y66)' / supraspinous_fossa_larger_than_infraspinous_fossa_'0/2' fossae_roughly_equivalent_'2/4' infraspinous_fossa_approximately_two_times_as_large_as_the_supraspinous_fossa_'4/6' infraspinous_fossa_approximately_three_times_as_large_as_the_supraspinous_fossa_, 186 position_of_humeral_head_relative_to_tubercles / humeral_head_is_expanded_dorsal_to_tubercles '0/2' humeral_head_and_tubercles_are_approximately_equal_in_height '2/4' tubercles_are_expanded_above_humeral_head, 187 'morphology of deltopectoral crest (RH16-247)' / prominent '0/2' low, 188 'shape of intertubercular sulcus (contains information similar to RH15-246)' / narrow_and_deep '0/2' narrow_and_shallow '2/4' shallow_and_wide, 189 teres_major_insertion / absent_or_poorly_defined '0/2' 'elongate_well-defined_crest' '2/4' 'well-developed_tubercle', 190 'supinator crest (Y76, contains information similar to RH13-244)' / prominent low, 191 'brachialis flange (RH14-245)' / broad '0/2' moderate '2/4' narrow, 192 'presence/mediolateral position of entepicondylar foramen (Seiffert et al., 2000)' / foramen_is_placed_far_proximal_to_trochlea lateral_wall_of_medial_strut_defining_foramen_is_confluent_with_medial_edge_of_the_trochlea '0/2' 'foramen_more_medial_and_lateral_wall_of_medial_strut_defining_foramen_is_not_confluent_with_medial_edge_of_the_trochlea' absent, 193 'dorsal placement of medial epicondyle (RH9-240)' / parallel '0/2' slight_dorsal_angle '2/4' large_angle, 194 'medial epicondyle size (RH8-239)' / reduced '0/2' prominent, 195 'dorsoepitrochlear fossa (RH11-242)' / present '0/2' 'small_shallow' '2/4' absent_, 196 'shape of humeral trochlea (contains information similar to RH1-232)' / 'cylindrical_distomedial_aspect_of_trochlea_is_straight' '0/2' 'conical_medial_aspect_of_trochlea_flares_distally', 197 'relative heights of medial and lateral edges of the humeral trochlea (RH2-233)' / subequal '0/2' medial_edge_more_flared_than_lateral_edge, 198 'shape of dorsal aspect of distal humeral articulation (contains information similar to that of RH10-241)' / no_pronounced_lips_on_dorsal_trochlear_edges '0/2' both_medial_and_lateral_edges_pronounced very_pronounced_lateral_lip, 199 'trochlear-capitulum junction' / 'trochlea_and_capitulum_are_confluent_with_no_distinct_trochleo-capitulum_ridge' '0/2' lateral_aspect_of_trochlea_is_offset_from_capitulum_by_a_weak_ridge '2/4' lateral_aspect_of_trochlea_is_separated_from_capitulum_by_a_deep_gutter, 200 capitulum_shape / globular '0/2' ovoid, 201 capitulum_tail / elongate_and_distinct short_or_absent '1/3' proximodistally_tall_capitulum_flange_is_present, 202 'relative width of capitulum (contains information similar to RH5-236)' / 'ventral_articular_width/capitulum_width_>2.5_'0/2' '<2.5_>2.0_'2/4' '<2.0', 203 'olecranon fossa morphology (Y78, contains information similar to RH12-243)' / 'deep_open_and_unossified_' '0/2' 'moderately_deep_thinly_ossified_and_nearly_transparent_' '2/4' 'shallow_robustly_ossified_', 204 humerofemoral_index / '<59_'0/2' '60-69_'2/4' '70-79_'4/6' '80-89_'6/8' '90-100', 205 'size of centrale, orientation of centrale trapezoid facet, and articulation with hamate (modified from RW1-249)' / 'facet_faces_distally_no_articulation_with_hamate' 'facet_faces_distoradially_articulation_with_hamate' centrale_not_present_as_an_independent_element, 206 'ulnar-pisiform articulation (modified from RW2-250)' / 'no_ulnar-pisiform_articulation' 'facet_on_pisiform_for_ulnar_styloid_process_is_smaller_than_or_roughly_equal_in_size_to_that_for_triquetrum' facet_on_pisiform_for_ulnar_styloid_process_is_much_enlarged_and_deeply_excavated, 207 'styloid process (Y80)' / no_discernable_styloid_process_present_but_only_moderately_developed_'long_and_well-developed_', 208 'second digit of hand (Y81)' / of_normal_length_drastically_reduced_, 209 'nail/claw on second pedal digit (Y82,RO2-283)' / nail_present claw_present_, 210 'prehallux (RO3-284)' / present absent, 211 'astragalar width/ astragalar length (Gebo et al., 2001, character 6)' / '<50_'0/2' '>50_<60_'2/4' '>60_<70_'4/6' '>70', 212 'astragalar body height (lateral body height/mid-trochlear width; Gebo et al., 2001, character 4)' / '<100_'0/2' '100-120_'2/4' '>120', 213 'elevated lateral trochlear margin of astragalus (Seiffert & Simons, 2001)' / absent '0/2' present, 214 'astragalar cotylar fossa (Seiffert & Simons, 2001)' / shallow '0/2' moderate '2/4' 'deep_medially_projecting', 215 'shape of proximal aspect of medial tibial facet on astragalus (RA6-274, modified)' / 'dorsoventrally_deep_extends_to_plantar_aspect_of_astragalus' '0/2' 'dorsoventrally_restricted_confined_to_dorsal_half_of_astragalus_body', 216 'astragalar neck length (astragalar neck length/mid-trochlear width; contains information similar to that of RA5-273)' / '<100_'0/2' '>100_<120_'2/4' '>120', 217 'astragalar neck angle (Gebo et al., 2001, character 3)' / '<20_degrees_'0/2' '20-30_degrees_'2/4' '>30_degrees', 218 relative_astragalar_head_width / 'head_width/head_height_x_100_<115' '0/2' 'head_width/head_height_x_100_>115_<130' '2/4' 'head_width/head_height_x_100_>130', 219 'plantarflexion of astragalus head*' / absent present, 220 'posterior astragalus shelf (D20; contains information similar to RA4-272)' / absent '0/2' 'present_small' '2/4' 'present_large', 221 fibular_facet_angle / 79_degrees_or_less '0/2' '80-89_degrees_'2/4' '90-99_degrees_'4/6' '100-109_degrees_'6/8' 110_degrees_or_higher, 222 'position of groove for flexor fibularis (RA1-269)' / lateral_to_astragalus_trochlea plantad_to_astragalus_trochlea, 223 size_of_lateral_tubercle_buttressing_flexor_fibularis / poorly_developed '0/2' small '2/4' large, 224 'calcaneal width/length' / '<35_'0/2' '>35_<40_'2/4' '>40_<45_'4/6' '>45_<50_'6/8' '>50', 225 'anterior calcaneal elongation (length of calcaneus distal to ectal facet/total calcaneal length x 100) (modified from RC1-275, scoring from D22 addendum)' / '>30_<40_'0/2' '>41_<50_'2/4' '>51_<60_'4/6' '>61_<70_'6/8' '>71', 226 'proximal calcaneal elongation (length from proximal border of ectal facet to proximal end of calcaneus/calcaneus length) from Gebo et al. 2001' / '.10-.15_'0/2' '.16-.20_'2/4' '.21-.25_'4/6' '.26-.30_'6/8' '>.31', 227 'relative length of ectal facet (ectal facet width/ectal facet length)' / '<50_'0/2' '>50_<60_'2/4' '>60', 228 ectal_facet_radius_of_curvature / '<120_degrees' '>=120_degrees', 229 ectal_facet_flange_development / absent intermediate present, 230 bony_distinction_between_plantar_edge_of_ectal_facet_and_body / 'no_well-defined_border' 'well-defined_border_present', 231 'size of calcaneal peroneal tubercle (100*widest point on peroneal tubercle to ectal facet, measured perpendicular to long axis of bone/calcaneal width)' / 'massive, extends far laterally (>=21)' 'medium (<21)' highly_reduced_or_too_small_to_measure, 232 peroneal_tubercle_shape / discrete_tubercle_with_clearly_defined_borders 'tubercle gradually slopes into body (substantially longer proximodistally relative to mediolateral width)', 233 'number of "peaks" on calcaneal peroneal tubercle' / single_tubercle_present 'two "peaks" present', 234 position_of_peroneal_process_relative_to_sustentaculum / below_lower_half_upper_half, 235 'position of the peroneal tubercle relative to ectal facet (RC2-276)' / maximum_width_of_peroneal_tubercle_is_placed_distal_to_distal_terminus_of_ectal_facet maximum_width_of_peroneal_tubercle_is_placed_approximately_at_the_distal_terminus_of_the_ectal_facet_'maximum_width_of

peroneal tubercle is placed proximal to the distal terminus of the ectal facet, closer to the distal terminus of the ectal facet than the proximal' 'maximum width of peroneal tubercle is placed proximal to distal terminus of the ectal facet, closer to the proximal terminus of the ectal facet than distal', 236 development_of_distal_plantar_tubercle_on_calcaneus / 'small_poorly_developed' '0/2' 'well-developed', 237 'level of distal plantar tubercle (tubercle to cuboid facet/calcanal length)' / 'distal, near cuboid facet (0-0.19)' 'more proximal (>0.20)', 238 orientation_of_long_axis_of_calcaneocuboid_joint / dorsoventral oblique mediolateral, 239 calcaneocuboid_joint_shape / oval 'fan-shaped_notch_is_articular' 'fan-shaped_notch_is_non-articular' oval_but_longest_in_dorsoplantar_direction, 240 concavity_of_cuboid_facet / 'flat (>=160)' 'shallow (>=150, <160)' 'deep (<150)', 241 dorsal_extension_of_bone_supporting_cuboid_facet / absent present, 242 'posterior (plantar) calcaneal bowing' / absent 'present, moderately developed' 'present, extreme bowing', 243 mediolateral_bowing_of_calcaneal_tuber / absent 'present, moderate bowing' 'present, extreme bowing', 244 calcaneal_sustentacular_facet_configuration / single_continuous_sustentacular_facet_present '0/2' separate_anterior_and_posterior_sustentacular_facets_present, 245 'form of medial margin between sustentaculum and anterior calcaneal facet (viewed dorsally)' / 'waisted_into_body relatively_linear_medial_margin', 246 'facet anterior to the anterior extension of the sustentacular facet (navicular or otherwise)' / prominent_very_small_or_absent, 247 angle_between_sustentaculum_and_ectal_facet / '<140' '140-160' '>160-180' '>180', 248 shape_of_medial_edge_of_sustentaculum_in_plantar_view / 'triangular_or_beak-like' rounded, 249 morphology_of_groove_for_flexor_fibularis_under_sustentaculum / no_noticeable_groove_present deep_medially_with_distinct_groove_or_wall, 250 position_of_distal_terminus_of_ectal_facet_relative_to_ectal_calcaneal_segment / dorsally_positioned_on_body intermediate_condition sunk_into_body_plantarly, 251 size_of_tuber_calcani / 'relatively small (sliver, oval, no clear insertion for tendo calcanei)' 'medium (large in one direction, insertion for tendo calcanei present but not robust)' relatively_large, 252 shape_of_tuber_calcani / oval 'square/rectangular' 'uneven walls/trapezoidal' proximally_projecting_medial_wall, 253 dorsal_heel_process / tucked_under_ectal_facet_in_lateral_view level_with_ectal_facet_in_lateral_view projects_dorsal_to_ectal_facet, 254 'navicular length relative to width (contains information similar to RN1-278)' / '<100' '(100-150)' '>150%_longer_than_wide', 255 'three-pronged' distal navicular articulation' / absent present, 256 'morphology of the naviculocuboid articulation (RN3-279)' / cuboid_facet_contacts_only_the_ectocuneiform cuboid_facet_contacts_the_ectocuneiform_and_the_mesocuneiform, 257 MTI_relative_dorsoplantar_diaphysis_midshaft_breadth / wide narrow, 258 'MTI proximal articular surface angle, in dorsolateral view with respect to the proximal end of the bone' / '<=105 degrees' '=>105 degrees', 259 MTI_proximal_articular_surface_shape_in_dorsolateral_view / slight_concavity 'deep concavity, saddle-shaped', 260 'MTI proximal articular surface orientation in proximal view (i.e., torsion)' / dorsoventral '0/2' intermediate '2/4' mediolateral, 261 MTI_peroneal_process_proximodistal_length_in_dorsal_view_with_respect_to_the_distal_end_of_the_bone / flat short intermediate long, 262 MTI_peroneal_process_dorsoplantar_thickness_in_dorsolateral_view_with_respect_to_the_proximal_end_of_the_bone / flat shallow deep, 263 MTI_medial_side_of_proximal_articular_surface_with_respect_to_the_proximal_end_of_the_bone / rounded_or_weak_keel strong_keel, 264 MTI_dorsal_notch_located_proximal_to_the_distal_articular_surface_in_dorsal_or_lateral_view / deep intermediate shallow, 265 MTI_head_distal_projection_in_dorsal_view / short long, 266 MTI_head_shape_in_distal_view / ovoid rectangular, 267 MTI_distal_epicondyle_asymmetry_in_distal_and_dorsal_views / medial_epicondyle_larger epicondyles_symmetrical lateral_epicondyle_larger, 268 'MTI dorsoplantar axis of head orientation relative to long axis of diaphysis in plantar view, with respect to the distal end of the bone' / medial_intermediate_lateral, 269 MTI_proximal_articular_surface_notch_location / absent medioplantar lateroplantar, 270 MTI_distal_articular_surface_midline_keel / single_bifurcate, 271 MTI_medial_proximally_projecting_tubercle_size / smaller_or_equal_in_size_to_peroneal_process larger_than_peroneal_process, 272 MTI_dorsal_extension_of_proximal_articular_surface / present absent, 273 'lateral process of entocuneiform (RE2-281)' / small_hypertrophied, 274 'foot axis (R01-282)' / mesaxonic paraxonic ectaxonic, 275 'metatarsus length (MT3 length/proximal phalanx of digit III) (contains information similar to that of RO4-285)' / '<1.0' '0/2' '>1.01_<1.5' '2/4' '>1.51_<2.0' '4/6' '>2.01', 276 'length of MT1 relative to MT3 (RMT2)' / less_than_70%_the_length_of_MT3 '0/2' '71-80%' '2/4' '81-90%' '4/6' '91-100%' '6/8' '>100%', 277 tibial_process_for_peroneus_longus / absent_or_poorly_developed present_and_distinct, 278 retroflexion_of_proximal_tibial_articulation / 'absent_articular_surface_of_tibial_condyles_perpendicular_to_long_axis_of_tibial_shaft' moderate_retroflexion_present proximal_articular_surface_is_strongly_retroflexed, 279 'fusion of tibia and fibula (RT1-263)' / 'absent_small_articulation' 'no_fusion_moderate_articulation' no_fusion_but_extensive_articulation fusion, 280 'shape of distal surface of tibia (RT3-264)' / square intermediate triangular, 281 'rotation of the medial malleolus (RT4-265)' / none '0/2' slight '2/4' strong, 282 'shape of the medial malleolar articular surface (RT5-266)' / flat '0/2' 'anteriorly_convex_posteriorly_flat' '2/4' all_convex, 283 'shape of distal tibial shaft (RT6-267)' / no_compression anteroposteriorly_compressed, 284 'position of tibialis posterior groove (RT7-268)' / on_medial_side_of_malleolus '0/2' on_posterior_side_of_malleolus, 285 'fovea capitis (Y75)' / small_and_ insignificant '0/2' 'present_and_well-developed', 286 'femoral head shape (RF6-256)' / spherical semicylindrical cylindrical, 287 morphology_of_femoral_head_articular_surface / restricted_to_femoral_head extends_onto_back_of_femoral_neck, 288 femoral_neck_length / '<=75' '0/2' '>75_<120' '2/4' '=>120', 289 'angle of femoral neck (RF2-252)' / '<60' '0/2' '60-70' '2/4' '>70', 290 'anteroposterior angulation of proximal femur (contains information similar to RF8-258)' / bent_anteriorly not_bent_anteriorly, 291 'triangular depression on medial side of proximal femur (Dagosto and Schmid, 1996)' / absent present, 292 'greater trochanter shape (Y72)' / 'hook-shaped_' '0/2' rounded, 293 crista_paratrochanterica / absent '0/2' present, 294 'relative length of trochanteric fossa (RF9-259)' / '>125 (long)' '0/2' '110-125 (moderate)' '2/4' '<110 (very short)', 295 'intertrochanteric crest (RF10-260)' / absent present, 296 'angle of lesser trochanter (RF3-253)' / 'medial_(0-30_degrees)' '0/2' 'posterior_(>30_degrees)', 297 'gluteal tuberosity (Y74, contains information similar to RF4-254)' / 'present_large' '0/2' 'present_small_and_reduced_to_a_thin_crest' '2/4' absent, 298 position_of_gluteal_tuberosity / proximal_to_lesser_trochanter '0/2' at_level_of_lesser_trochanter '2/4' distal_to_lesser_trochanter, 299 'patellar margin asymmetry (raised and sharply defined lateral patellar margin) (contains information similar to RF12-262)' / absent present, 300 'knee index (contains information similar to RF5-255)' / 100_or_higher '90-99' '80-89' '70-79', 301 'shape of manubrium (Y83)' / sternal_head_elongate_shortened_and_triangular_in_shape, 302 'transpedicular foramina (Y85)' / absent_present, 303 'number of thoraco-lumbar vertebrae' / 17_or_fewer '0/2' 18 '2/4' 19 '4/6' 20 '6/8' 21_or_more, 304 'anterior inferior iliac spine (Y70)' / tuberosity_not_expressed_small_tubercle_present_along_margo_acetabuli 'well-developed_tuberosity_present', 305 'ilium shape (Y67)' / narrow '0/2' markedly_flared, 306 'ischial flaring (Y69)' / absent_present, 307 'ischium/ilium index (Anemone & Covert, 2000)' / '60-70' '0/2' '50-59' '2/4' '40-49' '4/6' '30-39 or <', 308 'pubic bone flaring (Y68)' / absent_present, 309 'tail length (Y86)' / long_tail_reduced_absent, 310 'shape of glenoid fossa (RCr40-222)' / wide_and_biconcave anteroposteriorly_oriented_trough, 311 'postglenoid process (Y25)' / present_absent, 312 'postglenoid process-auditory bulla relationship (Y26)' / not_confluent '0/2' partially_fused '2/4' postglenoid_process_fused_to_lateral_aspect_of_bulla, 313 postglenoid_foramen / present_absent, 314 position_of_postglenoid_foramen_relative_to_postglenoid_process / posterior_to_postglenoid_process '0/2' medial_to_postglenoid_process, 315 'entoglenoid process (RCr41-223)' / indistinct_or_absent '0/2' robust, 316 'position of pyramidal

processes (RCr35-217) / medially_placed '0/2' laterally_placed, 317 'position of the anteriormost point on the palatine/maxillary suture of the palate (Y19)' / medial_to_space_between_M1_and_M2_or_more_posterior '0/2' medial_to_M1_ '2/4' medial_to_the_space_between_P4_and_M1_, 318 'posterior palatine torus (RCr34-216)' / present '0/2' absent, 319 'maxillary-palatine notch' / absent present, 320 'position of the posteromedial edge of the palate in relation to M3 (Y24)' / anterior_to_M3_ '0/2' medial_to_M3_ '2/4' posterior_to_M3_, 321 'shape of medial pterygoid plate (RCr36-218, contains information similar to Y22)' / 'long_medial_pterygoid_plate_extending_one-third_to_one_half_of_the_distance_to_the_anterior_surface_of_the_bulla' '0/2' short_but_distinct_from_lateral_pterygoid_plate_for_its_entire_dorsoventral_extent '2/4' 'medial_pterygoid_plate_entirely_absent_or_reduced_to_a_low_rugosity', 322 'lateral pterygoid-bullar overlap (RCr18-200)' / absent '0/2' abutting '2/4' laminar, 323 'extent of contact between the lateral pterygoid plate and the bullar wall (RCr19-201)' / slight very_extensive, 324 'position of foramen ovale (Y28)' / lateral_side_of_lateral_pterygoid_ '0/2,_or_posterior_to_terminus_of_lateral_pterygoid_ medial_to_lateral_pterygoid_, 325 'central stem of basicranium (D47)' / narrow broad, 326 'choanal shape (D50)' / broad peaked, 327 'basioccipital flange (contains information similar to RCr20-202)' / absent_or_minimal 'present_extensive', 328 'encroachment of auditory bulla on pterygoid fossa (RCr17-199)' / absent present_and_formed_by_the_AAC present_and_formed_by_the_tympanic_cavity '1/2', 329 'shape of external auditory meatus (D38)' / tubular '0/2' not_tubular, 330 'suprameatal foramen (RCr21-203)' / absent 'present_small_and_in_the_posterior_root_of_the_zygomatic_arch' 'present_large_and_above_the_external_auditory_meatus' '0/2', 331 'ascending pharyngeal artery (Y52)' / if_present_is_poorly_developed_present_and_enlarged_, 332 'vascular plexus associated with ascending pharyngeal artery (Y53)' / absent_present_, 333 'relative size of stapedia and promontory arteries (contains information similar to RCr11-193)' / stapedia_and_promontory_of_equal_size_ stapedia_slightly_smaller_than_promontory stapedia_absent_or_highly_reduced_relative_to_promontory 'stapedial_and_promontory_arteries_present_stapedial_larger_than_promontory' stapedia_and_promontory_absent_ '1/2' '1/3', 334 'mediolateral position of posterior carotid foramen (RCr6-188)' / medial_midline_of_bulla_lateral, 335 'rostrocaudal position of posterior carotid foramen with respect to fenestra cochleae (contains information similar to RCr8-190)' / posterior_to_fenestra_cochleae ventral_to_fenestra_cochleae anterior_to_fenestra_cochleae, 336 'ventrodorsal position of posterior carotid foramen relative to fenestra cochleae (RCr7-189)' / dorsal ventral, 337 'position of pathway for internal carotid artery or nerve relative to fenestra cochleae (RCr9-191)' / 'runs_across_ventral_lip_of_fenestra_cochleae_shielding_it_from_ventral_view' does_not_shield_fenestra_cochleae, 338 'presence or absence of canal for internal carotid artery or nerves (RCr13-195)' / absent present, 339 'morphology of promontory canal (RCr12-194)' / open_trough complete_canal absent_, 340 'perbullar pathway for internal carotid artery (RCr4-186)' / absent present, 341 'transverse septum defining caudal wall of anterior accessory cavity (contains information similar to RCr1-183)' / absent 'present_forms_lateral_wall_of_AAC_pneumatized_from_tympanic_cavity' 'present_forms_lateral_wall_of_AAC_pneumatized_from_epitympanic_recess', 342 composition_of_bulla / petrosal entotympanic, 343 'epitympanic crest (RCr48-230)' / absent present, 344 'morphology of annular bridge (RCr16-198)' / linea_semicircularis_or_partial_annular_bridge_formed_on_an_entotympanic_bulla linea_semicircularis_formed_on_a_petrosal_bulla complete_annular_bridge, 345 'position of ventral edge of tympanic bone (RCr14-196)' / intrabullar extrabullar, 346 'parotic fissure (RCr22-204)' / patent closed, 347 'pneumatization of mastoid (from epitympanic recess) (RCr3-185)' / absent 'present_moderately_inflated' 'present_greatly_inflated', 348 'paroccipital processes (Y23)' / absent_ '0/2' 'present_small' '2/4' 'present_well-developed', 349 'emissary foramina on lateral edge of parietals (Y33)' / present_ '0/2' absent_, 350 pattern_of_sagittal_cresting / temporal_lines_converge_on_frontal 'temporal_lines_converge_on_the_parietals_forming_short_sagittal_crest' 'temporal_lines_are_not_confluent_no_sagittal_crest_present' 'sagittal_crest_is_extensive_but_temporal_lines_converge_on_parietals_that_extend_far_rostrally_between_frontal_bones' '0/2', 351 'metopic sutural fusion in adults (RCr31-213)' / absent '0/2' present, 352 'frontal-maxillary contact' / present_ absent_due_to_intervening_lacrimal_absent_due_to_intervening_premaxilla_, 353 'degree of orbital convergence (contains information similar to RCr32-214)' / '>89' '0/2' '90-104' '2/4' '105-119' '4/6' '120-134' '6/8' '>135', 354 'expansion of ethmoturbinals (YIP89)' / no_anteromedial_expansion_ anterior_and_medial_expansion_, 355 'transverse lamina/ethmoturbinal recess' / extensive_transverse_lamina_and_ethmoturbinal_recess_present extensive_transverse_lamina_and_ethmoturbinal_recess_absent, 356 'pronounced interorbital constriction (RCr27-209)' / absent present_below_CN_I, 357 'orbit size (contains information similar to RCr23-205)' / small large hypertrophied, 358 'foramen rotundum (Y12,RCr29-211)' / confluent_with_the_superior_orbital_fissure_present_, 359 'lacrimal foramen morphology (Y11)' / surrounded_by_lacrimal_bone_ 'foramen_lies_on_lacrimal/maxillary_suture_' 'foramen_lies_on_the_lacrimal/maxillary_suture_but_is_primarily_surrounded_by_maxilla_', 360 'position of lacrimal foramen (RCr30-212)' / 'on_rim_or_outside_of_orbit_' inside_the_orbit_, 361 'zygomatic-lacrimal contact (Y6, RCr26-208)' / present_ '0/2' absent_, 362 'lacrimal-palatine contact (RCr28-210)' / contact_present_ 'no_contact_separated_by_a_large_fronto-maxillary_contact_(and_in_some_taxa_a_small_os_planum_of_the_ethmoid)' 'no_contact_separated_by_a_large_os_planum', 363 'ethmomaxillary fissure (Y13, modified following Cartmill 1978)' / no_complete_ethmomaxillary_fissure_present '0/2' complete_ethmomaxillary_fissure_present, 364 'anterior and posterior hiatus of ethmomaxillary fissure (Cartmill, 1978)' / anterior_hiatus_variably_present '0/2' posterior_hiatus_at_least_variably_present '2/4' no_hiatuses_present, 365 'frontal-palatine contact (Cartmill, 1978)' / present '0/2' absent, 366 position_of_sphenopalatine_foramen / within_palatine '0/2' on_ethmopalatine_suture, 367 'infraorbital foramina (Y2)' / one_ '0/2' two_ '2/three_foramina', 368 'position of infraorbital foramina (contains information similar to Y3)' / above_P2 '0/2' above_P3 '2/4' above_P4 '4/6' above_M1, 369 'morphology of zygomatic portion of postorbital bar (Y18, contains information similar to RCr24-25)' / no_postorbital_bar_ slender_and_delicate_ '1/3' wide_and_robust_ contributes_to_postorbital_septum_, 370 'morphology of frontal segment of the postorbital bar (Y17, contains information similar to RCr24-25)' / partial_frontal_process_but_no_postorbital_bar_ slender_and_delicate_ '1/3' wide_and_robust_ incorporated_into_postorbital_septum_, 371 zygomatic_arch_depth / slender '0/2' dorsoventrally_deep, 372 'zygomaticofacial foramen (Y16)' / absent_ '0/2' 'present_small_' '2/4' 'present_large_', 373 'snout length (RCr37-219)' / long_snout short_snout, 374 'maxillary depth (RCr38-220)' / deep shallow, 375 'facial profile (Masters & Brothers, 2002)*' / straight '0/2' dished, 376 'position of anterior palatine foramina relative to incisors (Masters & Brothers, 2002)*' / foramina_sit_behind_first_incisors '0/2' foramina_intrude_between_first_incisors, 377 'rostral projection of premaxilla (Masters & Brothers, 2002)*' / no_extension_of_premaxilla_beyond_anterior_incisors mild_premaxillary_projection 'considerable_projection_forming_a_tubular_anterior_rostrum', 378 'ascending wing of premaxilla (RCr49-231)' / narrow broad, 379 'retia mirabilia of the proximal limb vessels (YIP87)' / absent_present_, 380 'nasal morphology (Y62, contains information similar to R289)' / lateral_cleft_between_medial_and_lateral_nasal_processes_ lateral_cleft_fused_and_rhinarium_covered_with_dry_hairy_skin_, 381 'retinal fovea (Y60, R288)' / absent_present_, 382 'tapetum lucidum (Y59, R290)' / present_absent_, 383 'presence/absence of choriovitelline placenta (Y58, KPL4)' / choriovitelline_placenta_ no_choriovitelline_placenta_, 384 'epitheliochorial vs. hemochorial placentation (KPL1)' / epitheliochorial 'diffuse_hemochorial', 385

'blastocyst attachment (KPL2)' / invasive 'non-invasive', 386 'amniotic cavity (KPL3)' / primordial_cavity_absent
 primordial_cavity_present, 387 'embryonic body stalk (KPL5)' / absent present, 388 'allantois development (KPL6)' / 'large_vesicular'
 rudimentary, 389 ascorbic_acid_synthesis / absent present, 390 trabeculated_anterior_accessory_cavity / absent present, 391 'position
 of chorda tympani relative to m. tensor tympani (Maier, 2008)' / ventral_to_m_tensor_tympani dorsal_to_m_tensor_tympani
 m_tensor_tympani_absent ;

MATRIX

Tupaia_glis

00004044410000000032202042022020261200222001201500000008066430000200424024422021040007441002121000000200240-
 020120002112100-00040201000000000200100-300-
 002000246030310040100000000140010300430242020213440100101022242400012808402101010001300000010001110000100000010
 010100016001022300100311001 {1 3}00040100 {2 4 6}2000000000102004000-
 10001100000011100110000201100000000000400111104010001?000000000102

Absarokius_sp.

10004??2???00?0000222000410220210212004-
 20012025044320008024200122044221235210234400252621120210021????????????????????12?1?022004100000000004126020204-0-
 020210202000402003210000?0????????002020220024??????220004220261224420200101021101000100101110????????????????????
 ???202212??

Abuqatrania_basiodontos

??0????????????????22????22????12004100000?260?2?0002022210022211022022200012020451201020210200????????????????????
 ???0002??
 ???

Adapis_pariensis

10002000001402?0022300024400220004414204-20004440410202266680-0024240524200-
 22224050000-22200210040?204040120421400400121020001400020121000232202020000-
 0000002040400031042040242201??204203302320001024602?0?1530300430070430840112000320101011101111120??01222121001
 10010??010244021002000012001112????????003000220134200100020?620001000?11011403106?0011001??233322100001?????????
 ?0?

Aegyptopithecus_zeuxis

1000202000110220000324---40022216814214-41122423113001002080-0114002011320-
 200032020330-120202100201????????12012613---0042042001020110041210220-000-10000000 {0 2
 4}02100342210140220412??2042023220202121048????06424244400314??40111010020?1220?2011012?????00011102102020011?????
 ??????0?010000021402????????0000021110320-?110020??21211111?0-1110?4208?10?12????164402002001??????????1?

Afradapis_longicristatus

1001?001001102?0020323---40022216814004-20403042220002086680-0022222524300-
 322242500020-230002100221??10400104?12?12613---12004200200010000112000020000-
 400100144040010310314?02224?????????????????????????????????6400024410804????????????????????????????????
 ???4? ?????????????????????

Aframonius_diceides

1?0??0?0?????2?0000322010421220026613014-20323242100001052680-002235-624000-
 424242500010-23000210021????????????????1221000200402020001000412002020000-
 10220012402001011042240120101??
 ?????????????????????????2010??1????????041?00????????????????

Afrotarsius_spp.

????????????????????????????????2020?1????????002?02??12?40244100020024244242200222400064212120210000????????????????
 ?????????????????????20?-
 0?000202206?00410000?????0?0??
 ???

Agerinia_marandati

????????????????????2000?0022020?412013 100002?222020021866633011422-613320-
 222133500200-24001210001?????????????????????????????????0?0?????????02210322100030210404020121121040????
 ???

Agerinia_roselli

????????????????????002?02?400220204414212120004?322010020804613010421-
 613420-422132500220-24001210000 ???
 ???
 ???

Agerinia_smithorum

????????????????????00?00?400220206612014-
 00002021202002062463200142424133224222133400220-24101210000????????????????????????????????????
 ???
 ???

Algeripithecus_minutus

????????????????????22??400220226610--4-00404242020402288510-002046-623220-23324-
 600140-32000210010????????????????221?0202420021020100002??020000-
 200100004021004322201?0??0??
 ???

Allenopithecus_nigroviridis

1001810000?00421020324---42022246814224-42224422002000063080-020402-602020-
 20200-600260-2402-010220124?0402000012010613---0020042000100000040240220-000-
 00200000004000204420440222412004204014442420302120601200164242102000108084001001101121000000102220000001100210
 20200100?00000020220024000201224120060012000001-020202202110000?2121111100-
 1120212080110111220422364402002000?1?1??????1?

Alouatta_seniculus

100000000010022000032223042200-234804204-20444424200000013180-0024220424020-
 322242500020-33020210024120300000020120120110000040032010000100040100200-000-
 002200241040000040201442204120030240144020202012480110002104244400510806211101002001220000111122110000001110210
 102001?022010020022004010220004-030050006000000122220040-1110020002111111100-1112220170110101220-
 00034404002000011?1?1?1?11

Altanius_orlovi

1?0????2????????00???40202026120002200000220000002240430020422424424522022400002612000210000????????????????01??
 ??2200400000000000122020204-0-
 020212204000410000420400?4??
 ???

Amphipithecus_mogaungensis 1?0????0????????????22???22222006812002040203422022000201821022404-
602022520302-600260-31200210020????????????????2????????????????????2??2?????0-
??????0?02??02??2?0200?24??
??
Anchomomys_frontanyensis ??0????????????0000?0102440042225810--2000002?3202020228760200020353424220-
222243500070-14020310010? ??????????????000121?0000040?010101000002?0?010200-
00010020104020011022010????????????????????????????????????210104302704032002011011201020010011100000101????????????????
??
Anchomomys_gaillardi ?????????????????????????20????????????????????????600-0022462424220-22224-600020-
14000210000???02020200-
0000002020402000202040??10??
??
Anchomomys_milleri ??0????4?????2?200032202040020202610--4-2040200-020202280600-022246-622420-22324-
6000?????????0020??
??
Aotus_trivirgatus 10014000001002000032212042400-224704224-422242200000003070-020304-622020-20322-
600060-322--000020124404020010110022110003040021000010000041110020-000-
400000001400020300020424041214311310431210221124401100023002443004116841210101001210000001011211000110110110
20200111400110110020031100110230020071002000000202420020-2100020002011111100-1110222070111111220-
21114402100001?11111111?11
Apidium_moustafai 1?0????0?????2?1000322040412422006812004-000002050230000233711012222011120-
210012031330-02020211210?????????????2?102?0100?0420420002001100012?22020010-
0046002010220024220220??20??
??
Apidium_phiomense 10002010001402200003220424222005812004-0000020501400002218110122202001220-
120012031430-02020211200?????20?????1101121010010420410002000200012222020020-
00460020102200242302320220301??204103122022121212?1???32012443003108084000010202122000020010011100?0????????
?1????1022022004110110123200??00?????????????10?????????2??202?1111?0?11?1?0?2?4?10??12?????13?4?2?0?0????????
Arapahovius_gazini 11028044411440?200102200042220242613010220224023022412041224200122634234235212223500022612100310024??30420????
??2?221?02200400020000004120020204-0-
030412204010400202320300????????????????????????????????????10400?4200?10242402011020211010000000001102?01113320210201001?
??
Arctocebus_calabarensis 101041424112000110342206400222206610--4-20402011020202260680-002222-624410-
22224-600030-22000210000002022000211310221121200200420020100200432002010000-
20000020403000142010120020010050240144204202003216?0211161240444108045244020--1--
00022022011310000?0?0114320201111001?2080102440200101000030030031180006120020012210220-1100010114000?020200-
11202200?1001010220022{1 3}331101121010000?????0?
Arsinoea_kallimos 10010020001402?100032202040222024412004-
200020240422002022430024200202022520202010240-20020210020????????????????????????????????????2200-000-
00000020202200242000000?2??
??
Asiadapis_cambayensis ?????????????????22??400220226811004220202200020118464310021224422215202224400051623111210101????????????
?0200400000000002024020200-
00010000202400100220200?0????????????????????????240004204064806202?00012211020000011101?0????????????
?????001?0002200240??
Azibius_treki ?????????????????????????2?0?6?10--200040222020202258520-002246-623200-22324-600220-
32000210010????????????????12?????0200400022020200612402020000-
0020002020002022002020020????????????????????????????????????22?0040202?04????????????
??
Bahinia_pondaungensis 1?000000001204?1000322020?002222?810--4-
20002022000001464441022000442202?????????????0?4222020210010?????????????010012212010000040002000?000?1220220-400-
00000004020312420????0?4??
??
Biretia_fayumensis ??0????0????????????22??40022202??12004-
200030240?1000052522101221123220212201222320240-30020210011?????????????????????0420420001000200212?0?010000-
000400200022002402????0??
??
Biretia_megalopsis 1?0????0????????0???22020400222026813104-
20013?1402200007?53310122222221212102212220351230020210020?????????????????0??12??????420001001200212202020000-
00340020002200241320020??2??
??01????????????
Branisella_boliviana 1?0????0001?02110?032202042220-226404224-4?022422012000000060-0204040422020-
203220500260-02021210020?????????????1??12????024002020002000001100200-000-
0030002000210022200002??4??
??
Caenopithecus_lemuroides ??0????????????????2200040022226612004-20200042022000082680-0024222524200-
222244400220-22000210042?????????????????????000?400020001000212002020000-
200200244040210220220402??2??
??0????????041?22????????
Cantius_abditus 10000002201202?00?03000020400220224612002120122022200001064083300213544423225322234500102633200410021????????????200

?00121002400401020101010412202120000-
 04420021402000030021020002201?????42?302400?40004?????3402042?0450?526000010010002010001000100110?????33?0?0?????????
 ??????0440?000?????0211?????????00?000?????2????1?000????320001000?1??1?????????01?????????03?????????1?????????????
 Cantius_ralstoni ??????????????????????000??400220224613004-
 201220220000005228430020354422245223224400112632202410022????????????????????????????????????24004000200010004023022204-0-
 04420020402040030221020????????????????????????????????????4220??04504?2600001101020102000001110011?101?????????????????????
 ???
 Carpolestes_simpsoni 1?02804441004002001024-----10--4000400242022{1 3}200885040002046-
 623124422022-60000261400041002010400042-1420----1221000422402002020212202600020200-
 02041220402030000022040002401??0040003020200200444??01?202020240041080640210002000230000011110110000000020012100
 2?0000?26020004002014210000000403???1000000020020003?20000?021??01?10000?0??00?1000?0010021??0?03?0?0201?????????
 ?0?
 Catopithecus_browni 1000101000100220000324--20022220571422214022342211100003318210114000222010-
 200220210150-1202141002012210400002012010613---0220040001020000041220210-200-
 000000003021202422202020202?????03322020202102????????4413244400413????????????????????????000111?210202001?????
 ??????2002{1 3}100000204?????????0000022?21?????1?0?20??20211???????111??12?6??10??12?????03440210?001?????????????
 Cheirogaleus_major 101041424112000110342205141020-116611004-20432{1 3}20311400042360-002403-624320-
 20323-600050-3322021002202410420100214100212212000042000010000010200100-4-0-
 003000201030400422300200000155320440010142024100431?101122030413028042242121210022011200100011001301010112321210
 2210010226020244010003{1
 3}002011006100400001001221032200100020114100002000010101220020001010010400051102010201?000000000?0
 Darwinius_masillae 1?0??0200?0?????22?0????????????????????????????????????0?????480-002220-624320-42022-
 6000?????????0030??????02?????????12????????????????????????????????2?020000-
 ?000000?4?????420?????20?0022?4?0?2?2?????????0?4?0?00?0????????????4?????1??10?????????????????10?????????????????224010?????????
 ??????2????0020?2?0??1?????????041100?????????????????????
 Djebelemur_martinezi ??????????????0?20?002202040022022810--4-00202022020200282600-022246-624220-20222-
 600040-22200210020?????????0?0?0?12?????2200400000000000022020204-0-
 000000010204102202200?0????????????????????????????????1200041402804??
 ???
 Dolichocebus_gaimanensis 1?00?00??140220?0032202?4?220-02??04204-20??4?2200?0002?28210224220402220-
 2030204312?????????10020?2?2020?00??2?122?211?00220202100200210011042?20000-
 2000000000000420422?2????????????????????????????????42022?4?02412??
 ??????????????????????0?????2?2??0?1?0020??20211111?0-1110????4??10?122?????044?210??0????????????????
 Donrussellia_gallica
 ??????????????????????????????????????1200212020?122?0?0008?624300204644243242202244000?2112200210020????????????????????????
 ?00020000000212?0?0204-0-
 000100203020400320??
 ???
 Donrussellia_provincialis ??0????0????????????00??420220202612004-
 20111043200000086624300203644241234211224400012413200210020?????????????????????????????0200000000212?020204-0-
 012200202020400010200200?0??
 ???
 Dyseolemur_pacificus
 10006?20?1?00?0000?220?4?022020?6120021202202224212022024120222044244042220224400302212000210043?2220040-
 00?10?042123102220400020000200012000020220-
 023400204010201300200200??
 ???
 Eosimias_centennicus
 11000000001004?0000322000400222205212002020000012022212044604300202024242243220223400024210220210000?????????????????
 2??????2200?0002000?00041?0200-4-0-
 000000204?0041?400?????040401????????????????????????????2202212402414??
 ???
 Europolemur_dunaifi
 ??????????????????20004204?22??14002120202?422?000208?6811002?352424220????????????????????????????????????210012004
 02020101000412102020010-
 00010000104000012041120??
 ???
 Europolemur_klati 1?000002001002?0020320?00420220206812004-2020202-00000086680-002224-624220-
 22222-600220-22000210020??400400204?14?0?21121002?00400020001000412402020000-
 000000004020002300420200??202????????????????????????????????00040200??220??010?20?1??0?0?0?1?1????????????????
 ?????????????????????0?????0?2????????????????????????????2?????????????????310????????????????????
 Galagoides_demidoff 1010414241120001103422050301222215813104-30004440232400053500-022010-624020-
 21022-600030-
 1201021001000000120001114101211212022204001020202026322010200241200222000200100402201001000146400420010242022000
 421210114101042102802080202011011001121012002110230211112321212210010208120132002210311204002010005110600001001
 2410121011000201140000020200-11202200010110101200210311010112200000000000?0
 Galago_moholi 1010414241120001103422040420322204812004-20014440422400066420-022000-624020-
 21022-600040-
 1100021000000000200002141002112102010040010202020063210102001421001012010200100402100001000166410440010242022112
 4011101161000421027010823020100022011210120021102312110112321212210010218121132002210311204002010005000600002000
 24001420?100020114000?020200-112022000101?10120021112000102000000????????0?
 Hemicodon_gracilis 110160?43?1320?20??122000400220224814224-
 40224002222020404643102221242442444222240022222000310024?????????????2?200212??12201400020000000212012130220-
 022411204020201000340300?????????????02020220024?????1310003220261002600001101121010000011100020001133212102210

02360020404000002221200422?1???204400002020220024?2????????????????????????????????20102102????????000??1100????????????????????????????????
 ??????????012?40000??
 Myanmarpithecus_yarshensis ????0??
 600200-32000210022??40202000??
 002000002040200202400200?4??
 ???
 Nannopithecus_abderhaldeni 11028142411440?2000024---40020-200012004-200000220444200442241002222-
 624322220023-600200-22200210020??40????42?4000613---00200420000000004122000204-0-
 010212204020400000220200020?1??
 021????12????4-????10????????00?04??
 Nannopithecus_raabi 11028042411440?2000024---40020-200002004-200220220444200442240002226-
 62442222022-60022232120210021?440?42??0214004613---00200420100000004122000204-0-
 02021120402040000022020??
 ???
 Necrolemur_spp. 11028?4241?440?0001024---40020-224814204-2022202214441202024430024222523400-
 220222500220-322204100240240??42??21?0??61121?00400402120000200422201121000-
 03240020404000210220020042001?2??
 ???302210?004201200124-?0?????????1020220?0042410111202??100011100?120010?1202??1102021????131?P000001??????????0?
 Nievesia_sossisensis ???41022?22??11004-10002?220?0001188620-0120233424220-
 222244400040-
 12000210020??0000000000002??2?10?00?000100201040200020210?0????????????????????????????????
 ???
 ?????????????????????????????????
 Nycticeboides_simpsoni ?????????????????????????????????22060400222204610--4-2020202222000280240-022222-624020-2222-
 600000-
 12000210020????????????????420021221?222004020000000041200202002222000000402000004022020??4????????????????????????????
 ???
 ?????????????????????????????????0?
 Nycticebus_coucang 1010414241120001103422060400222204410--4-2000200?022000260480-022222-624020-
 22222-600250-20020210020004102200011420021221442200402000000100212000020020-
 20000020402000214220000020001006024114101420202342610211144230444107046083110--1--
 200220220113100001010114320201110010206000244022010110004004-031180016020040212210040-210000114001?020200-
 1110241051011020122011233222112010100000000010?
 Oligopithecus_rogeri
 ??0?????????420?003?????0022?206814222240224?222?200008?48200004000223021?200200210160-
 120202100?0?????????????2?1?????????240040000020?000412?0?20-
 3010000000000203004202000??
 ???
 Oligopithecus_savagei ????0????????????????????????????????1000324---20022206814222240002?222200002208210004000222020-
 2001004100?????????0020???0????????????????????????420???0002??2004??0?20-200-
 ?000000?00???440?2????4?2??
 ???
 Omomys_sp. 11027032210420?0000222000400220246812004-
 2022402200020205444430022003524222200223500122212200210020?2?????0??210??2?122100220040001000000012412220200-
 000211203022200400420100?0????????????????????????????????????31001323024100464021110112110100000011121120????????????
 1022?0?0004?0?4?00110??10?0?2?????????????????01?2??000001100?1?01?22?2??2?202?2?????1?P0000?????????????0?
 Otlemur_crassicaudatus 1010414241120001103422060420222206812004-20024440412200086680-022011-624020-
 21122-600160-
 22010210010001000200002142002112124210041010202020163230101001421000002000200422001000120144400440001242022001
 421?101143000412070406220201000220112101200210023021?01143212112210010216120230022210311203001110005100600001001
 2300120-11000201140000020200-11202200510110101201210120001000000000?????00
 Pan_troglydites 1002400000140420020324---411022226814224-42224422104000021280-0204004400020-
 200024221240-12020210223124204020020120?2613---0040042000000100041100020-000-
 200000000400001202022020?12064024014412420240104820200164242244003128084121000120112100001120112100010002110210
 0120010043010002022004010000124-031000206020041-22020420-0100000002121111100-1120222080100{0
 1}1122042215440210000011111?111011
 Parapithecus_fraasi 2-0--?000????2?000032202042222004612004-00000204004000046280-0224222002220-
 020022020440-
 00020210220????????????2??
 ???
 ?????????????
 Parapithecus_grangeri 3-0-----2?0000322020421422205712013?0000040?014000014080-0114112102120-
 110012120440-000202102101??????????2121?021110000400420002001000412300122000-
 004400203031002322020102?23?????04?0212202222122??????3200242?00210????????????????????????????????
 ?????????????????????????0020002221204121?0020?20211111??-1?10?02?2?10?12?????034404100000????????????0?
 Periconodon_huerzeleri ??????????????????????????????????????10--20001122420??020805403002?323424220-
 222244400020-
 24101210000??3?22001010000002040?2002110??????0????????????????
 ???
 ?????????????????
 Perodicticus_potto 1010414241100001113422060400311203311004-20202011000000180660-012211-600020-
 21202-600280-
 311202100200011030000411410021221440100320000000004120010102112100000000302031421000100020102600420100132020033
 4610211142230444107047064010--1--

wts 0.5: 5 7-9 12-14 18 21-23 24-28 30-35 37-40 42-53 55-61 63-67 69-75 77 78 80-83 86-88 91-93 95 98-100 102-104 106-107 111-112
114 117-118 123-131 133 135-136 138 140-141 144-157 159-162 164-166 168-180 183-187 189 191 193-197 199-200 202-204 211-218
220 221 223-227 236 244 260 275 276 281-282 284-285 288-289 292-294 296-298 303 305 307 312 314-318 320-322 329 348-349 351
353 361 363-368 371-372 375-376;

ctype irrev: 21;

ctype irrev: 22;

ctype irrev: 119;

ctype irrev: 120;

loadconstr file = Supplemental_Data_S2.tre asbackbone = yes;

set /increase = auto;

END;

Data S2. Constraint tree used for the phylogenetic analyses

```

#NEXUS

BEGIN TAXA;
  DIMENSIONS NTAX = 16;
  TAXLABELS
    Cheirogaleus_major
    Microcebus_murinus
    Lepilemur_mustelinus
    Propithecus_spp.
    Lemur_catta
    Varecia_variegata
    Loris_tardigradus
    Nycticebus_coucang
    Arctocebus_calabarensis
    Perodicticus_potto
    Galago_moholi
    Galagoides_demidoff
    Otolemur_crassicaudatus
    Tupaia_glis
    Saimiri_sciureus
    Tarsius_bancanus
  ;
ENDBLOCK;

BEGIN TREES;
  TRANSLATE
    1    Cheirogaleus_major,
    2    Microcebus_murinus,
    3    Lepilemur_mustelinus,
    4    Propithecus_spp.,
    5    Lemur_catta,
    6    Varecia_variegata,
    7    Loris_tardigradus,
    8    Nycticebus_coucang,
    9    Arctocebus_calabarensis,
    10   Perodicticus_potto,
    11   Galago_moholi,
    12   Galagoides_demidoff,
    13   Otolemur_crassicaudatus,
    14   Tupaia_glis,
    15   Saimiri_sciureus,
    16   Tarsius_bancanus
  ;
  TREE * 1= (14,(15,16,((3,4,(1,2),(5,6)),((7,8),(9,10)),(11,12,13)))));
ENDBLOCK;

```

Data S3. List of synapomorphies of different nodes specified in Fig. 9

Node 1:

Character nr.	Character description	Change
68	m1 cristid obliqua terminus	6 ==> 2
72	m1-2 hypocristid development	4 ==> 3
94	position of hypoconulid on m3	0 ==> 1

Node 2:

Character nr.	Character description	Change
60	m1 area	4 ==> 6
66	m1 trigonid height (ratio of trigonid height to talonid height)	1 ==> 2
73	m1-2 buccal cingulum development	2 ==> 3
151	m1-2 hypocone position	0 ==> 2

Node 3:

Character nr.	Character description	Change
33	p3 entoconid and lingual talonid crest	2 ==> 0
39	mesiodistal position of p4 metaconid with respect to protoconid	0 ==> 1
50	p4 hypocristid shearing development	0 ==> 2
52	lower premolar inflation	0 ==> 2
66	m1 trigonid height (ratio of trigonid height to talonid height)	2 ==> 4
81	position of entoconid relative to hypoconid on m2	2 ==> 3
91	m3 trigonid width (based on relative buccolingual breadths)	2 ==> 4

Node 4:

Character nr.	Character description	Change
22	p2 roots/presence	0 ==> 2
35	p3 area/p4 area	5 ==> 4
40	p4 paraconid size	4 ==> 3
64	m1 premetacristid	0 ==> 1
70	m1 hypoconulid size	4 ==> 6
83	m2 hypoconulid size	4 ==> 5

ANNEX II.

MATERIAL SUPLEMENTARI EN LÍNIA DE L'ARTICLE

“NEW DENTAL AND POSTCRANIAL MATERIAL OF *AGERINIA SMITHORUM*
(PRIMATES, ADAPIFORMES) FROM THE TYPE LOCALITY CASA RETJO-1
(EARLY EOCENE, IBERIAN PENINSULA)” (APARTAT 3.4)



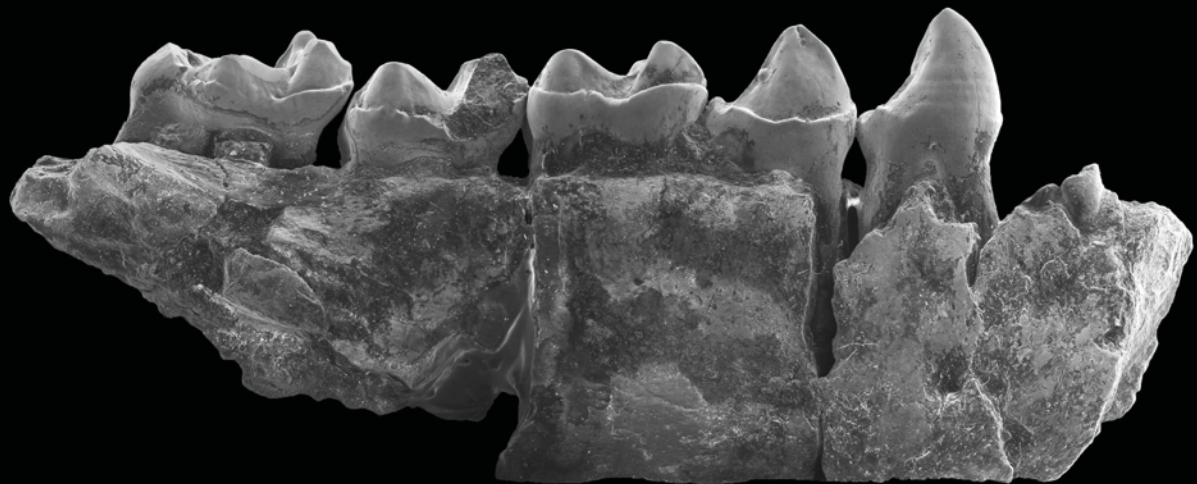


Aquest apartat (pàgines 253-267) correspon al material suplementari en línia corresponent a l'article:

Femenias-Gual, J., Marigó, J., Minwer-Barakat, R., Moyà-Solà, S., 2017. New dental and postcranial material of *Agerinia smithorum* (Primates, Adapiformes) from the type locality Casa Retjo-1 (early Eocene, Iberian Peninsula). *Journal of Human Evolution*, 113:127-136.

Aquest pot consultar-se en el següent enllaç:

<https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1766478>



Institut Català de Paleontologia
Miquel Crusafont

Departament de Paleoprimateologia i Paleontologia Humana

UAB

Universitat Autònoma de Barcelona
Facultat de Ciències

Departament de Biologia Animal, de Biologia Vegetal i d'Ecologia