



**Paleoecología del género *Anchitherium* von Meyer, 1834
(Equidae, Perissodactyla, Mammalia) en España:
evidencias a partir de las faunas de macromamíferos**

***Paleoecology of the genus *Anchitherium* von Meyer, 1834
(Equidae, Perissodactyla, Mammalia) in Spain:
evidence from macromammal faunas***

**Manuel Hernández Fernández^{1,2}, Manuel J. Salesa², Israel M. Sánchez²
y Jorge Morales²**

Resumen: En el presente trabajo se interpreta la paleoecología y evolución del équido *Anchitherium* VON MEYER, 1834 por medio del análisis multifactorial (análisis de componentes principales, análisis discriminante) de las faunas de macromamíferos del Ramblense-Vallesiense inferior de la Península Ibérica. El análisis conjunto con faunas tropicales y subtropicales actuales permite inferir algunas de las características ambientales (temperatura, estacionalidad térmica) bajo las cuales se desarrollan dichas comunidades del Mioceno. Los resultados obtenidos también muestran la posibilidad de interpretar el bioma de una localidad en función de su fauna de macromamíferos, pudiéndose inferir la presencia en el Mioceno ibérico de laurisilvas, bosques tropicales y sabanas. Se observa una relación entre el tamaño relativo de la dentición respecto al tamaño corporal de *Anchitherium* y las variaciones en la temperatura. Las poblaciones que ocupaban ambientes térmicamente más estacionales presentaban una dentición relativamente mayor respecto al tamaño corporal que las habitantes de ambientes menos estacionales. Esto podría estar relacionado con un menor consumo de frutos determinado por una disminución en la disponibilidad anual de los mismos en las zonas con mayor estacionalidad térmica y un aumento en el consumo de follaje, menos nutritivo. La abundancia relativa de *Anchitherium* en los yacimientos parece determinada principalmente por las condiciones de temperatura, siendo más abundante cuanto menor es esta. Este hecho podría estar relacionado con las condiciones ambientales que los Anchitheriinae tuvieron que superar para atravesar Beringia antes de alcanzar Eurasia. Se estudian los biomas ocupados por cada especie de *Anchitherium*. Los dos clados propuestos por SÁNCHEZ *et al.* (1998) muestran un comportamiento similar. Especies más o menos ubiquestas y adaptadas a ambientes forestales densos dan lugar a especies más derivadas y adaptadas en mayor medida a los ambientes con una estación seca (bosques tropicales y sabanas), predominantes en la Península Ibérica durante el período estudiado. Este proceso es más acusado en el segundo linaje que en el primero. Durante la zona MN 6, una especie ubiquesta, el inmigrante nortño *A. hippoides* entra en la península y sustituye a las especies presentes hasta el momento. Este proceso se relaciona con un progresivo aumento de la humedad ambiental que provocaría una reorganización de la fauna. Finalmente se expone un escenario ambiental para la evolución de *Anchitherium* en España. En él se muestra la relación de alternancia existente entre Equidae y Rhinocerotidae como grupo faunístico dominante durante el Mioceno.

Palabras clave: Mioceno, Ramblense, Aragoniense, Vallesiense, Península Ibérica, Europa, Francia, Comunidades de Mamíferos, Paleoclimatología

Abstract: The paleoecology and evolution of the equid *Anchitherium* VON MEYER, 1834 is studied in this paper by means of multifactorial analysis (principal components analysis, discriminant analysis) of the Ramblian-lower Vallesian large mammal faunas from the Iberian Peninsula. Joint analysis of subtropical and tropical recent faunas and Miocene faunas allow the establishment of several environmental characteristics (temperature, thermal seasonality) of the ecosystems of those Miocene communities. Our results indicate that it is possible to infer the biome of a locality based on its macromammal fauna. It has been able to infer the presence in the Iberian Miocene of temperate evergreen forests, tropical deciduous forests and savannas. A relationship is observed between the relative size of the

¹ Departamento y UEI de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas (UCM) e Instituto de Geología Económica (CSIC). Ciudad Universitaria. 28040 Madrid, Spain. E-mail: hdezfdz@geo.ucm.es

² Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, c/ José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain. E-mail: M.J.S., mcns188@mncn.csic.es; I.M.S., mcnm189@mncn.csic.es; J.M., mcnm166@mncn.csic.es

dentition regarding the corporal size in *Anchitherium* and the temperature variations. Populations that occupied more thermally seasonal environments presented a relatively bigger dentition regarding their corporal size than the non-seasonally environment inhabitants. This could be related with a diminished consumption of fruits caused by a lesser fruit availability in the more thermal seasonality areas, and a higher consumption of leaves, less nutritive than fruits. The relative abundance of *Anchitherium* in the fossil local faunas seems mainly settled by temperature, being more abundant in faunas from colder fossil sites. This fact could be related with the environmental conditions that Anchitheriinae had to overcome to cross Beringia before reaching Eurasia. Biomes occupied by each *Anchitherium* species are studied. The two clades proposed by SÁNCHEZ et al. (1998) shown a similar behaviour. More or less ubiquitous species, adapted to dense forest environments, are substituted by more derived species adapted to ecosystems with a dry station (tropical deciduous forests and savannas), the predominant biomes in the Iberian Peninsula during the studied period. This process is more pronounced in the second lineage than in the first one. Another ubiquitous species, the northern immigrant *A. hippoides* come into the Iberian Peninsula in MN 6 zone and replace the rest of species. This process is related with the progressive increment in environmental humidity causing a faunal reorganization. Finally an environmental scenario for the evolution of *Anchitherium* in Spain is exposed. An alternation relationship as faunal dominant group during the Miocene between Equidae and Rhinocerotidae is shown.

Key words: Miocene, Ramblian, Aragonian, Vallesian, Iberian Peninsula, Europe, France, Large Mammal Communities, Paleoclimatology

INTRODUCCIÓN

Los depósitos continentales del Mioceno inferior y medio de la Península Ibérica han proporcionado una gran cantidad de yacimientos con grandes mamíferos, en los cuales uno de los géneros más frecuentes es el équido tridáctilo *Anchitherium* VON MEYER, 1834. Tradicionalmente los restos europeos de este género habían sido asignados a una única especie, *A. aurelianense* (CUVIER, 1825). No obstante, se definieron algunas nuevas especies para restos españoles: *A. ezquerrae* (VON MEYER, 1844), *A. sampelayoi* (VILLALTA & CRUSAFONT, 1945) y *A. corcolense* (ÍÑIGO, 1997). Recientemente, tras determinar la existen-

cia de una variabilidad morfométrica significativa en los restos de este género dentro de la Península Ibérica (ALBERDI & BONADONNA, 1988; SALESA *et al.*, 1997), la sistemática del género en España ha sido revisada (SÁNCHEZ *et al.*, 1998), proponiéndose la existencia de una serie de nuevas especies (Tabla 1). Este último trabajo ha supuesto un cambio radical en la concepción de la historia evolutiva de este género. En él se propuso una radiación adaptativa en la Península Ibérica que daría lugar a diferentes especies, agrupadas en dos clados que se sucedieron en el tiempo.

Los estudios paleoecológicos basados en équidos han sido relativamente abundantes. Como ejemplo

Especie	Abr.	Yacimientos ibéricos	Yacimientos franceses
<i>A. alberdiae</i> SÁNCHEZ <i>et al.</i> , 1998	alb	La Hidroeléctrica (cf.) Paseo de las Acacias	
<i>A. aurelianense</i> (CUVIER, 1825)	aur	Ágreda (cf.) Buñol Rubiños de Mora-1	Artenay Chilleurs-aux-Boix
<i>A. corcolense</i> ÍÑIGO, 1997	cor	Córcoles	
<i>A. cursor</i> SÁNCHEZ <i>et al.</i> , 1998	cur	Alhambra-Túneles Somosaguas (cf.)	
<i>A. ezquerrae</i> VON MEYER, 1944	ezq		
<i>A. hippoides</i> LARTET, 1851	hip	Arroyo del Val Paracuellos 3 (cf.) Toril 3	Pontlevoy Sansan
<i>A. matritense</i> SÁNCHEZ <i>et al.</i> , 1998	mat	Estación Imperial Puente de Vallecas	
<i>A. parequinum</i> SÁNCHEZ <i>et al.</i> , 1998	par	El Terrero	
<i>A. procerum</i> SÁNCHEZ <i>et al.</i> , 1998	pro	Paracuellos 5	
<i>A. sampelayoi</i> VILLALTA & CRUSAFONT, 1945	sam	Nombrevilla 1	Doué-La-Fontaine

Tabla 1.- Especies de *Anchitherium* presentes en la Península Ibérica y yacimientos en los que aparecen que han sido utilizados en este trabajo. Sobre *A. hippoides* véase el Apéndice 1.

Table 1.- *Iberian Anchitherium species and studied local faunas in which they appear. For A. hippoides see Appendix 1.*

Sigla	Cuenca	Yacimiento	Biozona	MN	Especie	Riqueza	Referencias
CLL	V-P	Can Llobateras	I	9	-	R	1
CPO	V-P	Can Posic	I	9	-	N	1
PED	C-T	Pedregueras	I	9	-	P	2
CBB	V-P	Castell de Barberà	H	9	-	N	1
HPS	V-P	Hostalets Pierola Sup.	H	9	-	R	2, 3, 4, 5
NO1	C-T	Nombrevilla 1	H	9	sam	R	1
VFU	D	Valles Fuentidueña	H	9	-	R	1, 6
HPI	V-P	Hostalets Pierola Inf.	G	7/8	-	N	1
MON	D	Montejo de la Vega	G	7/8	sp	N	7, 8, 9
NO2	C-T	Nombrevilla 2	G	7/8	sp	P	1
OTE	D	Cerro del Otero	G	7/8	sp	R	1
TO3	C-T	Toril 3	G	7/8	hip	R	10
MOE	M	Moraleja de Enmedio	G	6	sp	N	1, 11
PA3	M	Paracuellos 3	G	6	hip	R	1, 11
AVA	C-T	Arroyo del Val	G	6	hip	R	1
ATU	M	Alhambra-Túneles	F	6	cur	R	11
PA5	M	Paracuellos 5	F	6	pro	R	11
HE1	M	Henares 1	F	6	sp	P	11
SOM	M	Somosaguas	E	5	cur	N	12, 26
PVA	M	Pte. Vallecas	E	5	mat	R	11
TOR	M	Torrijos	Dd	5	sp	R	3, 4, 5, 13, 14, 15
EST	M	Estación Imperial	Dc	5	mat	N	11
ACA	M	Po. Acacias	Dc	5	alb	R	11
MOR	M	Moratines	Dc	5	sp	P	11
HID	M	La Hidroeléctrica	Dc	5	alb	N	11
TER	C-T	El Terrero	Dc	5	par	N	26
RET	L	La Retama	Db	5	cas	R	16
TAR	E	Tarazona	Db	5	sp	R	3, 4, 5, 15, 17
BUÑ	V	Buñol	C	4	aur	R	3, 4, 5, 15, 18
COR	L	Córcoles	C	4	cor	R	19
ART	C-T	Artesilla	C	4	sp	R	3, 4, 5, 15, 18
RUB	R-M	Rubielos de Mora 1	A	3	aur	P	20
AGR	C-T	Ágreda	A	3	aur	P	3, 4, 5, 18
LO1	L	Loranca 1	Z	2	-	R	16
DLF	Fr	Doué-La-Fontaine		9	sam	N	21
TOU	Fr	Tournan (Simorre)		7/8	sp	R	22
SAN	Fr	Sansan		6	hip	R	23, 24
PON	Fr	Pontlevoy		5	hip	R	25
ARY	Fr	Artenay		4	aur	R	25
CHI	Fr	Chilleurs-aux-Boix		3	aur	N	25
LAU	Fr	Laugnac		2	-	N	23

Tabla 2.- Yacimientos utilizados en este trabajo. Cuenca: C-T, Calatayud-Teruel; D, Duero; E, Ebro; Fr, Francia; L, Loranca; M, Madrid; R-M, Rubielos de Mora; V, Valencia; V-P, Vallès-Penedès. Biozona local: según VAN DER MEULEN & DAAMS (1992), CALVO *et al.* (1993) y ALCALÁ *et al.* (2000). MN: zonas de mamíferos del Neógeno según DE BRUIJN *et al.*, (1992) y CALVO *et al.* (1993). Especie: según Tabla 1; sp, especie indeterminada; -, ausencia. Riqueza: R, rico, > 1000 restos; N, normal, 1000 > restos > 100; P, pobre, 100 > restos. Referencias: 1, MORALES *et al.*, 1999a; 2, ALBERDI, 1974; 3, AZANZA *et al.*, 1997; 4, VAN DER MADE, 1997; 5, NIETO *et al.*, 1997; 6, ALBERDI, 1981; 7, MAZO *et al.*, 1998; 8, MAZO *et al.*, 1999; 9, CERDEÑO, 1999; 10, ÁLVAREZ SIERRA *et al.*, este volumen; 11, SORIA *et al.*, 2000; 12, LÓPEZ MARTÍNEZ *et al.*, 2000; 13, AGUIRRE *et al.*, 1982; 14, MORALES *et al.*, 1993; 15, CERDEÑO & NIETO, 1995; 16, MORALES *et al.*, 1999b; 17, ASTIBIA *et al.*, 1981; 18, VAN DER MADE & MORALES, 1999; 19, ALFÉREZ *et al.*, 1999; 20, MONTOYA *et al.*, 1996; 21, GINSBURG *et al.*, 1979; 22, GINSBURG, 1974; 23, DE BRUIJN *et al.*, 1992; 24, GINSBURG & BULOT, 2000; 25, GINSBURG, 1990; 26, datos inéditos.

Table 2.- Fossil sites used in this work. Basin: C-T, Calatayud-Teruel; D, Duero; E, Ebro; Fr, France; L, Loranca; M, Madrid; R-M, Rubielos de Mora; V, Valencia; V-P, Vallès-Penedès. Local biozone: after VAN DER MEULEN & DAAMS (1992), CALVO *et al.* (1993) and ALCALÁ *et al.* (2000). MN: mammal Neogene zones after DE BRUIJN *et al.*, (1992) and CALVO *et al.* (1993). Species: as in Table 1; sp, indetermined species; -, absence. Richness: R, rich, > 1000 rests; N, normal, 1000 > rests > 100; P, poor, 100 > rests. References: See above.

Nº	Bioma	Localidad	País	Referencias fauna
21	V	Nueva Orleans	EEUU	HALL, 1981
24	V	Foochow	China	CORBET & HILL, 1992
25	V	Kagoshima	Japón	CORBET, 1978
38	II/III	Zinder	Niger	KINGDON, 1971-1982; NOWAK, 1991; DORST & DANDELLOT, 1973
39	II/III	Voi	Kenia	KINGDON, 1971-1982
40	II/III	Jaipur	India	CORBET & HILL, 1992
42	II	Ziguinchor	Senegal	KINGDON, 1971-1982; NOWAK, 1991; DORST & DANDELLOT, 1973
43	II	Moundou	Chad	KINGDON, 1971-1982; NOWAK, 1991; DORST & DANDELLOT, 1973
44	II	Mtwara	Tanzania	KINGDON, 1971-1982
45	II	Patna	India	CORBET & HILL, 1992
48	I	Kribi	Camerún	KINGDON, 1971-1982; NOWAK, 1991; DORST & DANDELLOT, 1973
49	I	Yangambi	Zaire	KINGDON, 1971-1982; NOWAK, 1991; DORST & DANDELLOT, 1973
50	I	Medan	Indonesia	CORBET & HILL, 1992

Tabla 3.- Faunas actuales utilizadas en este trabajo. Para las características de dichas faunas véase HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ (2001b). Nº: los números de las localidades actuales se corresponden con los de HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ (2001b). Bioma según la tipología de WALTER (1970): V, laurisilva; II/III, sabana; II, bosque tropical decíduo, I, pluvisilva.

Table 3.- Recent faunas used in this work. For their characteristics see HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ (2001b). Nº: after HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ (2001b). Biome after WALTER'S (1970) typology: V, temperate evergreen forest; II/III, savanna; II, tropical deciduous forest, I, tropical rain forest.

puede citarse la revisión realizada por MACFADDEN (1992) así como otros trabajos (EISENMANN & GUÉRIN, 1984; ALBERDI & BONADONNA, 1988, 1990; FORSTEN, 1988, 1991, 1993, 1996; ALBERDI *et al.*, 1995a, 1995c, 1998; EISENMANN, 1995, 1998; BERNOR *et al.*, 1996; CALOI, 1997; MACFADDEN & SHOCKEY, 1997; MACFADDEN *et al.*, 1999). No obstante, los Anchitheriinae eurasiáticos apenas habían recibido atención. Los primeros trabajos sobre la paleoecología de *Anchitherium* (FORSTEN, 1991; ÍNIGO, 1995) determinaron que la variabilidad existente en este género en el tamaño de la dentición estaría asociada con las variaciones en la vegetación, que a su vez obedecían a las diferencias climáticas entre las distintas áreas y períodos en que aparecen estos équidos. Recientemente, SALESA *et al.* (2001) han analizado la evolución de *Anchitherium* en España relacionándola con las condiciones paleoclimáticas inferidas para el Ramblense y el Aragoniense en función de las faunas de roedores de la cuenca de Calatayud-Teruel (VAN DER MEULEN & DAAMS, 1992; ALCALÁ *et al.*, 2000).

En el presente trabajo se estudian, por medio de

análisis multivariante, las faunas de macromamíferos del Ramblense, Aragoniense y Vallesiense inferior de la Península Ibérica, comparándolas con faunas actuales de ambientes tropicales y subtropicales análogos a los que se podrían haber encontrado en España durante aquellos períodos (SANZ DE SIRIA CATALÁN, 1985; GREGOR, 1990; BARRÓN *et al.*, 1996; BARRÓN & DE SANTISTEBAN, 1999). El objetivo perseguido es interpretar la evolución del grupo por medio de (1) la inferencia del ambiente de los yacimientos estudiados y (2) la relación de éste con los caracteres morfológicos de las diferentes especies de *Anchitherium* y su abundancia relativa en los mismos.

MATERIAL Y MÉTODOS

FAUNAS UTILIZADAS

Se han recopilado los listados faunísticos de 34 yacimientos españoles de macromamíferos, repartidos temporalmente desde el Ramblense al Vallesiense.

se inferior (zonas MN2-MN9 *sensu* DE BRUIJN *et al.*, 1992), cubriendo todo el rango estratigráfico de *Anchitherium* en la Península Ibérica (SÁNCHEZ *et al.*, 1998), así como las zonas locales (DAAMS *et al.*, 1999a) justo anterior (Z) y posterior al mismo (I). También se han estudiado 7 yacimientos franceses de este mismo lapso temporal (Tabla 2). Los yacimientos utilizados han sido seleccionados por poseer una fauna suficientemente representativa. A pesar del escaso número de restos de macromamíferos que ha brindado, también se incluyó el yacimiento de Ágre-da (Ramblense superior) por constituir el primer registro del género en la Península Ibérica.

Por otro lado, se han recopilado los listados faunísticos actuales de 13 localidades distribuidas por los reinos Holártico y Paleotropical (Tabla 3). No se han utilizado localidades neotropicales para evitar los sesgos que pueden introducir en un estudio ecológico por la peculiar estructura de sus comunidades de mamíferos debida a la historia biogeográfica de estas faunas, en particular debido al "Gran Intercambio Biótico Americano" cuyo apogeo se produjo durante el Plio-Pleistoceno al conectarse las masas continentales de Sudamérica y Norteamérica gracias a la emersión del Istmo de Panamá (MARSHALL, 1981, 1988; MARSHALL *et al.*, 1982; STEHLI & WEBB, 1985; ALBERDI *et al.*, 1995b; PASCUAL *et al.*, 1996). En ese momento se produjo una dispersión de faunas de ambos continentes invadiendo el vecino. No obstante, este intercambio faunístico no resultó equilibrado ya que tuvieron mayor éxito y una mayor radiación los inmigrantes norteamericanos en Sudamérica que los sudamericanos en Norteamérica, probablemente debido a la existencia de una barrera ecológica en el Istmo de Panamá que actuó como filtro (WEBB, 1985; VRBA, 1992; ALBERDI *et al.*, 1995b). Por lo tanto, la composición taxonómica de las faunas tropicales actuales de América del Sur posee una "mezcla" de taxones de abolengo holártico y sudamericano lo cual les otorga unas características de tipo norteño y subtropical, siendo muy diferentes de sus análogas tropicales del Viejo Mundo. De hecho, las faunas tropicales de Sudamérica presentan características bioclimáticas diferenciales respecto a las del resto del globo (HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, 2001a).

Las mencionadas localidades actuales ocupan los diferentes biomas tropicales y el subtropical húmedo. Nos hemos limitado a estos biomas por ser los que, *a priori*, podrían haberse encontrado en Europa Occidental durante el periodo de estudio (SANZ DE SIRIA

CATALÁN, 1985; GREGOR, 1990; BARRÓN *et al.*, 1996; BARRÓN & DE SANTISTEBAN, 1999). Utilizando la tipología de WALTER (1970) dichos biomas serían: laurisilva, sabana, bosque tropical decíduo y pluvisilva. Las laurisilvas son bosques siempre verdes de carácter subtropical con numerosas especies arbóreas y sin predominio de ninguna, en los cuales también pueden presentarse algunas especies caducifolias. Se desarrollan bajo condiciones climáticas de gran humedad ambiental y de temperaturas subtropicales, presentando un invierno no muy acusado aunque patente (WALTER, 1970). Las sabanas están constituidas por superficies herbáceas con especies leñosas dispersas regularmente. Se dan bajo unas condiciones climáticas tropicales o subtropicales con una estacionalidad hídrica bien marcada siempre que la época seca invernal tenga una gran duración (unos 8 meses) y las precipitaciones se sitúen alrededor de los 400 mm (WALTER, 1970; WALTER & BRECKLE, 1986). Los bosques tropicales decíduos, también conocidos como bosques monzónicos, se desarrollan en áreas con una estacionalidad hídrica menos marcada que en las sabanas (época seca invernal de unos 5-6 meses) y unas precipitaciones más abundantes. Las especies arbóreas pierden las hojas durante la estación seca y presentan una estratificación vertical marcada (WALTER, 1970; WALTER & BRECKLE, 1986). No se debe confundir estos bosques tropicales con las pluvisilvas ecuatoriales, que se desarrollan bajo condiciones climáticas de elevada humedad ambiental durante todo el año y escasa estacionalidad térmica. En éstas la riqueza de especies arbóreas es enorme y el bosque se estratifica en numerosos niveles, de los cuales el más alto (50-60 m) está formado por árboles aislados. El resto de los niveles son muy compactos y con una densa cobertura. Las partes inferiores del bosque están muy despejadas por falta de luz. Por esa misma razón abundan las lianas y epífitos (WALTER, 1970; WALTER & BRECKLE, 1986).

Se debe tener en cuenta que el concepto de bioma incluye no solamente la comunidad climática, la cual constituye la clave para su reconocimiento (SIMMONS, 1979), sino también los clímax edáficos y las etapas de desarrollo sucesional, que en muchos casos están dominados por otros biotipos vegetales. Por ejemplo, los claros de un bosque están conformados principalmente por plantas herbáceas mientras que cualquier bioma forestal está dominado por especies arbóreas. Muchos organismos requieren tanto la etapa de desarrollo como la clímax o los ecotonos entre

ellas; por consiguiente todos los hábitats de una zona climática determinada, ya sean clímax o no, son partes naturales del bioma (ODUM, 1971).

ANÁLISIS MULTIVARIANTE

El análisis multivariante de las faunas de mamíferos (Scandentia, Dermoptera, Primates, Creodonta, Carnivora, Proboscidea, Perissodactyla, Hyracoidea, Tubulidentata, Artiodactyla y Pholidota) puede ser utilizado para obtener resultados paleoambientales. Las variables utilizadas corresponden al porcentaje de especies en algunas categorías taxonómicas mayores (Tabla 4). La mayoría de las categorías taxonómicas utilizadas corresponden, más o menos, a zonas adaptativas en las cuales cada miembro de la categoría ocupa un nicho ecológico concreto (DE BONIS *et al.*, 1992, 1999). De esta manera, la proporción de especies en las diferentes categorías en cada fauna podría indicar las condiciones ecológicas generales en las cuales habitaron las faunas. Hemos utilizado el porcentaje de especies pues de esta manera eliminamos la posible influencia que puede tener la riqueza de especies en los resultados. No se han utilizado los carnívoros (Carnivora y Creodonta) ya que este grupo, debido a diversos procesos ecológicos y tafonómicos, suele estar infrarrepresentado en los yacimientos paleontológicos y su uso podría introducir un sesgo no cuantificable en los resultados. La matriz utilizada para los diferentes análisis realizados se muestra en el Apéndice 2. Los valores en la tabla

Nº	Variable
1	% Suiformes
2	% Tragulidae
3	% Cervioidea
4	% Bovoidea
5	% Ceratomorpha
6	% Hippomorpha
7	% Proboscidea
8	% Primates
9	% Otros

Tabla 4.- Lista de categorías taxonómicas utilizadas como variables en los análisis multivariantes. Otros agrupa a Scandentia, Dermoptera, Hyracoidea, Tubulidentata, Pholidota, Bunoselenodontia y Ancylopoda.

Table 4.- Taxonomical categories used as variables in multivariate analyses. Others clusters Scandentia, Dermoptera, Hyracoidea, Tubulidentata, Pholidota, Bunoselenodontia and Ancylopoda.

representan el porcentaje de especies correspondiente a cada categoría en una localidad.

Uno de los métodos utilizados en este trabajo es el análisis de componentes principales (ACP), una de las técnicas más comúnmente utilizadas en paleoecología (SHI, 1993). Este método permite, partiendo de una matriz de n casos y m variables, obtener un subespacio de k dimensiones en el cual $k < m$, de modo que la posición de los n casos puede representarse de manera gráfica en unos pocos ejes. Es particularmente útil para resumir grandes bases de datos porque los componentes principales extraídos no se hallan correlacionados entre sí y por tanto están libres de redundancia (SHI, 1993). Una metodología similar a esta ha sido utilizada previamente por DE BONIS *et al.* (1992, 1999) para interpretar las condiciones ambientales de los yacimientos del Mioceno superior y Plioceno de Europa. La correlación de los factores del ACP con variables climáticas permite la ordenación de los diferentes yacimientos en un gradiente climático concreto.

Otro método utilizado en este trabajo es el análisis discriminante. Este tipo de análisis permite asignar los casos estudiados a una serie de grupos predefinidos. Para ello genera una serie de formulas discriminantes a partir de un número de casos para los cuales se conoce el grupo al cual pertenecen. En este caso utilizaremos el análisis discriminante para inferir el bioma al que pertenecieron las faunas estudiadas, siguiendo la tipología de WALTER (1970, véase HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ & PELÁEZ-CAMPOMANES, este volumen, Tabla 1).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El porcentaje de la varianza explicado por los tres primeros ejes del ACP es de más del 65 % (Tabla 5). El primer factor está influido por % Bovoidea y % Primates en el lado negativo y por % Hippomorpha y % Ceratomorpha en el lado positivo. El segundo factor está influido por % Cervioidea en el lado negativo y por % Traguloidea y % Proboscidea en el lado positivo. El tercer factor está influido por % Proboscidea en el lado negativo y, sobre todo, por % Otros en el lado positivo.

La Fig. 1a muestra la distribución de las faunas estudiadas en función de los dos primeros componentes. Se puede observar una clara diferenciación entre las faunas actuales, que ocupan el extremo

negativo del primer factor, y las faunas de los yacimientos estudiados que ocupan el extremo positivo. Por tanto, el factor 1 del ACP marca una diferenciación temporal entre las faunas, debida a la escasez relativa de especies de Bovoidea y Primates en las faunas del Mioceno medio de Europa Occidental.

Las localidades de laurisilva y de pluvisilva se encuentran en ambos extremos del gradiente determinado por el segundo factor de este ACP. Las localidades de sabana y bosque tropical se encuentran mezcladas en una situación intermedia.

Para determinar la significación ambiental de los factores 2 y 3 del ACP (Fig. 1b) se han realizado una serie de correlaciones entre los valores de los componentes extraídos y los valores de temperatura media anual (T), temperatura media del mes más frío (Tmin), precipitación anual (P), duración del período seco (aridez; estacionalidad hídrica) y amplitud térmica anual (Atm; estacionalidad térmica) en las localidades actuales utilizadas en este análisis. Los valores para dichas variables climáticas se muestran en la Tabla 6. En la Tabla 7 se indican los resultados de las mencionadas correlaciones.

El factor 2 está significativamente correlacionado con las variables térmicas, en mayor medida con la

Nº	Variables Nombre	Componentes		
		1	2	3
	Autovalor	3,374	1,381	1,161
	% varianza	37,483	15,339	12,896
	% acumulado	37,483	52,823	65,719
1	% Suiformes	0,537	0,102	-0,136
2	% Traguloidea	0,036	0,702	0,448
3	% Cervoidea	0,534	-0,576	0,034
4	% Bovoidea	-0,855	-0,005	-0,283
5	% Ceratomorpha	0,675	0,155	0,403
6	% Hippomorpha	0,739	-0,223	-0,129
7	% Proboscidea	0,314	0,670	-0,393
8	% Primates	-0,824	0,011	-0,153
9	% OTROS	-0,539	-0,153	0,710

Tabla 5.- Resultados del análisis de componentes principales realizado con las faunas del Mioceno y las actuales de laurisilva, sabana, bosque tropical y pluvisilva (n = 54). Se muestran los 3 primeros componentes (autovalor > 1), indicándose el autovalor, el porcentaje de la varianza explicado así como el porcentaje acumulado. Se indican las correlaciones de cada variable con cada uno de los 3 componentes.

Table 5.- Results of the principal components analysis made with Miocene faunas and recent faunas from temperate evergreen forest, savanna, tropical deciduous forest and tropical rainforest (n = 54). First 3 components (eigenvalue > 1) are showed, indicating eigenvalue, variability explained and the accumulated percentage. Correlations between variables and components are indicated.

temperatura media del mes más frío (Fig. 2). Este hecho se relacionaría directamente con el hecho de que, en el Viejo Mundo, los Cervoidea tienen una distribución mayoritariamente templada mientras que Traguloidea y Proboscidea son principalmente tropicales. No obstante, dado que algunas de las comunidades fósiles se sitúan más allá del rango ocupado por las faunas actuales, la interpretación directa de este factor como temperatura puede inducir a error al

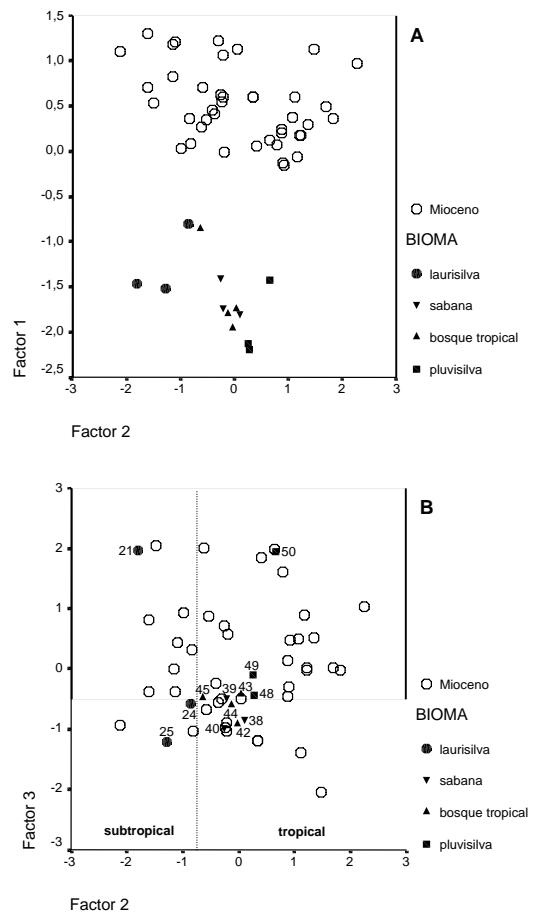


Fig. 1.- a) Distribución de las faunas actuales y fósiles en función de los componentes 1 y 2 del ACP. b) Distribución de las faunas actuales y fósiles en función de los componentes 2 y 3 del ACP. Datos estadísticos en la Tabla 5. Números como en la Tabla 3.

Fig. 1.- a) Distribution of recent and fossil faunas with respect to components 1 and 2 of PCA. b) Distribution of recent and fossil faunas with respect to components 2 and 3 of PCA. Statistical data in Table 5. Biome: inverse triangles, savanna; black circles, temperate evergreen forest; triangles, tropical deciduous forest; squares, tropical evergreen rainforest. White circles, Miocene faunas. Numbers as in Table 3.

Nº	Localidad	T (°C)	Tmin (°C)	P (mm)	Aridez (meses)	Atm (°C)	Referencias
21	Nueva Orleans	21,3	13,3	1613,0	0,0	15,3	COURT, 1974
24	Foochow	19,8	10,7	1390,4	0,0	17,8	WATTS, 1969
25	Kagoshima	16,8	6,6	2337,1	0,0	20,5	ARAKAWA & TAGA, 1969
38	Zinder	28,3	22,5	530,5	8,9	10,5	GRIFFITHS, 1972a
39	Voi	24,9	22,5	538,0	7,4	4,5	GRIFFITHS, 1972b
40	Jaipur	25,0	15,1	648,1	8,6	18,1	RAO, 1981
42	Ziguinchor	26,8	24,0	1626,0	6,7	4,5	GRIFFITHS, 1972a
43	Moundou	27,0	24,5	1232,0	5,8	6,0	GRIFFITHS, 1972a
44	Mtwara	25,9	24,0	1159,0	5,5	3,0	GRIFFITHS, 1972b
45	Patna	26,2	17,3	1109,8	7,2	15,1	RAO, 1981
48	Kribi	25,8	24,5	3028,0	0,0	2,5	BULTOT & GRIFFITHS, 1972
49	Yangambi	24,7	24,0	1828,0	0,0	1,5	BULTOT & GRIFFITHS, 1972
50	Medan	27,1	26,3	2174,0	0,0	1,8	SUKANTO, 1969

Tabla 6.- Valores de los diferentes factores climáticos estudiados en las localidades analizadas. Nº: se corresponde con el número asignado a cada localidad. T, temperatura media anual en °C; Tmin, temperatura media del mes más frío en °C; P, precipitación anual en mm; Aridez, nº meses con $P < 2T$; Atm, amplitud térmica anual media en °C.

Table 6.- Studied climatic factors values in the analysed localities. Nº: as in Table 3. T, annual mean temperature in °C; Tmin, coldest month mean temperature in °C; P, annual precipitation in mm; Aridity, month number with $P < 2T$; Atm, annual mean temperature amplitude in °C.

Variable climática	Componentes	
	2	3
T	0,777 (**)	0,044 (ns)
Tmin	0,857 (***)	0,155 (ns)
P	0,049 (ns)	0,256 (ns)
Aridez	0,216 (ns)	-0,488 (ns)
Atm	-0,776 (**)	-0,207 (ns)

Tabla 7.- Correlaciones entre componentes 2 y 3 del ACP y diversas variables climáticas en las localidades actuales (N = 13). T, temperatura anual media; Tmin, temperatura media del mes más frío en °C; P, precipitación anual; Aridez, nº de meses con $P < 2T$; Atm, amplitud térmica anual media. Se indica el índice de correlación de Pearson y la significación: (ns), no significativo, $P > 0,05$; (*), $0,05 > P > 0,01$; (**), $0,01 > P > 0,001$; (***) $P < 0,001$.

Table 7.- Correlations among components 2 and 3 of PCA and climatic variables in recent localities (N = 13). T, annual mean temperature in °C; Tmin, coldest month mean temperature in °C; P, annual precipitation in mm; Aridity, month number with $P < 2T$; Atm, annual mean temperature amplitude in °C. Pearson's correlation index and signification are showed: (ns), non significant, $P > 0,05$; (*), $0,05 > P > 0,01$; (**), $0,01 > P > 0,001$; (***) $P < 0,001$.

encontrarnos fuera del rango actual. Por tanto, ha de tomarse con precaución las interpretaciones derivadas de este factor si se obtienen temperaturas por encima de este rango. En tal caso quizá sería más apropiado la interpretación de esos valores como relacionados con una escasa estacionalidad térmica.

El factor 3 no se correlaciona significativamente con ninguna de las variables climáticas analizadas. Tan solo la correlación con la duración del período seco se acerca al nivel de significación ($p = 0,091$). La interpretación de este factor en función del peso de las diferentes variables tampoco resulta clara. Este factor, no obstante, podría estar relacionado con la ubicación geográfica de las localidades dado que las comunidades actuales geográficamente más separadas del resto, Medan (Indonesia) y Nueva Orleans (Estados Unidos), ocupan una posición extrema en este eje.

Para obtener una inferencia del bioma correspondiente a cada comunidad se ha realizado un análisis discriminante en función de las variables faunísticas estudiadas (Tabla 4). Los grupos propuestos para su discriminación han sido: pluvilsilva (I), bosque tropical deciduo (II), sabana (II/III) y laurisilva (V). Se han calculado tres funciones discriminantes usando

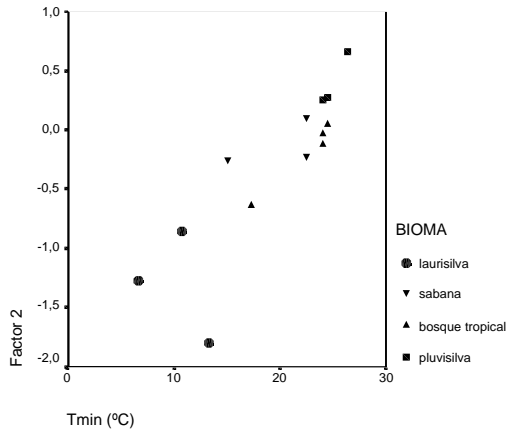


Fig. 2.- Temperatura media del mes más frío (Tmin) en localidades actuales en relación con el valor del componente 2 del ACP. Fig. 2.- Coldest month mean temperature (Tmin) in recent localities plotted to component 2 value of PCA.

las 13 localidades actuales estudiadas (Tabla 8). Estas funciones están altamente correlacionadas con los grupos propuestos permitiendo la separación de localidades pertenecientes a cada uno de ellos. Este análisis generó un 92,3 % de casos agrupados correctamente. Tan solo la localidad de Zinder (Niger) ha sido agrupada incorrectamente. Es una comunidad de sabana, pero el análisis discriminante la ha agrupado con las localidades de bosque tropical deciduo. La dificultad existente en la separación de las faunas de macromamíferos de sabana y de bosque tropical en función de su composición taxonómica podría deberse a que las comunidades de sabana representan, mayoritariamente, no una asociación de especies

Coeficientes	Función		
	1	2	3
% Suiformes	0,125	-0,725	-0,983
% Tragulidae	0,990	0,580	0,837
% Cervoidea	0,474	-0,201	-0,073
% Bovoidea	0,648	0,070	0,077
% Ceratomorpha	0,554	-0,018	-0,327
% Hippomorpha	0,652	0,240	0,454
% Proboscidea	0,824	1,050	1,048
% Primates	0,007	0,019	-0,002
Constante	-38,092	-0,366	0,606
Centroides			
V	-0,503	-3,964	0,428
II/III	5,148	2,038	1,182
II	4,406	0,390	-1,146
I	-10,521	1,405	-0,082

Tabla 8.- Coeficientes de las funciones discriminantes calculadas en función de las variables faunísticas estudiadas (Tabla 4) y centroides, en cada función discriminante, de cada grupo de localidades. Bioma: I, pluvisilva; II, bosque tropical deciduo; II/III, sabana; V, laurisilva.

Table 8.- discriminant functions coefficients calculated from studied faunal variables (Table 4) and centroids, in each discriminant function, for every localities group. Biome: I, tropical evergreen rain forest; II, tropical deciduous forest; II/III, savanna; V, temperate evergreen forest.

diferente, sino una comunidad empobrecida respecto a las vecinas de bosque tropical. Por otro lado, los macromamíferos muestran una especialización climática limitada (HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, 2001b) que podría permitirles ocupar indistintamente biomas con características climáticas similares, como son la sabana y los bosques tropicales.

Para contrastar las funciones discriminantes calculadas se han aplicado a una serie de localidades actuales no implicadas en su desarrollo (Tabla 9). Los

Bioma	Localidad	País	bioma inferido con mayor probabilidad	P ₁	bioma inferido con la segunda mayor probabilidad	P ₂
V	Tianmushan	China	V	1,000	II	< 0,001
II/III	Amboseli	Kenia	II/III	1,000	II	< 0,001
II	Manas	India	V	1,000	I	< 0,001
I	Tai	Costa de Marfil	I	1,000	V	< 0,001

Tabla 9.- Nuevas localidades utilizadas en este trabajo para testar las funciones discriminantes desarrolladas para la inferencia del bioma. Datos faunísticos procedentes del Programa Hombre y Biosfera de la UNESCO (<http://ice.ucdavis.edu/mab/>). Bioma: I, pluvisilva; II, bosque tropical deciduo; II/III, sabana; V, laurisilva. P₁, probabilidad del bioma inferido con mayor probabilidad; P₂, probabilidad del bioma inferido con la segunda mayor probabilidad.

Table 9.- New localities used in this work to test de discriminant functions developed for the inference of biome. Faunal data from Man and Biosphere Program by UNESCO (<http://ice.ucdavis.edu/mab/>). Biome: I, tropical evergreen rain forest; II, tropical deciduous forest; II/III, savanna; V, temperate evergreen forest. P₁, probability of the highest probable biome; P₂, probability of the second highest probable biome.

resultados obtenidos indican que tan sólo una de las cuatro localidades ha sido clasificada erróneamente. Resulta destacable que la localidad clasificada erróneamente (Parque Nacional de Manas) se encuentre en las faldas del Himalaya y presente unas condiciones climáticas poco habituales (BARTHOLOMEW *et al.*, 1989). Aunque muestra un período seco de unos 4 meses, recibe tan elevadas precipitaciones (10.824 mm anuales en la cercana localidad de Cherrapunji) que la formación vegetal predominante presenta las características de un bosque perteneciente a un bioma sin período seco, como ha inferido el análisis discriminante basado en la fauna de macromamíferos. Por lo tanto, los resultados obtenidos son satisfactorios, permitiendo la aplicación de las funciones discriminantes desarrolladas a las faunas de macromamíferos del Mioceno de la Península ibérica. Los resultados de este análisis se muestran en la Tabla 10.

En función de la posición ocupada por las localidades actuales en el espacio determinado por el factor 2 del ACP se puede establecer una parcelación térmica de dicho espacio (Figs. 1b y 3), estableciéndose la posición de los cinturones climáticos subtropical (menores temperaturas y mayor estacionalidad térmica) y tropical (mayores temperaturas y menor estacionalidad térmica). Si a esta parcelación se une la inferencia del bioma facilitada gracias al análisis discriminante realizado (Tabla 10), podemos obser-

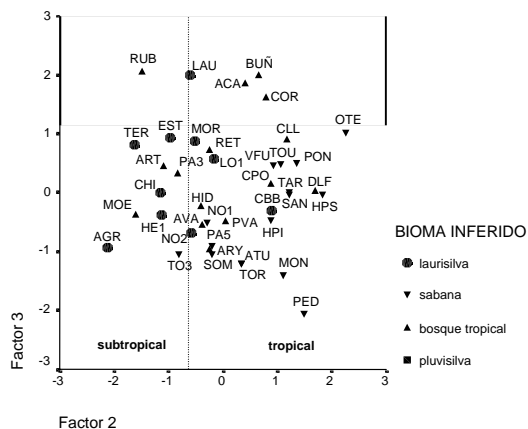


Fig. 3.- Biomas inferidos para las faunas de macromamíferos del Mioceno, distribuidas en función de los componentes 2 y 3 del ACP. Siglas como en las Tablas 2 y 10.

Fig. 3.- Inferred biomes for Miocene macromammal faunas, distributed with respect to components 2 and 3 of PCA. Biome: inverse triangles, savanna; circles, temperate evergreen forest; triangles, tropical deciduous forest; squares, tropical evergreen rain forest. Abbreviations as in Tables 2 and 10.

var que no existen apenas discrepancias entre ambos análisis. Bosques tropicales y sabanas pueden encontrarse tanto en ambientes tropicales como subtropicales, siempre que se desarrolle un período seco anual suficientemente largo. En las áreas sin período seco subtropicales encontramos las laurisilvas, mientras que en las tropicales se localizan las pluviosilvas. Tan sólo encontramos cinco yacimientos clasificados como laurisilvas dentro del ámbito tropical. Tres de ellos se sitúan sobre el límite subtropical-tropical (Lagnac –LAU-, Moratines –MOR- y Nombrevilla 2 –NO2-). Otro está en una posición cercana a dicho límite (Loranca 1 –LO1-) por lo cual, podría considerarse un ecotono pluviosilva-laurisilva (zonoecotono I/V sensu WALTER, 1970), que en la actualidad apenas existe (laurisilva misionera del NE de Argentina, Uruguay y S de Brasil). Tan solo Castell de Barberà (CBB) se ubica claramente en el extremo tropical del ACP (factor 2). En este caso, como se mencionó anteriormente, debe tenerse en cuenta que las localidades actuales no alcanzan este rango del factor 2 por lo cual podría referirse a la existencia de una estacionalidad térmica muy reducida.

INFERENCIAS PALEOAMBIENTALES SOBRE LOS YACIMIENTOS ANALIZADOS

La Fig. 3, basada en el ACP y la Tabla 10, representa las inferencias paleoambientales realizadas para cada yacimiento en vista de lo anteriormente comentado. A grandes rasgos, estos resultados coincidirían con los propuestos para este período temporal por VAN DER MEULEN & DAAMS (1992) y ALCALÁ *et al.* (2000).

La comparación con datos paleobotánicos sólo es posible para tres de los yacimientos estudiados. La flora de Rubielos de Mora (RUB), que tiene una escasa representación de Lauraceae y presenta Caesalpinaceae, Bombacaceae, Sapotaceae, Arecaceae y especies de *Cissus* y *Acacia*, indica un clima templado-cálido con un alto grado de humedad y la existencia de una estación seca (BARRÓN & DE SANTISTEBAN, 1999; BARRÓN & DIÉGUEZ, 2001), lo cual concordaría con la inferencia de bioma de bosque tropical deciduo obtenida a partir del estudio de la fauna de macromamíferos. La fauna de Buñol (BUÑ) también permite inferir la presencia de un bosque tropical deciduo, coincidiendo con las inferencias realizadas a partir de la flora registrada en este yacimiento, que parece indicar la presencia de períodos de sequía (ÁLVAREZ RAMIS & DOUBINGER, 1981; BARRÓN *et al.*,

Sigla	Cuenca	Yacimiento	Biozona	MN	Especie	Bioma 1	P ₁	Bioma 2	P ₂
CLL	V-P	Can Llobateras	I	9	-	II	0,995	II/III	0,005
CPO	V-P	Can Posic	I	9	-	II	1,000	II/III	< 0,001
PED	C-T	Pedregueras	I	9	-	II/III	1,000	II	< 0,001
CBB	V-P	Castell de Barberà	H	9	-	V	1,000	II	< 0,001
HPS	V-P	Hostalets Pierola Sup.	H	9	-	II/III	1,000	II	< 0,001
NO1	C-T	Nombrevilla 1	H	9	sam	II/III	1,000	II	< 0,001
VFU	D	Valles Fuentidueña	H	9	-	II/III	1,000	II	< 0,001
HPI	V-P	Hostalets Pierola Inf.	G	7/8	-	II/III	1,000	II	< 0,001
MON	D	Hosteijo de la Vega	G	7/8	sp	II/III	1,000	II	< 0,001
NO2	C-T	Nombrevilla 2	G	7/8	sp	V	1,000	II	< 0,001
OTE	D	Cerro del Otero	G	7/8	sp	II/III	1,000	II	< 0,001
TO3	C-T	Toril 3	G	7/8	hip	II/III	1,000	II	< 0,001
MOE	M	Moraleja de Enmedio	G	6	sp	II	1,000	V	< 0,001
PA3	M	Paracuellos 3	G	6	hip	II	1,000	II/III	< 0,001
AVA	C-T	Arroyo del Val	G	6	hip	II	1,000	V	< 0,001
ATU	M	Alhambra-Túneles	F	6	cur	II/III	1,000	II	< 0,001
PA5	M	Paracuellos 5	F	6	pro	II/III	1,000	II	< 0,001
HE1	M	Henares 1	F	6	sp	V	1,000	II	< 0,001
SOM	M	Somosaguas	E	5	cur	II/III	1,000	II	< 0,001
PVA	M	Pte. Vallecas	E	5	mat	II	1,000	V	< 0,001
TOR	M	Torrijos	Dd	5	sp	II/III	1,000	II	< 0,001
EST	M	Estación Imperial	Dc	5	mat	V	1,000	II	< 0,001
ACA	M	Po. Acacias	Dc	5	alb	II	0,990	II/III	0,010
MOR	M	Moratines	Dc	5	sp	V	1,000	II	< 0,001
HID	M	La Hidroeléctrica	Dc	5	alb	II	0,990	II/III	0,010
TER	C-T	El Terrero	Dc	5	par	V	1,000	II	< 0,001
RET	L	La Retama	Db	5	cas	II	0,991	II/III	0,009
TAR	E	Tarazona	Db	5	sp	II/III	1,000	II	< 0,001
BUÑ	V	Buñol	C	4	aur	II	1,000	V	< 0,001
COR	L	Córcoles	C	4	cor	II	0,996	II/III	0,004
ART	C-T	Artesilla	C	4	sp	II	1,000	V	< 0,001
RUB	R-M	Rubielos de Mora-1	A	3	aur	II	1,000	II/III	< 0,001
AGR	C-T	Ágreda	A	3	aur	V	1,000	II	< 0,001
LO1	L	Loranca-1	Z	2	-	V	1,000	II	< 0,001
DLF	Fr	Doué-La-Fontaine		9	sam	II	1,000	II/III	< 0,001
TOU	Fr	Tourman (Simorre)		7/8	sp	II/III	1,000	II	< 0,001
SAN	Fr	Sansan		6	hip	II/III	1,000	II	< 0,001
PON	Fr	Pontlevoy		5	hip	II/III	1,000	II	< 0,001
ARY	Fr	Artenay		4	aur	II	1,000	II/III	< 0,001
CHI	Fr	Chilleurs-aux-Boix		3	aur	V	1,000	II	< 0,001
LAU	Fr	Laugnac		2	-	V	1,000	II	< 0,001

Tabla 10.- Condiciones climáticas inferidas, para cada uno de los yacimientos estudiados, en función del análisis discriminante realizado. Leyenda como en la Tabla 2. Bioma: I, pluvisilva; II, bosque tropical decíduo; II/III, sabana; V, laurisilva. Bioma 1, bioma inferido con mayor probabilidad. Bioma 2, bioma inferido con la segunda mayor probabilidad. P₁, probabilidad del bioma inferido con mayor probabilidad; P₂, probabilidad del bioma inferido con la segunda mayor probabilidad.

Table 10.- Inferred climates for studied fossil sites, from discriminant analysis. Legend as in Table 2. Biome: I, tropical evergreen rain forest; II, tropical deciduous forest; II/III, savanna; V, temperate evergreen forest. Bioma 1, highest probability biome. Bioma 2, second highest probability biome. P₁, probability of the highest probability biome; P₂, probability of the second highest probability biome.

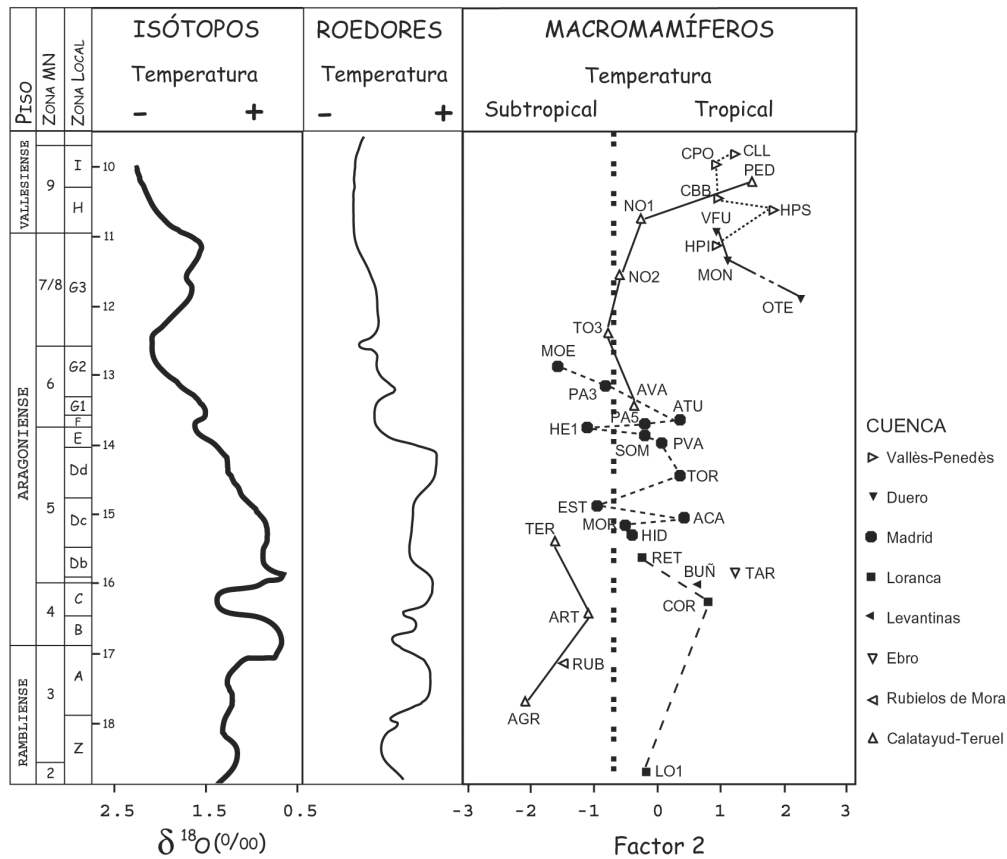


Fig. 4.- Variación temporal del valor obtenido en el segundo componente del ACP en los yacimientos estudiados separando las diferentes cuencas españolas. Se compara con las variaciones de temperatura propuestas a partir del análisis de las faunas de roedores realizado por VAN DER MEULEN & DAAMS (1992) y ALCALÁ *et al.* (2000) y con la curva isotópica del O18 para el lapso temporal estudiado (FLOWER, 1999). La ubicación temporal de los yacimientos es aproximada.

Fig. 4.- Temporal variation of PCA second factor in studied fossil sites from different Spanish basins. It is compared with temperature variations proposed by VAN DER MEULEN & DAAMS (1992) and ALCALÁ *et al.* (2000) from rodent faunas analysis and with 18O isotopic curve for the studied temporal period (FLOWER, 1999). Temporal allocation of fossil sites is approximated.

1996). Can Llobateras (CLL) también ha sido determinado como perteneciente a un bioma de bosque tropical deciduo y su flora asociada presenta, entre otros taxones, *Ficus* (ÁLVAREZ RAMIS, 1975; BARRÓN *et al.*, 1996), un género frecuente en los bosques tropicales de todo el globo.

No obstante se observan algunas discrepancias entre las inferencias realizadas a partir de los datos de macromamíferos y de los de roedores, utilizados por VAN DER MEULEN & DAAMS (1992). Una posible causa podría ser que los micromamíferos perciben el paisaje a una escala diferente que los macromamíferos, utilizados en este trabajo. Los primeros pueden encontrar una mayor variedad de microhábitats ade-

cuados mientras que los macromamíferos se encuentran ante un rango más restringido de hábitats dado su mayor tamaño corporal. Esto provocaría diferentes interpretaciones ambientales dependiendo del grupo estudiado. HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ (2001a) ha encontrado diferencias similares en inferencias climáticas del Plio-Pleistoceno ibérico realizadas con ambos grupos de mamíferos. A continuación comentaremos las mayores discrepancias observadas.

Temperatura

La Fig. 4. representa la variación temporal del valor del segundo factor del ACP en las faunas utilizadas, que como se vio anteriormente está correla-

cionado con la temperatura invernal, comparada con la curva isotópica para el período estudiado y con la curva de paleotemperatura interpretada a partir de las faunas de roedores de la cuenca de Calatayud-Teruel. Se puede observar que, aunque no hay una correspondencia directa con ellas, sí se aprecian los mismos patrones generales los cuales, en cierta medida, se ven enmascarados por el hecho de estudiar diferentes cuencas a lo largo del lapso temporal estudiado. En la base de la secuencia poseemos un registro aproximadamente contemporáneo de las cuencas de Loranca y Calatayud-Teruel y, aunque existen diferencias cuantitativas entre ambas que podrían explicarse por diferencias geográficas, podemos observar que presentan una evolución paralela de este factor. En la cuenca de Madrid se observa un enfriamiento durante el Aragoniense que, pasando por algún momento de enfriamiento más brusco (hace unos 13,5 ma, correlacionable con Henares 1 –HE1-), culmina en Moraleja de Enmedio (MOE). Este yacimiento representaría un momento muy fresco dentro de la secuencia estudiada y podría relacionarse con el estadio isotópico que marca el máximo enfriamiento del Aragoniense hace unos 12,5 ma. En la cuenca de Calatayud Teruel también se observa este momento “subtropical”, que en este caso estaría representado por Toril 3 (TO3). Tras él se observa un aumento de las temperaturas, alcanzándose en el Vallesiense, según los resultados obtenidos a partir de las faunas de macromamíferos, las máximas temperaturas de la secuencia. Según los datos isotópicos o los procedentes del análisis de las faunas de roedores las temperaturas alcanzadas durante el Vallesiense no serían tan elevadas.

La mayor discrepancia entre nuestros resultados y la curva isotópica o la obtenida a partir de roedores es el hecho de que las temperaturas inferidas en nuestro análisis para el Vallesiense sean mucho más elevadas de lo esperable en función de los otros análisis. Este hecho podría estar relacionado con el hecho de que, como se comentó anteriormente, estas comunidades se sitúan fuera del rango observado en las localidades actuales para el factor 2. En este caso la interpretación de dicho factor quizá debería centrarse en la estacionalidad, es decir, las comunidades del Vallesiense inferior se desarrollaron en ambientes con muy escasa estacionalidad térmica.

Humedad

En la Tabla 10 se puede observar que la duración de la época seca (estudiable en función de los biomas

inferidos) ha variado a lo largo del período estudiado. Durante las fases iniciales son más abundantes los yacimientos sin época seca (V, laurisilvas) o con una época seca moderada (II, bosques tropicales). A partir de la biozona local Dd son más abundantes los yacimientos con una sequía prolongada (II/III, sabanas). En el Vallesiense vuelven a aparecer yacimientos con época seca moderada o sin ella, aunque siguen encontrándose yacimientos con sequía prolongada (generalmente en las áreas interiores).

En general, puede considerarse que estos resultados se ajustan a los obtenidos por VAN DER MEULEN & DAAMS (1992) y ALCALÁ *et al.* (2000). Las diferencias que se aprecian pueden deberse, principalmente, a las diferencias geográficas existentes entre los yacimientos estudiados por estos autores y los estudiados en este trabajo.

Los yacimientos de Loranca (LO1), La Retama (RET), Moratines (MOR), Paseo de las Acacias (ACA) y Estación Imperial (EST) se han interpretado como pertenecientes a un bioma de tipo forestal. Sin embargo, los trabajos de MORALES *et al.* (1993, 1999b) y AMEZUA *et al.* (2000) indican para estos yacimientos condiciones menos forestales. No obstante, debe tenerse en cuenta la escala de trabajo de los estudios mencionados. Mientras que en el presente estudio la determinación ambiental realizada para cada yacimiento es al nivel de bioma, MORALES *et al.* (1993, 1999b) y AMEZUA *et al.* (2000) realizaron determinaciones al nivel de hábitat. Los hábitats interpretados por dichos autores se encuentran dentro del rango que podemos encontrar actualmente dentro de un bioma forestal. Deben tenerse en cuenta todas las variaciones topográficas y perturbaciones naturales que introducen heterogeneidad en la estructura del paisaje (áreas de inundación periódica, riberas de ríos y lagos, incendios naturales, etc.). En nuestra opinión, las diferencias entre los distintos yacimientos expuestas por dichos autores se podrían explicar en función de aspectos más locales que los referidos al tipo de bioma en que se desarrollaron las faunas implicadas.

PALEOECOLOGÍA DE *ANCHITHERIUM*

Variables morfológicas

Para determinar la influencia de la temperatura o la estacionalidad térmica en diversas variables morfológicas de las poblaciones de *Anchitherium* presentes en esos yacimientos, se ha realizado una serie de correlaciones entre los valores de estas variables y

los obtenidos para cada yacimiento en el segundo factor del ACP. Dichas variables han sido: el área del primer molar inferior (área m1), como indicador del tamaño de la dentición; la anchura antero-posterior lateral del tercer metacarpiano (13MCIII *sensu* EISENMAN *et al.*, 1988), como indicador del tamaño corporal (ALBERDI *et al.*, 1995c); y la relación entre las dos anteriores (área m1/13MCIII), como indicadora del tamaño relativo de la dentición en relación con el tamaño corporal. Las mencionadas correlaciones se han realizado teniendo en cuenta todas las especies de *Anchitherium* estudiadas así como agrupándolas según los dos clados definidos por SÁNCHEZ *et al.* (1998).

Para establecer si existe una relación entre la duración del período árido y estas mismas variables se realizó un ANOVA, teniendo en cuenta los siguientes grupos: sin período árido (laurisilvas), aridez moderada (bosques tropicales) y aridez prolongada (sabanas).

Tamaño de la dentición

El tamaño de la dentición (área m1) no está significativamente correlacionado con el factor 2 (Tabla 11; Fig. 5a): es decir, no se puede establecer una relación entre la temperatura y el tamaño de la dentición. Tampoco hay correlación al analizar por separado los diferentes clados definidos por SÁNCHEZ *et al.* (1998). No obstante, si analizamos los datos conjuntamente pero excluyendo *A. sampelayoi* la relación resulta significativa ($r = -0,697$; $p = 0,025$; $n = 10$). Por lo tanto, si no tenemos en cuenta al último representante del género en la Península Ibérica, se puede afirmar que el tamaño de la dentición de *Anchitherium* estaba inversamente correlacionado con la temperatura invernal (T_{min}) y directamente correlacionado con la estacionalidad térmica (Atm).

El ANOVA realizado para estudiar la influencia de la duración de la época seca sobre el tamaño de la dentición indicó que no existen diferencias significativas en esta variable ($F = 0,800$, $p = 0,482$) entre las poblaciones pertenecientes a yacimientos con distinta duración del período seco (Fig. 5b). Este resultado no apoya los obtenidos por FORSTEN (1991) e ÍÑIGO (1995), según los cuales el aumento de la dentición en *Anchitherium* estaría directamente relacionado con los cambios en la vegetación disponible, más xerófila y rica en fibra. Dichos autores consideran estos cambios relacionados con un incremento en la aridez estacional, lo cual no es corroborado por nuestros resultados.

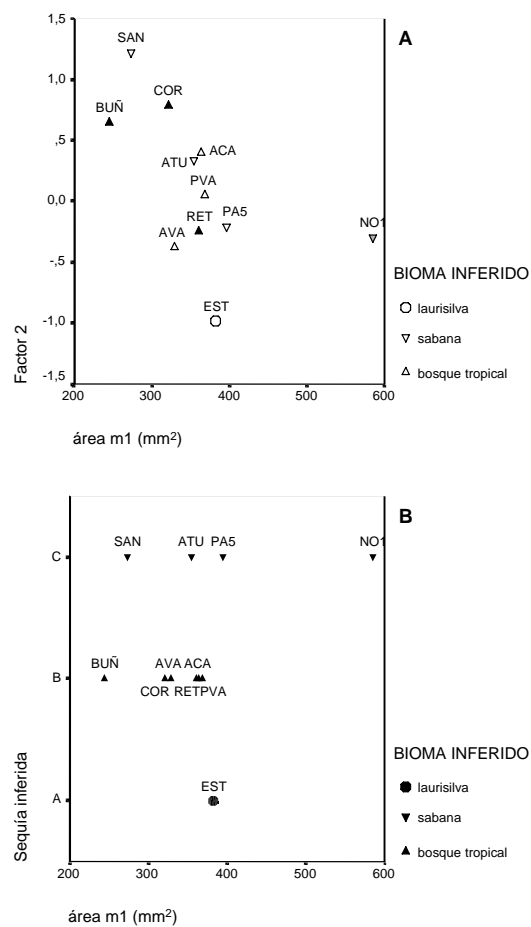


Fig. 5.- a) Área del primer molar inferior (área m1) en relación con el valor del componente 2 del ACP en poblaciones de *Anchitherium* españolas (y Sansan). Símbolos negros, primer clado según SÁNCHEZ *et al.* (1998); símbolos blancos, segundo clado; símbolos grises, *A. sampelayoi* (clado indeterminado). b) Área del primer molar inferior (área m1) en relación con la duración de la sequía inferida a partir del análisis discriminante en poblaciones de *Anchitherium* españolas (y Sansan): A, sin sequía (laurisilva); B, sequía moderada (bosque tropical); C, sequía prolongada (sabana). Siglas como en Tablas 2 y 10. Biomas inferidos como en Fig. 3.

Fig. 5.- a) Lower first molar mean area (área m1) plotted to component 2 of PCA value in Spanish (and Sansan) samples of *Anchitherium*. Black symbols, first clade after SÁNCHEZ *et al.* (1998); white symbols, second clade; grey symbols, *A. sampelayoi* (indetermined clade). b) Lower first molar mean area (área m1) plotted to inferred dry period duration from discriminant analysis in Spanish (and Sansan) samples of *Anchitherium*. Sequía inferida (inferred dry period): A, no drought; B, moderate drought; C, prolonged drought. Abbreviations as in Tables 2 and 10. Inferred biomes as in Fig. 3.

Variables morfológicas	total	clado 1	clado 2
Area M1 inf	-0,546 (ns)	-0,678 (ns)	-0,708 (ns)
N	11	3	7
med 13 MC III	0,048 (ns)	-0,017 (ns)	0,035 (ns)
N	11	3	8
AreaM1/13MCIII	-0,785 (**)	-0,909 (ns)	-0,756 (*)
N	10	3	7

Tabla 11.- Correlaciones entre el segundo componente del ACP y diferentes variables morfológicas de *Anchitherium*. Se muestran los resultados totales y por clados (*sensu* SÁNCHEZ *et al.*, 1998). Se indica el índice de correlación de Pearson y la significación: (ns) $P > 0,05$ no significativo; (*), $0,05 > P > 0,01$; (**), $0,01 > P > 0,001$. N, número de casos.

Table 11.- Correlations among PCA component 2 and morphometric variables in *Anchitherium*. Total and clades (*sensu* SÁNCHEZ *et al.*, 1998) results are showed. Pearson's correlation index and signification are showed: (ns) $P > 0,05$ no significant; (*), $0,05 > P > 0,01$; (**), $0,01 > P > 0,001$. N, número de casos.

Tamaño corporal

El tamaño corporal (13MCIII) no se correlaciona significativamente con el segundo factor del ACP (Tabla 11; Fig. 6a). Tampoco existen diferencias significativas en esta variable (ANOVA; $F = 0,427$, $p = 0,666$) entre las poblaciones pertenecientes a yacimientos con distinta duración del período seco (Fig. 6b). Estos resultados son interesantes pues en los estudios sobre la subfamilia Equinae se ha señalado la existencia de una estrecha relación entre el tamaño corporal y las características del ambiente en que vivieron los caballos fósiles desde el Mioceno superior.

ALBERDI *et al.* (1995a; 1998) encontraron que existía una relación entre el tamaño y la humedad ambiental; las especies de estenonios europeos de mayor tamaño estaban asociadas con ambientes abiertos y secos (estepas) en tanto que las de menor talla se asociaban con ambientes más cerrados y húmedos (sabanas arboladas o bosques). ALBERDI *et al.* (1998) indican que los Equinae del Pleistoceno siguen la regla de Bergmann en Europa, es decir, que las especies más grandes son características de ambientes más fríos. Ambos procesos se contraponen, dando lugar a una tendencia en los cambios del tamaño corporal a lo largo del Plio-Pleistoceno que varía en los distintos continentes (ALBERDI *et al.*, 1995c).

Las diferencias entre los resultados obtenidos para ambas subfamilias podrían deberse a las diferencias existentes en la dieta de las especies implicadas. *Anchitherium* sería principalmente un ramoneador,

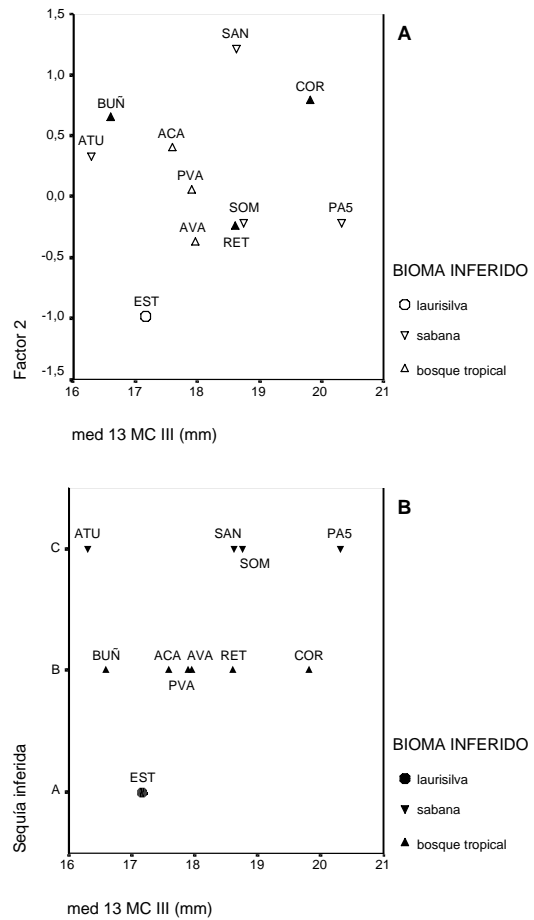


Fig. 6.- a) Valor medio de la variable 13MCIII (*sensu* EISENMANN *et al.*, 1988) en relación con el valor del componente 2 del ACP en poblaciones de *Anchitherium* ibéricas (y Sansan). b) Valor medio de la variable 13MCIII (*sensu* EISENMANN *et al.*, 1988) en relación con la duración de la sequía, inferida a partir del análisis discriminante, en poblaciones de *Anchitherium* españolas (y Sansan). Siglas como en Tablas 2 y 10. Leyenda como en la Fig. 5.

mientras que los Equinae presentan un mayor contenido de gramíneas en su dieta. Por otro lado, el marco climatológico global bajo el cual se desarrollaron los distintos géneros también resulta muy diferente. El apogeo de *Anchitherium* se produjo en un mundo

de condiciones bastante más cálidas que las actuales, mientras que *Equus* sufrió el deterioro climático del final del Neógeno que dio lugar a las glaciaciones Plio-Pleistocenas.

Tamaño relativo de la dentición en relación con el tamaño corporal

El tamaño relativo de la dentición en relación con el tamaño corporal (área m1/13MCIII) se correlaciona negativamente con el factor 2 del ACP (Tabla 11, Fig. 7a); cuanto mayor es la temperatura invernal, menor tiende a ser el tamaño relativo de la dentición; o cuanto mayor es la estacionalidad térmica, mayor es el tamaño relativo de la dentición. Al analizar independientemente los dos clados, esta relación se mantiene en el segundo clado. La no significación en el primer clado podría deberse a que sólo disponemos de datos procedentes de tres poblaciones.

Por otro lado, el ANOVA realizado para estudiar la influencia de la duración de la época seca sobre el tamaño relativo de la dentición indicó que no existen diferencias significativas en esta variable ($F = 1,25$; $p = 0,342$) entre las poblaciones pertenecientes a yacimientos con distinta duración del período seco (Fig. 7b).

El tamaño relativo de la dentición está relacionado con el contenido energético del alimento dado que la megadontia incrementa el área de procesamiento del diente y, generalmente, se produce cuando se necesita procesar mucha cantidad de alimento poco nutritivo (SCHMIDT-KITTLER, 2002). Por tanto, el cambio en el tamaño relativo de la dentición de *Anchitherium* podría estar debido a una variación en la dieta; un aumento en la dieta de alimentos poco nutritivos implicaría procesar más comida y, por lo tanto, una dentición de mayor tamaño en relación con el tamaño corporal. JANIS (1990) estudió *Mesohippus*, con una estructura dental muy similar a la de *Anchitherium* (PFRETZSCHNER, 1993), concluyendo que presenta una morfología oclusal intermedia entre las de un folívoro/frugívoro y un ramoneador regular, por comparación con ungulados actuales. El mayor tamaño relativo de la dentición de *Anchitherium* en los ambientes más frescos podría implicar un mayor porcentaje de hojas (poco nutritivas) en la dieta, en detrimento del consumo de fruta (más nutritiva). Los datos procedentes de ecosistemas actuales sobre la fenología de fructificación y la alimentación de herbívoros apoyan esta interpretación de los resultados obtenidos. En las laurisilvas actuales hay mayor consumo de hojas por parte de los herbívoros mien-

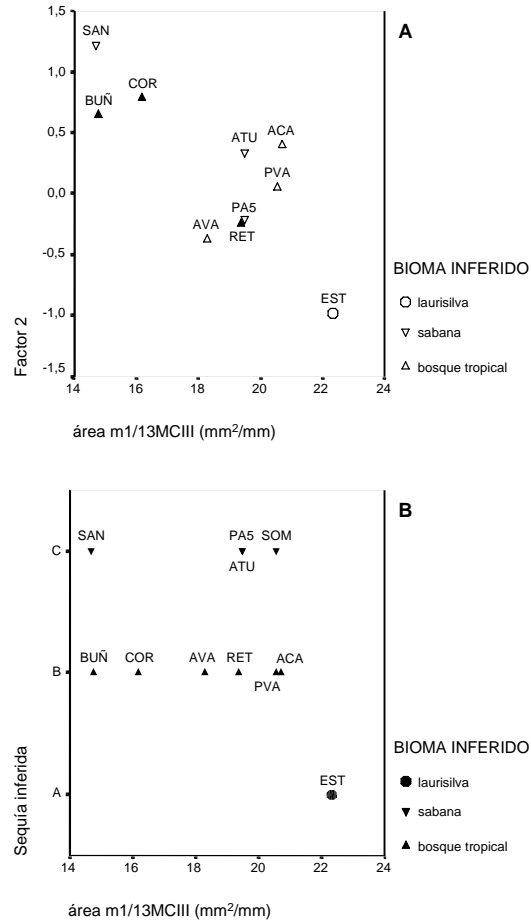


Fig. 7.- a) Tamaño relativo medio de la dentición en relación con el tamaño corporal (área m1/13MCIII) en función del valor del componente 2 del ACP en poblaciones de *Anchitherium* españolas (y Sansan). b) Tamaño relativo medio de la dentición en relación con el tamaño corporal (área m1/13MCIII) en función la duración de la sequía, inferida a partir del análisis discriminante, en poblaciones de *Anchitherium* españolas (y Sansan). Siglas como en Tablas 2 y 10. Leyenda como en la Fig. 5.

Fig. 7.- a) Mean relative dental size in relation to body size (area m1/13MCIII) plotted to PCA component 2 value in Spanish (and Sansan) samples of *Anchitherium*. b) Mean relative dental size in relation to body size (area m1/13MCIII) plotted to inferred dry period duration from discriminant analysis in Spanish (and Sansan) samples of *Anchitherium*. Abbreviations as in Tables 2 and 10. Legend as in Fig. 5.

tras que en los bosques tropicales decídus y sabanas hay más frutos disponibles a lo largo del año debido a la menor estacionalidad térmica (CORLETT, 1998). La sincronidad de la fructificación está determinada por la estacionalidad térmica de manera que en los

ambientes subtropicales la disponibilidad de fruta para alimentación está más limitada a ciertos períodos del año que en los tropicales. La duración de dichos períodos favorables aumenta gradualmente al disminuir la estacionalidad térmica en las áreas tropicales. En los subtrópicos las temperaturas invernales imponen en mayor o menor medida ciclos anuales regulares a los niveles de individuo, población y comunidad (SHUKLA & RAMAKRISHNAN, 1982; NEWTON, 1988; CORLETT, 1993) mientras que en las áreas tropicales hay una mayor diversidad de patrones fenológicos (SARMIENTO & MONASTERIO, 1983; CORLETT & LAFRANKIE, 1998) y mayor variación interanual que en las zonas extratropicales (CORLETT & LAFRANKIE, 1998). A pesar de la marcada estacionalidad hídrica en el trópico, el desarrollo fenológico de las diferentes especies de plantas es asincrónico. Todos los períodos del año parecen ser favorables al menos para la realización de ciertas fenofases en uno u otro grupo de especies vegetales (SARMIENTO & MONASTERIO, 1983). De esta manera se encuentran especies en fase de fructificación tanto durante la época seca como en distintos momentos de la estación de lluvias (SCHULTZ, 1995).

Otra posible explicación podría ser la existencia de una mayor presión de predación en las laurisilvas que en los ambientes tropicales. Mayores tasas de predación pueden requerir un procesamiento más rápido del alimento para evitar a los predadores. En las laurisilvas la predación puede resultar más fácil para un predador solitario que caza al acecho y es difícilmente localizable. Además, *Anchitherium* debió ser gregario (CERDEÑO, 1989) por lo que resultaría una presa fácil de detectar. En ambientes más abiertos este gregarismo le favorecería pues permite una mayor capacidad de detección de los predadores, pero no es ventajoso en ambientes forestales densos como son las laurisilvas. Sin embargo, si fuera éste el caso se observaría un menor tamaño relativo de la dentición en sabanas que en bosques tropicales decídúos, lo cual no concuerda con la Fig. 7. No obstante, esta posibilidad no puede descartarse totalmente pues las diferencias estructurales entre estos dos biomas entre sí son menores que las diferencias entre cualquiera de ellos y una laurisilva. De hecho, WALTER (1970) considera las sabanas como un ecotono entre el bosque tropical y los desiertos. Esto podría afectar a los resultados obtenidos, marcando grandes diferencias entre laurisilva y los otros dos biomas pero no entre sabana y bosque tropical decídúo.

Abundancia relativa de Anchitherium

No existe correlación significativa ($r = -0,489$; $p = 0,127$; $n = 11$) entre la abundancia relativa de *Anchitherium* en una serie de yacimientos y los valores de estos en el segundo factor del ACP (Fig. 8a). No obstante, se observa que sí existiría una correlación negativa que resulta significativa ($r = -0,727$; $p = 0,017$; $n = 10$) si se excluye del análisis Paracuellos 3. Este yacimiento constituye el último de los que poseemos datos de abundancia y corresponde a la biozona G (MN6), ligeramente posterior al momento de cambio en las faunas ibéricas debido un progresivo aumento de la humedad que se inicia en el límite MN5-MN6 (VAN DER MEULEN & DAAMS, 1992; DAAMS *et al.*, 1999b). Esta fase de cambio climático, con el consecuente reajuste faunístico pudo haber influido en la relación de *Anchitherium* frente a otros posibles competidores, cambiando la relación existente hasta ese momento entre la temperatura y su abundancia relativa en las comunidades.

Por lo tanto, durante la mayor parte del período temporal estudiado, *Anchitherium* representa un mayor porcentaje de la fauna en los yacimientos que tienen menores valores en este factor, es decir, en los yacimientos que debieron tener temperaturas menos cálidas. Una mayor abundancia de *Anchitherium* en las zonas extratropicales resulta coherente si se tiene en cuenta que los Anchitheriinae tuvieron que alcanzar grandes latitudes para llegar a Eurasia a través de Beringia. Resulta lógico pensar que una especie de ecología forestal tropical difícilmente hubiera conseguido sobrevivir en los ambientes predominantes en tales latitudes. Por tanto, debemos suponer que la aparición de *Anchitherium* en ambientes tropicales del Mioceno inferior de la Península Ibérica se daría como una adaptación secundaria.

No existen diferencias significativas en la abundancia relativa ($F = 1,253$, $p = 0,336$) entre las poblaciones pertenecientes a yacimientos con distinta duración del período seco (Fig. 8b).

Especies

Primer clado

A. aurelianense se muestra como una especie poco especializada que ocupaba desde biomas forestales con un período seco anual (Buñol –BUN- y Artenay –ARY-) a las laurisilvas sin sequía (Ágreda –AGR-, Chilleurs-aux-Boix –CHI-), en áreas tanto subtropicales como tropicales (Fig. 3). A pesar de las características morfológicas de esta especie (piezas

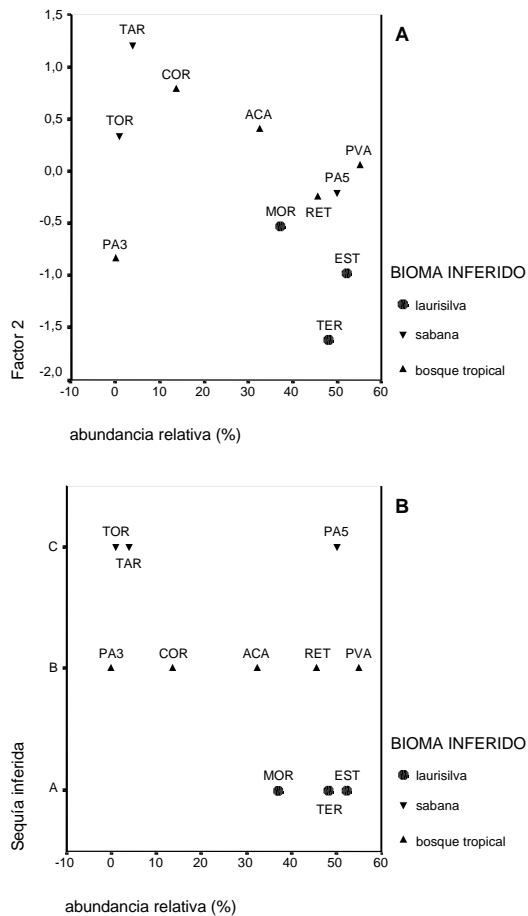


Fig. 8.- a) Abundancia relativa de *Anchitherium* (% del total de la fauna de macromamíferos) en relación con el valor del componente 2 del ACP en yacimientos españoles del Aragoniense. b) Abundancia relativa de *Anchitherium* (% del total de la fauna de macromamíferos) en relación con la duración de la sequía, inferida a partir del análisis discriminante, en yacimientos españoles del Aragoniense. Los datos de abundancia relativa proceden de ALFÉREZ *et al.* (1982), MORALES *et al.* (1993) y AMEZUA *et al.* (2000). Siglas como en Tablas 2 y 10. Leyenda como en la Fig. 5.

Fig. 8.- a) Relative abundance of *Anchitherium* (% of the total large mammal fauna) plotted to PCA component 2 value in Aragonian Spanish fossil sites. b) Relative abundance of *Anchitherium* (% of the total large mammal fauna) plotted to inferred dry period duration from discriminant analysis in Aragonian Spanish fossil sites. Relative abundance data from ALFÉREZ *et al.* (1982), MORALES *et al.* (1993) and AMEZUA *et al.* (2000). Abbreviations as in Tables 2 and 10. Legend as in Fig. 5.

dentales de pequeño tamaño, esqueleto apendicular robusto), que harían de ella un típico ramoneador habitante de áreas boscosas densas, nuestro análisis

ha mostrado que podría haberse tratado de un animal relativamente ubiquista. Quizás la ocupación de estos diversos ambientes pudo verse favorecida por el cambio climático que posibilitó el paso de los *Anchitheriinae* por Beringia. Un proceso de enfriamiento tuvo lugar durante la biozona Z (VAN DER MEULEN & DAAMS, 1992). Este cambio debió afectar a *Protaceratherium minutum* (CUVIER, 1825), un rinoceronte cursorial de pequeño tamaño que había sido un componente muy importante de las faunas ibéricas del Mioceno inferior. La progresiva disminución de la humedad durante las biozonas A-C debió favorecer a *Anchitherium* en detrimento de *Protaceratherium minutum*. Este hecho, junto a la adaptabilidad de *Anchitherium aurelianense*, pudo permitirle expandir su área de distribución por todo el Paleártico en tan escaso tiempo después de que los *Anchitheriinae* hubieran atravesado Beringia desde Norteamérica.

A. corcolense sólo se encuentra en un yacimiento (Córcoles -COR-), para cuyo bioma se infieren unas condiciones de bosque tropical deciduo (Fig. 3). Esta especie presenta un tamaño relativo de la dentición muy pequeño en relación con el tamaño corporal lo cual, como se ha comentado anteriormente, podría estar relacionado con las condiciones climáticas en las que vivió esta especie. La gran robustez de su esqueleto apendicular se podría relacionar con una adaptación al hábitat forestal. Como se ha mencionado en el apartado anterior, si suponemos que los primeros *Anchitheriinae* eurasiáticos eran de ecología extratropical la ocupación de los ambientes tropicales ibéricos supondría una adaptación secundaria.

A. castellanum sólo se encuentra en La Retama (RET), que ha sido determinada como un bosque tropical deciduo (Fig. 3). En esta especie, en comparación con las anteriores, se produce un gran aumento del tamaño de la dentición con respecto al tamaño corporal (SÁNCHEZ *et al.*, 1998; SALESA *et al.*, 2001). Esto podría relacionarse, como se ha visto más arriba, con la estacionalidad inferible para este yacimiento, relativamente alta, situándose cerca del límite entre las áreas tropicales y subtropicales. También en esta especie se observa una gran robustez del esqueleto de las extremidades (SÁNCHEZ *et al.*, 1998).

A pesar de que *A. parequinum* sólo aparece en un yacimiento, El Terrero (TER), resulta destacable la posición de este cerca del extremo negativo del factor 2 (Fig. 3). Este yacimiento presentaría un bioma de laurisilva fresca. Esta especie muestra unas características del esqueleto postcranial muy derivadas.

La primera falange es larga y estrecha, notablemente grácil, similar a la de équidos más derivados como los Equinae y muy diferente de la típica del género, corta y robusta (SÁNCHEZ *et al.*, 1998; SALESA *et al.*, 2001). La elongación de los elementos apendiculares distales se relaciona con el aumento de las capacidades cursoriales (GAMBARYAN, 1983) y su desarrollo en esta especie puede interpretarse como indicativo de un cambio en el modo de locomoción en relación a la más antigua *A. aurelianense* (SALESA *et al.*, 2001). No obstante, aunque esta mayor cursorialidad de *A. parequinum* podría explicarse como una adaptación a los ambientes abiertos, su reducido tamaño hacía de ella un habitante típicamente forestal.

Segundo clado

A. matritense se encontraría tanto en laurisilvas (Estación Imperial –EST-) como en bosques tropicales frescos (Puente de Vallecas –PVA-) (Fig. 3). Esta especie presenta un tamaño relativo de la dentición grande en relación con el tamaño corporal lo cual podría interpretarse, como se vio anteriormente, como una adaptación a una dieta menos nutritiva debido a las características fenológicas de la vegetación predominante, determinadas por una relativamente elevada estacionalidad térmica.

La distribución ambiental de *A. alberdiae* se centra en los bosques tropicales (Paseo de las Acacias –ACA y La Hidroeléctrica –HID) (Fig. 3). *A. matritense* y *A. alberdiae* son especies morfológicamente muy similares, diferenciándose únicamente en que ésta última posee un P1 significativamente más pequeño y carece de P1. Estas diferencias en dos especies contemporáneas indican, posiblemente, una segregación trófica entre ambas. Aunque podían ocupar el mismo bioma de bosque tropical, pudieron haber tenido una selección de hábitat diferencial, seguramente con *A. matritense* centrado en las áreas más húmedas.

Los yacimientos con *A. cursor* (Somosaguas –SOM-, Alhambra-Túneles –ATU-) han sido interpretados como sabanas (Fig. 3). En esta especie se produce el desarrollo de adaptaciones postcraneales claramente cursoriales, como es la presencia de una quilla central completa, es decir, desarrollada desde el borde anterior al posterior, en la epífisis distal de los metatarsianos terceros (SÁNCHEZ *et al.*, 1998; SALESA *et al.*, 2001). Este carácter se interpreta como un mecanismo que impide los movimientos laterales de la primera falange durante la locomoción. *A. cursor* es la única especie de Anchitheriinae que presen-

ta este carácter, propio de los Equinae (SALESA *et al.*, 2001). Esta adaptación hacia una mayor cursorialidad le habría posibilitado una mayor velocidad en la carrera lo cual supondría una ventaja a la hora de huir de sus predadores (Fig. 9).

A. procerum se ha encontrado en las sabanas de Paracuellos 5 (PA5) (Fig. 3). Esta especie presenta una foseta supraarticular distal en el tercer metacarpiano que indicaría un rango de extensión mayor del dedo, es decir, se posibilita una mayor rotación de la primera falange. Este carácter, compartido con *A. cursor*, representa una adaptación cursorial, porque al extender más el dedo se produce una mayor carga del aparato suspensor (THOMASON, 1986). Por otro lado, *A. procerum* es una de las especies más grandes dentro de los Anchitheriinae españoles (SÁNCHEZ *et al.*, 1998; SALESA *et al.*, 2001). Esto podría también considerarse, en este caso como una adaptación a ambientes abiertos, porque el coste de la locomoción rápida es mayor para las formas pequeñas que para las grandes (TAYLOR *et al.*, 1982) y la velocidad máxima de un animal está relacionada con el tamaño corporal, siendo mayor en las especies más grandes debido a que poseen una mayor longitud de zancada (CALDER III, 1984). Además, un gran tamaño corporal se relaciona con una organización social más compleja y una mayor resistencia, características de gran importancia para la prevención de la depredación (ALBERDI *et al.*, 1995c).

A. hippoides (Apéndice 1) se encuentra en varios yacimientos, que se distribuyen desde las sabanas (Toril 3 –TO3-, Pontlevoy –PON- y Sansan –SAN-) a los bosques tropicales deciduos (Arroyo del Val –AVA- y Paracuellos 3 –PA3-). Como en el caso de *A. aurelianense* se trata de una especie relativamente ubicua. La aparición de este inmigrante de origen europeo en la Península Ibérica durante la MN 6 está probablemente relacionada con un periodo húmedo que se inicia al comienzo de esta zona, detectado en función de los estudios sobre comunidades de roedores de la cuenca de Calatayud-Teruel (VAN DER MEULEN & DAAMS, 1992; DAAMS *et al.*, 1999b), y que da lugar a un colapso de las comunidades preexistentes, adaptadas a condiciones de mayor aridez, coincidente con la aparición y establecimiento de numerosos inmigrantes norteños (DAAMS *et al.*, 1999b). Resulta destacable el hecho de que a pesar de su amplitud ecológica, esta especie nunca resultó abundante en las faunas ibéricas. Este hecho quizá esté relacionado con la competencia que existiría con *Alicornops*



Fig. 9.- Reconstrucción del yacimiento Aragoniense de Somosaguas (Madrid). *Amphicyon* sp. atacando a un ejemplar juvenil de *Anchitherium* cf. *A. cursor*. Ilustración de Israel M. SÁNCHEZ.

Fig. 9.- Reconstruction of the Aragonian fossil site of Somosaguas (Madrid). *Amphicyon* sp. hunting a juvenile of *Anchitherium cursor*. Drawing by Israel M. SÁNCHEZ.

simorreense (LARTET, 1851), como se comentará más adelante.

A. sampelayoi

El material de esta especie es muy escaso no permitiendo la realización de inferencias filogenéticas, por lo cual no puede ser asociada a ninguno de los dos clados anteriores. Por otro lado, no se puede descartar la posibilidad de que no existiera ninguna relación con ellos y fuera un inmigrante de origen desconocido.

Esta especie fue contemporánea de los primeros inmigrantes de la tribu Hipparionini, apareciendo sus restos asociados en algunos yacimientos del Vallesense inferior (Nombrevilla 1 –NO1-, Doué-La-Fontaine –DLF-).

A. sampelayoi, el *Anchitheriinae* ibérico de mayor talla, se ubicaría en áreas tropicales con mayor o menor tendencia a la aridez. No obstante, no es posible hacer inferencias ecomorfológicas dada la escasez del material existente.

Anchitherium sp.

Muchas de las localidades en las que aparecen los últimos anquiterinos españoles no disponen de suficiente material bien conservado para poder determinarlos a nivel específico (Henares 1 –HE1-, Moraleja de en medio –MOE-, Cerro del Otero –OTE-, Nombrevilla 2 –NO2-, Montejo de la Vega –MON-). Son integrantes de faunas cuyas características las sitúan en ambientes muy variados (bosques tropicales, sabanas, laurisilvas). Por otro lado, los restos indeterminados de la parte baja del Aragoniense pertenecen a yacimientos señalados como de biomas forestales, húmedos (laurisilvas en Artesilla –ART-) o secos (bosques tropicales deciduos en Tarazona –TAR-).

Yacimientos sin *Anchitherium*

Los yacimientos en los que no se ha encontrado *Anchitherium*, pero que por hallarse dentro o en los límites de su rango estratigráfico podrían haberlo presentado, se ubican en el ámbito de las laurisilvas

(Castell de Barberà –CBB-) y bosques tropicales (Can Llobateras –CLL- y Can Posic –CPO-) del Vallès-Penedès, así como en sabanas (Hostalets de Pierola Inferior –HPI-, Valles de Fuentidueña –VFU-, Hostalets de Pierola Superior –HPS- y Pedregueras –PED-) (Fig. 3). El hecho de que en tal variedad de ambientes no aparezcan restos de *Anchitherium* parece indicar que su desaparición no estuvo relacionada con cambios climáticos. Ya durante el Aragoniense superior *Anchitherium* había sufrido una disminución drástica en las faunas ibéricas, quizá por competencia con *Alicornops simorrense*, una especie de rinoceronte ramoneador cursorial y de pequeño tamaño que pudo haber sido gregario (CERDEÑO & NIETO, 1995; CERDEÑO 1998). El progresivo aumento de la humedad que se inició en la biozona F (VAN DER MEULEN & DAAMS, 1992) pudo haber favorecido a este rinoceronte (CERDEÑO & NIETO, 1995) en contraposición a las especies de *Anchitherium* que se habían desarrollado en la Península Ibérica, adaptadas a ambientes más secos, o al inmigrante *A. hippoides*.

ESCENARIO AMBIENTAL PARA LA EVOLUCIÓN DE *ANCHITHERIUM*: EL BINOMIO EQUIDAE-RHINOCEROTIDAE DURANTE EL MIOCENO INFERIOR Y MEDIO

Durante el Mioceno inferior y medio se observa en la Península Ibérica la alternancia, como grupo predominante en los yacimientos, de los Equidae y de una serie de especies de Rhinocerotidae cursoriales y de pequeño tamaño. Ambos grupos presentaban una serie de características comunes. Sus restos son muy abundantes en ciertos yacimientos, por lo cual se podría considerar que tenían un comportamiento gregario (CERDEÑO, 1989), el cual supondría un modo de defensa frente a los predadores, compensando su pequeño tamaño y la falta de armas defensivas (CERDEÑO & NIETO, 1995; CERDEÑO, 1998). Por otro lado, presentan una estructura dental muy similar, con una dentición braquiodonta que indica una alimentación de tipo ramoneador. Estas características comunes sugieren que pudo haber existido un cierto grado de competencia entre los dos grupos. La alternancia entre ambos en la Península Ibérica pudo deberse a las variaciones climáticas que acaecieron durante el Mioceno (CERDEÑO, 1989, 1992).

En el Mioceno inferior (biozonas Y-Z; MN2) encontramos a *Protaceratherium minutum* durante una fase húmeda. Tras un periodo de enfriamiento apareció *Anchitherium* que constituyó, tras una pri-

mera fase (biozona C; MN4) de coexistencia con una gran diversidad de rinocerontes (CERDEÑO, 1992; CERDEÑO & NIETO, 1995), el ramoneador dominante de las faunas españolas. En la Fig. 10 se muestra la evolución de la diversidad en ambas familias y su relación con las variaciones climáticas interpretadas en función de las faunas de roedores de la cuenca de Calatayud-Teruel (VAN DER MEULEN & DAAMS, 1992; ALCALÁ *et al.*, 2000).

Como se ha visto anteriormente, la abundancia relativa de *Anchitherium* estuvo determinada en gran parte por la temperatura (Fig. 8a). En las áreas más cálidas su nicho ecológico como ramoneador gregario debió haber sido ocupado por otro grupo. Un ejemplo de esto lo podemos observar en el yacimiento de Tarazona, en el cual la especie dominante es el Paleomerycidae *Tauromeryx turiasonensis* (ASTIBIA & MORALES, 1987), que constituye más del 60 % de los restos encontrados en este yacimiento (MORALES *et al.*, 1993; AZANZA *et al.*, 1997; GENTRY *et al.*, 1999). Por otro lado, en numerosos yacimientos del Aragoniense medio se da la coexistencia de *Anchitherium* e *Hispanotherium matritense* (DE PRADO, 1864). Esta especie es otro pequeño rinoceronte cursorial y gregario (CERDEÑO, 1989; CERDEÑO & NIETO, 1995; CERDEÑO, 1998) pero en este caso se trata de una especie con dentición subhypsodontá con mucho cemento, por lo que se ha inferido para ella una alimentación de tipo pastador y la ocupación preferente de ambientes abiertos (CERDEÑO, 1989; CERDEÑO & NIETO, 1995).

Consecuentemente, durante la biozona D (Aragoniense medio; MN5) podemos ver como el grupo presente mayoritariamente en un yacimiento es determinado por las condiciones ambientales. En un ambiente forestal predominaría *Anchitherium*, tanto en los bosques tropicales (La Retama –RET-, Paseo de las Acacias –ACA-) como en los densos bosques de laurisilva (El Terrero –TER-, Estación Imperial –EST-). En las áreas de sabana predominarían el Rhinocerotidae *Hispanotherium* (Torrijos –TOR-) o los Paleomerycidae (Tarazona –TAR-), probablemente dependiendo de las condiciones locales.

En las biozonas E-F (Aragoniense medio; MN5-MN6) el cambio de las condiciones ambientales favoreció a una serie de especies de *Anchitherium* adaptadas a biomas en los que existía un periodo de aridez anual (*A. matritense*, *A. procerum* y *A. cursor*). La desaparición de *Hispanotherium*, el cual en teoría se habría visto favorecido en las condiciones climáticas

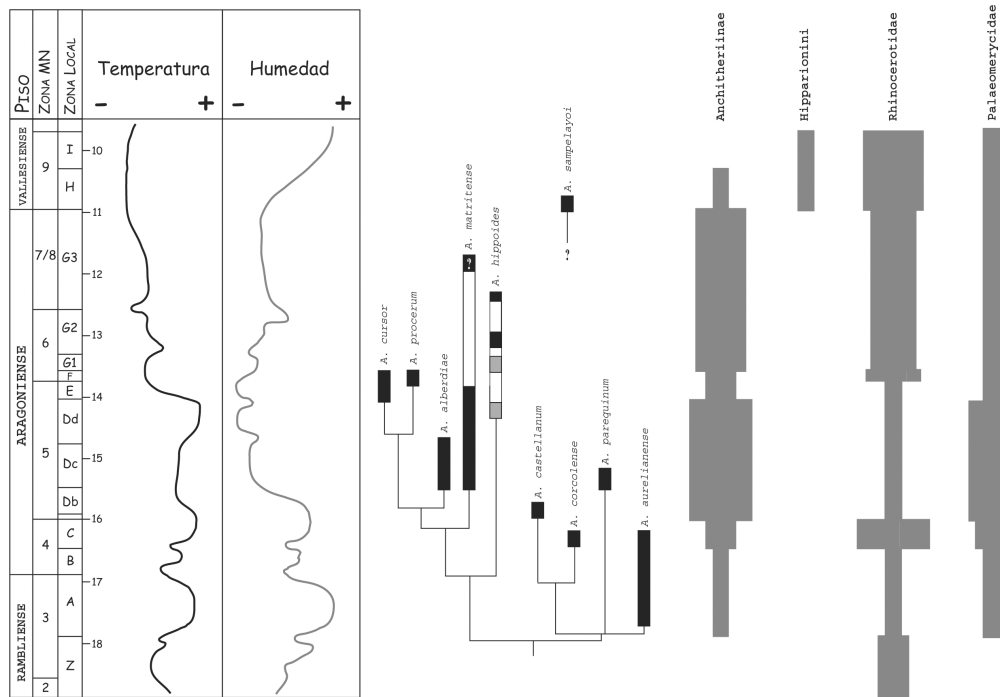


Fig. 10.- Representación esquemática del rango estratigráfico de las especies españolas de *Anchitherium* y sus relaciones (modificado de SANCHEZ *et al.*, 1998). Diversidad de los Equidae, Rhinocerotidae y Palaeomerycidae del Mioceno Ibérico (FRAILE *et al.*, 2000) comparada con los cambios paleoclimáticos globales (VAN DER MEULEN & DAAMS, 1992; ALCALÁ *et al.*, 2000). Zonas MN *sensu* DE BRUIJN *et al.* (1992) y CALVO *et al.* (1993). Biozonas locales *sensu* VAN DER MEULEN & DAAMS (1992), CALVO *et al.* (1993) y ALCALÁ *et al.* (2000). En el cladograma: Gris, registro francés; negro, registro español.

Fig. 10.- Schematic representation of the Spanish *Anchitherium* species stratigraphic range and their relationships (modified from SANCHEZ *et al.*, 1998). Diversity of Iberian Miocene Equidae, Rhinocerotidae and Palaeomerycidae (FRAILE *et al.*, 2000) compared with global paleoclimatic changes (VAN DER MEULEN & DAAMS, 1992; ALCALÁ *et al.*, 2000). MN zones after DE BRUIJN *et al.* (1992) and CALVO *et al.* (1993). Local biozone after VAN DER MEULEN & DAAMS (1992), CALVO *et al.* (1993) and ALCALÁ *et al.* (2000). In the cladogram: Grey, French record; black, Spanish record.

inferidas para estos yacimientos, ha sido relacionada con el brusco enfriamiento detectado en los estudios sobre faunas de roedores de estas biozonas (VAN DER MEULEN & DAAMS, 1992; CERDEÑO & NIETO, 1995).

En la biozona G (Aragoniense superior; MN6-MN7/8) *Anchitherium* fue reemplazado como componente mayoritario de las faunas por *Alicornops simorreense*, un inmigrante norteño (CERDEÑO, 1989; CERDEÑO & NIETO, 1995) mejor adaptado a las condiciones progresivamente más húmedas de este momento. Los restos de *Anchitherium* en esta biozona son muy escasos, no pudiendo ser determinados a nivel específico en la mayor parte de los yacimientos. Tan sólo el inmigrante norteño *A. hippoides* ha podido ser determinado en tres de los yacimientos de esta

biozona (Arroyo del Val, Paracuellos 3 y Toril 3; Apéndice 1) y *Anchitherium* cf. *A. matritense* se ha encontrado en otro yacimiento no estudiado en este trabajo (La Cistérniga).

Con la llegada en el Vallesiense (biozona H; MN9) de los Hipparionini, *Alicornops* fue progresivamente desplazado, llegando a desaparecer antes del Turoliense (CERDEÑO 1992; CERDEÑO & NIETO, 1995; CERDEÑO, 1998; CERDEÑO & SÁNCHEZ, 2000). En este momento se aprecia en Europa una variación en el patrón de tamaño corporal dentro de la familia Rhinocerotidae. A partir de entonces ya no volverán a existir rinocerontes gregarios de pequeño tamaño, sino que todas las especies supervivientes serán de gran tamaño y poco abundantes (CERDEÑO, 1998).

En el Vallesiense los Hipparionini se diversifican en gran medida llegando a ocupar diversos hábitats, desde las áreas abiertas a los bosques, en donde se encontrarían las especies de menor tamaño (ORTIZ JAUREGUIZAR & ALBERDI, este volumen). No obstante, los Hipparionini habían desarrollado una dentición hipsodonta que les posibilitaría una alimentación con un elevado contenido de gramíneas. Con ello el nicho de los pequeños ramoneadores gregarios dejaría de estar dominado por los perisodáctilos durante el Mioceno superior, pasando a ser propio de los artiodáctilos.

AGRADECIMIENTOS

Queremos dedicar este trabajo a Remmert DAAMS, gran paleontólogo, magnífico mentor y espléndido amigo.

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a M^a.D. PESQUERO (Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid) por la ayuda prestada. La Dra. N. LÓPEZ MARTÍNEZ (Universidad Complutense de Madrid) puso a nuestra disposición el material inédito procedente de las excavaciones realizadas en el yacimiento de Somosaguas durante los últimos años. Finalmente, los autores agradecen a los Dres. E. ORTIZ JAUREGUIZAR (Museo Paleontológico "Egidio Feruglio" de Trelew) y P. PELÁEZ-CAMPOMANES (Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid) las correcciones y comentarios realizados sobre el manuscrito final.

Uno de los autores (M.H.F.) disfruta de una beca postdoctoral concedida por la Consejería de Educación de la Comunidad Autónoma de Madrid, financiada por esta y por el Fondo Social Europeo. La realización de este trabajo se enmarca dentro de varios proyectos de la CICYT (PB98-0691-C03-01; PB98-0691-C03-02) y del Ministerio de Ciencia y Tecnología (AE00-0256-DIF).

BIBLIOGRAFÍA

- ABUSCH-SIEWERT, S. 1983. Gebißmorphologische Untersuchungen an Eurasiatischen Anchitherien (Equidae, Mammalia) unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelhausen. *Cour. Forschita-Institute Senckenbergiae*, **62**:1-361.
- AGUIRRE, E., ALBERDI, M.T., JIMÉNEZ, E., MARTÍN ESCORZA, C., MORALES, J., SESÉ, C. & SORIA, D. 1982. Torrijos: nueva fauna con *Hispanotherium* de la cuenca media del Tajo. *Acta Geologica Hispanica*, **17** (1/2): 39-61.
- ALBERDI, M.T. 1974. Las "faunas de *Hipparion*" de los yacimientos españoles. *Estudios Geológicos*, **30**: 189-212.
- ALBERDI, M.T. (Coord.) 1981. Geología y Paleontología del yacimiento Neógeno continental de los Valles de Fuentidueña, Segovia (España). *Estudios Geológicos*, **37** (5/6): 339-516.
- ALBERDI, M.T. & BONADONNA, F.P. 1988. Equidae (Perissodactyla, Mammalia): extinctions subsequent to the climatic changes. *Revista Española de Paleontología*, **3**: 39-43.
- ALBERDI, M.T. & BONADONNA, F.P. 1990. Climatic changes and presence of *Hipparion* in the Mediterranean area. *Paléobiologie continentale*, **17**: 281-290.
- ALBERDI, M.T., ORTIZ JAUREGUIZAR, E. & PRADO, J.L. 1995a. Revisión sistemática, paleoecología y evolución de los estenonios europeos (Perissodactyla, Equidae). In: *XI Jornadas de Paleontología*. G. LÓPEZ, A. OBRADOR & E. VICENS, Eds. pág. 17.
- ALBERDI, M.T., ORTIZ JAUREGUIZAR, E. & PRADO, J.L. 1995b. Evolución de las comunidades de mamíferos continentales del Cenozoico Superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista Española de Paleontología*, **10** (1): 30-36.
- ALBERDI, M.T., ORTIZ JAUREGUIZAR, E. & PRADO, J.L. 1998. A quantitative review of the European stenoroid horses. *Journal of Paleontology*, **72** (2): 371-387.
- ALBERDI, M.T., PRADO, J.L. & ORTIZ JAUREGUIZAR, E. 1995c. Patterns of body size changes in fossil and living Equini (Perissodactyla). *Biological Journal of the Linnean Society*, **54**: 349-370.
- ALCALÁ, L., ALONSO-ZARZA, A.M., ÁLVAREZ SIERRA, M.A., AZANZA, B., CALVO, J.P., CAÑAVERAS, J.C., VAN DAM, J.A., VAN DER MEULEN, A.J., MORALES, J., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., PÉREZ GONZÁLEZ, A., SÁNCHEZ MORAL, S., SANCHO, R. & SANZ RUBIO, E. 2000. El registro sedimentario y faunístico de las cuencas de Calatayud-Daroca y Teruel. Evolución paleoambiental y paleoclimática durante el Neógeno. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, **13** (2): 323-343.
- ALFÉREZ, F., ÍNIGO, C., MOLERO, G. & MALDONADO, E. 1999. El registro fósil de Córcoles (Guadalajara), España: reflejo de la vida en La Alcarria en el Mioceno Inferior. In: *La Huella del pasado. Fósiles de Castilla-La Mancha*. E. AGUIRRE & I. RABANO, Eds. págs. 261-273. Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, Toledo.
- ALFÉREZ, F., MOLERO, G., BREA, P., SANTAFÉ, J.V. 1982. Precisiones sobre la geología, fauna, cronoestratigrafía y paleoecología del yacimiento Mioceno de Córcoles. *Revista de la Real Academia de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*, **66** (2): 249-276.
- ÁLVAREZ RAMIS, C. 1975. Quelques considérations ecologiques sur le gisement vallesien de Can Llobateres (Barcelone, Espagne). *Comptes Rendus du 100e Congrès National des Sociétés Savantes*, **2**: 11-16.
- ÁLVAREZ RAMIS, C. & DOUBINGER, J. 1981. Sur la paleobotanique du gisement miocène de Buñol (Valencia, Espagne). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)*, **79**: 173-179.
- ÁLVAREZ SIERRA, M.A., CALVO, J.P., MORALES, J., ALONSO-ZARZA, A., AZANZA, B., GARCÍA PAREDES, I., HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, M., VAN DER MEULEN, A.J., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., QUIRALTE, V., SALESA, M.J., SÁNCHEZ, I. M. &

- SORIA, D. Este volumen. El tránsito Aragoniense-Vallesiense en el área de Daroca-Nombrevilla (Zaragoza, España). *Coloquios de Paleontología, Volumen Extraordinario*, 1:
- AMEZUA, L., SALESA, M.J., PÉREZ, B., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., FRAILE, S., MORALES, J. & NIETO, M. 2000. Paleoecología. In: *Patrimonio paleontológico de la Comunidad de Madrid*. J. MORALES, M. NIETO, L. AMEZUA, S. FRAILE, E. GÓMEZ, E. HERRÁEZ, P. PELÁEZ-CAMPOMANES, M.J. SALESA, I.M. SÁNCHEZ, D. SORIA, Eds. págs 155-172. Consejería de Educación de la Comunidad de Madrid. Madrid.
- ARAKAWA, H. & TAGA, S. 1969 Climate of Japan. In: *Climates of Northern and Eastern Asia. World Survey of Climatology*, vol. 8. H. ARAKAWA, Ed. págs 119-158. Elsevier Publishing Company, Amsterdam.
- ASTIBIA, H., MORALES, J. & SESÉ, C. 1981. Tarazona de Aragón, nueva fauna miocena de vertebrados. *Turiaso*, 2: 197-203.
- ASTIBIA, H. & MORALES, J. 1987. *Triceromeryx turiasoniensis* nov. sp. (Palaeomerycidae, Artiodactyla, Mammalia) del Aragoniense medio de la cuenca del Ebro (España). *Paleontología i Evolució*, 21: 75-115.
- AZANZA, B., NIETO, M., SORIA, D. & MORALES, J. 1997. El registro Neógeno de los Cervoidea (Artiodactyla, Mammalia) de España. In: *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico*. J.P. CALVO & J. MORALES, Eds. págs. 41-44. Departamento de Petrología y Geoquímica de la Universidad Complutense de Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Museo de Cuenca. Madrid.
- BARRÓN, E., RIVAS CARBALLO, M.R. & VALLE, M.F. 1996. Síntesis bibliográfica de la vegetación y clima de la Península Ibérica durante el Neógeno. *Revista Española de Paleontología*, N.º. **Extraordinario**: 225-236.
- BARRÓN, E. & DE SANTISTEBAN, C. 1999. Estudio palinológico de la cuenca miocena de Rubielos de Mora (Teruel, España). Aspectos paleoecológicos y paleobiogeográficos. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)*, 95 (1/4): 67-82.
- BARRÓN, E. & DIÉGUEZ, C. 2001. Estudio macroflorístico del Mioceno Inferior lacustre de la Cuenca de Rubielos de Mora (Teruel, España). *Boletín Geológico y Minero*, 112 (2): 13-56
- BARTHOLOMEW, J.C., CHRISTIE, J.H., EWINGTON, A., GEELAN, P.J.M., LEWIS OBE, H.A.G., MIDDLETON, P. & WINKLEMAN, B. (Eds.) 1989. *The Times Atlas of the World*. Times Books, London.
- BERNOR, R.L., KOUFOS, G.D., WOODBURN, M.O. & FORTELIUS, M. 1996. The evolutionary history and biochronology of European and Southwest Asian Late Miocene and Pliocene hipparionine horses. In: *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. R.L. BERNOR, V. FALBUSCH & H.-W. MITTMANN, Eds. págs. 307-338. Columbia University Press. New York.
- DE BONIS, L., BOUVRAIN, G., GERAADS, D. & KOUFOS, G. 1992. Multivariate study of late Cenozoic mammalian faunal compositions and paleoecology. *Paleontología i Evolució*, 24-25: 93-101.
- DE BONIS, L., BOUVRAIN, G. & KOUFOS, G. 1999. Palaeoenvironments of late Miocene primate localities in Macedonia, Greece. In: *Hominid evolution and climatic change in Europe, Vol. 1. The evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe*. J. AGUSTÍ, L. ROOK, & P. ANDREWS, Eds. págs. 413-435. Cambridge University Press. Cambridge.
- DE BRUIJN, H., DAAMS, R., DAXNER-HÖCK, G., FAHLBUSCH, V., GINSBURG, L., MEIN, P. & MORALES, J. 1992. Report of the RCMNS working group of fossil mammals, Reinsburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy*, 26 (2/3): 65-118.
- BULTOT, F. & GRIFFITHS, J.F. 1972 The Ecuatorial wet zone. In: *Climates of Africa. World Survey of Climatology, vol. 10*. J.F. GRIFFITHS, Ed. págs. 259-312. Elsevier Publishing Company. Amsterdam.
- CALDER III, W.A. 1984. *Size, function, and life history*. Harvard University Press. Cambridge.
- CALOI, L. 1997. New forms of equids in Western Europe and palaeoenvironmental changes. *Geobios*, 30 (2): 267-284.
- CALVO, J.P., DAAMS, R., MORALES, J., LÓPEZ MARTÍNEZ, N., AGUSTÍ, J., ANADÓN, P., ARMENTEROS, I., CABRERA, L., CIVIS, J., CORROCHANO, A., DÍAZ-MOLINA, M., ELIZAGA, E., HOYOS, M., MARTÍN-SUÁREZ, E., MARTÍNEZ, J., MOISSENET, E., MUÑOZ, A., PÉREZ-GARCÍA, A., PÉREZ-GONZÁLEZ, A., PORTERO, J.M., ROBLES, F., SANTISTEBAN, C., TORRES, T., VAN DER MEULEN, A.J., VERA, J.A., MEIN, P. 1993. Up-to-date Spanish continental Neogene synthesis and paleoclimatic interpretation. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 6 (3/4): 29-40.
- CERDEÑO, E. 1989. *Revisión de la Sistemática de los Rinoceros del Neógeno de España*. 429 págs. Tesis Doctoral. Editorial de la Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- CERDEÑO, E. 1992. Spanish Neogene Rhinoceroses. *Palaeontology*, 35 (2): 297-308.
- CERDEÑO, E. 1998. Diversity and evolutionary trends of the Family Rhinocerotidae (Perissodactyla). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 141: 13-34.
- CERDEÑO, E. 1999. Precisiones sobre unos datos presentados en "Fauna y Bioestratigrafía del yacimiento Aragoniense de Montejo de la vega de la Serrezuela (Segovia)". *Estudios Geológicos*, 55: 201-202.
- CERDEÑO, E. & NIETO, M. 1995. Changes in Western European Rhinocerotidae related to climatic variations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114: 325-338.
- CERDEÑO, E. & SÁNCHEZ, B. 2000. Intraspecific variation and evolutionary trends of *Alicornops simorreense* (Rhinocerotidae) in Spain. *Zoologica Scripta*, 29 (4): 275-305.
- CORBET, G.B. 1978. *The Mammals of the Palaearctic Region: a Taxonomic Review*. 314 págs. Cornell Univ. Press. London.
- CORBET, G.B. & HILL, J.E. 1992. *The Mammals of the Indomalayan Region: a Systematic Review*. 488 págs. Oxford University Press. Oxford.
- CORLETT, R.T. 1993. Reproductive phenology of Hong Kong shrubland. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 501-510.
- CORLETT, R.T. 1998. Frugivory and seed dispersal by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) Region. *Biological Reviews*, 73: 413-448.
- CORLETT, R.T. & LAFRANKIE, J.V. 1998. Potential impacts of climate change on tropical Asian forests through an influence on phenology. *Climatic Change*, 39: 439-453.
- COURT, A. 1974. The climate of the conterminous United States. In: *Climates of North America. World Survey of Climatology*,

- vol. 11. R.A. BRYSON & F.K. HARE, Eds. pp 193-343. Elsevier Publishing Company. Amsterdam.
- CUVIER, G. 1825. *Recherches sur les ossements fossiles*. 4514 págs. Doufour et D'Ocagne. Paris.
- DAAMS, R., VAN DER MEULEN, A.J., ÁLVAREZ SIERRA, M.A., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., CALVO, J.P., ALONSO ZARZA, M.A. & KRIGSMAN, W. 1999a. Stratigraphy and sedimentology of the Aragonian (Early to Middle Miocene) in its type area (North-Central Spain). *Newsletters on Stratigraphy*, **37** (3): 103-139.
- DAAMS, R., VAN DER MEULEN, A.J., PELÁEZ-CAMPOMANES, P. & ÁLVAREZ SIERRA, M.A. 1999b. Trends in rodent assemblages from the Aragonian (early-middle Miocene) of the Calatayud-Daroca Basin, Aragón, Spain. In: *Hominid evolution and climatic change in Europe, Vol. 1. The evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe*. J. AGUSTÍ, L. ROOK, & P. ANDREWS. Eds. págs. 127-139. Cambridge University Press. Cambridge.
- DORST, J. Y DANDELLOT, P. 1973. *A Field Guide to the Larger Mammals of Africa*. 302 págs. Collins. Londres.
- EISENMANN, V. 1995. What metapodial morphometry has to say about some Miocene Hipparions. In: *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. E.S. VRBA, G.H. DENTON, T.C. PARTRIDGE & L.H. BURCKLE, Eds. págs. 148-163. Yale University Press. New Haven.
- EISENMANN, V. 1998. Folivores et tondeurs d'herbe: forme de la symphyse mandibulaire des équides et des tapiridés (Perissodactyla, Mammalia). *Geobios*, **31** (1): 113-123.
- EISENMANN, V., ALBERDI, M.T., DE GIULI, C. & STAESCHE, U. 1988. Methodology. In: *Studying fossil horses, Vol. 1*. M. WOODBURNE & P. SONDAAR, Eds. págs. 1-71. E.J. Brill. Leiden.
- EISENMANN, V. & GUÉRIN, C. 1984. Morphologie fonctionnelle et environnement chez les Périssodactyles. *Geobios, Memoire Special*, **8**: 69-74.
- FLOWER, B.P. 1999. Warming without high CO₂? *Nature*, **399**: 313-314.
- FORSTEN, A. 1988. Middle Pleistocene replacement of stenonid horses by caballoid horses –ecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **65**: 23-33.
- FORSTEN, A. 1991. Size trends in Holarctic Anchitherines (Mammalia, Equidae). *Journal of Paleontology*, **65** (1): 147-159.
- FORSTEN, A. 1993. Size decrease in Late Pleistocene-Holocene caballoid horses (genus *Equus*), intra- or interspecific evolution? A discussion of alternatives. *Quaternary International*, **19**: 71-75.
- FORSTEN, A. 1996. Climate and the evolution of *Equus* (Perissodactyla, Equidae) in the Plio-Pleistocene of Eurasia. *Acta zoologica cracoviensia*, **39** (1): 161-166.
- FRAILE, S., AMEZUA, L., MORALES, J., NIETO, M., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., SALESA, M.J., & SÁNCHEZ, I.M. 2000. Marco general del Terciario. In: *Patrimonio paleontológico de la Comunidad de Madrid*. J. MORALES, M. NIETO, L. AMEZUA, S. FRAILE, E. GÓMEZ, E. HERRÁEZ, P. PELÁEZ-CAMPOMANES, M.J. SALESA, I.M. SÁNCHEZ, D. SORIA, Eds. págs 85-93. Consejería de Educación de la Comunidad de Madrid. Madrid.
- GAMBARYAN, P.P. 1983. *How mammals run*. 367 págs. Halsted Press, John Wiley & Sons. New York.
- GENTRY, A.W., RÖSSNER, G.E. & HEIZMANN, E.P.J. 1999. Suborder Ruminantia. In: *The Miocene Land Mammals of Europe*. E. RÖSSNER & K. HEISSIG, Eds. págs. 225-258. Verlag Dr. Friedrich Pfeil. München.
- GINSBURG, L. 1974. Les faunes de mammifères burdigaliens et vindoboniens des bassins de la Loire et de la Garonne. *Mémoire du Bureau pour la Recherche Géologique et Minière*, **78** (1): 153-167.
- GINSBURG, L. 1990. The faunas and stratigraphical subdivision of the Orleanian in the Loire Basin (France). In: *European Neogene Mammalian Chronology*. E.H. LINDSAY, V. FAHLBUSCH & P. MEIN, Eds. págs. 157-176. Plenum Press. New York.
- GINSBURG, L. & BULOT, C. 2000. Le cadre stratigraphique du site de Sansan. *Mémoires du Musée National d'Histoire Naturelle*, **183**: 39-67.
- GINSBURG, L., JANVIER, P., MORNAND, J. & POUIT, D. 1979. Découverte d'une faune de mamifères terrestres d'âge Vallésien dans le falun Miocène de Doué-la-Fontaine (Marne-et-Loire). *Compte Rendus Sommaire de la Societé Géologique de France*, **5-6**: 223-227.
- GREGOR, H.-J. 1990. Palaeoclimatic implications of Oligocene to Pliocene macrofloras in France, a preliminary review. *Paléobiologie continentale*, **17**: 329-343.
- GRIFFITHS, J.F. 1972a. Semi-arid zones. In: *Climates of Africa. World Survey of Climatology, vol. 10*. J.F. GRIFFITHS, Ed. págs 193-220. Elsevier Publishing Company. Amsterdam.
- GRIFFITHS, J.F. 1972b. Eastern Africa. In: *Climates of Africa. World Survey of Climatology, vol. 10*. J.F. GRIFFITHS, Ed. págs 313-348. Elsevier Publishing Company. Amsterdam.
- HALL, E.R. 1981. *The Mammals of North America, vol. I-II*. 1265 págs. John Wiley y Sons. New York.
- HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, M. 2001a. *Análisis paleoecológico y paleoclimático de las sucesiones de mamíferos del Plio-Pleistoceno ibérico*. 379 págs. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, M. 2001b. Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. *Global Ecology and Biogeography*, **10** (2): 189-204.
- HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, M. & PELÁEZ-CAMPOMANES, P. Este volumen. Ecomorphological characterization of Murinae and hypsodont "Cricetidae" (Rodentia) from the Iberian Plio-Pleistocene. *Coloquios de Paleontología, Volumen Extraordinario*, **1**:
- ÍNIGO, C. 1995. Diversidad métrica en *Anchitherium* (Equidae, Mammalia) y paleoecosistemas asociados. In: *XI Jornadas de Paleontología*. G. LÓPEZ, A. OBRADOR & E. VICENS, Eds. págs. 103-105.
- ÍNIGO, C. 1997. *Anchitherium corcolense* nov. sp., a new anchitherine (Equidae, Mammalia) from the early Aragonian site of Córcoles (Guadalajara, Spain). *Geobios*, **30**: 848-865.
- JANIS, C.M. 1990. The correlation between diet and dental wear in herbivorous mammals, and its relationship to the determination of diets of extinct species. In: *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*. A.J. BOUCOT, Ed. págs. 241-259. Elsevier. Amsterdam.
- KINGDON, J. 1971. *East African Mammals. An Atlas of Evolution in Africa. Vol. I*. 446 págs. Academic Press. Londres.

- KINGDON, J. 1979. *East African Mammals. An Atlas of Evolution in Africa. Vol. III. Part B (Large Mammals)*. 436 págs. Academic Press. Londres.
- KINGDON, J. 1982a. *East African Mammals. An Atlas of Evolution in Africa. Vol. III. Part C (Bovids)*. 393 págs. Academic Press. Londres.
- KINGDON, J. 1982b. *East African Mammals. An Atlas of Evolution in Africa. Vol. III. Part D (Bovids)*. 746 págs. Academic Press. Londres.
- LARTIET, 1851. *Notice sur la colline de Sansan*. J.A. Portes. Auch, **8**.
- LÓPEZ MARTÍNEZ, N., ÉLEZ VILLAR, J., HERNANDO HERNANDO, J.M., LUIS CAVIA, A., MAZO, A., MÍNGUEZ GANDÚ, D., MORALES, J., POLONIO MARTÍN, I., SALESA, M.J. & SÁNCHEZ, I.M. 2000. Los fósiles de vertebrados de Somosaguas (Pozuelo, Madrid). *Coloquios de Paleontología*, **51**: 69-85.
- MACFADDEN, B.J. 1992. *Fossil Horses: Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae*. 369 págs. Cambridge University Press. Cambridge.
- MACFADDEN, B.J. & SHOCKEY, B.J. 1997. Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. *Paleobiology*, **23** (1): 77-100.
- MACFADDEN, B.J., SOLOUNIAS, N. & CERLING, T.E. 1999. Ancient diets, ecology, and extinction of 5-million-year-old horses from Florida. *Science*, **283**: 824-827.
- VAN DER MADE, J. 1997. Los suioidea de la Península Ibérica. In: *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico*. CALVO & J. MORALES, Eds. págs. 109-112. J.P. Departamento de Petrología y Geoquímica de la Universidad Complutense de Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Museo de Cuenca. Madrid.
- VAN DER MADE, J. & MORALES, J. 1999. *Aureliachoerus* (Suidae, Mammalia) from Ágreda and other Miocene localities. *Geobios*, **32** (6): 901-914.
- MARSHALL, L.G. 1981. The Great American Interchange: an invasion-induced crisis for South American mammals. In: *Biotic Crises in Ecological and Evolutionary Time*. M.H., NITECKI, Ed. págs. 133-229. Academic Press. New York.
- MARSHALL, L.G. 1988. Land mammals and the Great American Interchange. *American Scientist*, **76**: 380-388.
- MARSHALL, L.G., WEBB, S.D., SEPKOSKI JR., J.J. & RAUP, D.M. 1982. Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science*, **215**: 1351-1357.
- MAZO, A.V., VAN DER MADE, J., JORDÁ, J.F., HERRÁEZ, E. & ARMENTEROS, I. 1998. Fauna y Bioestratigrafía del yacimiento Aragoniense de Montejo de la Vega de la Serrezuela (Segovia). *Estudios Geológicos*, **54** (5/6): 231-248.
- MAZO, A.V., JORDÁ, J.F., VAN DER MADE, J., HERRÁEZ, E. & ARMENTEROS, I. 1999. Montejo de la Vega de la Serrezuela (Segovia). Aportaciones a la bioestratigrafía del Aragoniense del sector SW de la Cuenca del Duero. *Temas Geológico-Mineros*, **26**: 274-275.
- VAN DER MEULEN, A.J. & DAAMS, R. 1992. Evolution of Early-Middle Miocene rodent faunas in relation to long-term palaeoenvironmental changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **93**: 227-253.
- VON MEYER, H. 1834. *Die fossilen Zähne und Knochen und ihre Ablagerung in der Gegend von Georgensmünd in Bayern*. J.D. Verlag Sauerländer. Frankfurt.
- VON MEYER, H. 1844. Die fossilen Knochen aus dem Tertiär-Gebilde des Cerro de San Isidro bei Madrid. *Neues Jahrbuch für Mineralogische, Geognesie, Geologische und Peterfaktenkunde*, 289-310.
- MONTOYA, P., PEÑALVER, E., RUIZ-SÁNCHEZ, F.J., DE SANTISTEBAN, C., ALCALÁ, L., BELINCHÓN, M. & LACOMBA, J.I. (1996) Los yacimientos paleontológicos de la cuenca terciaria continental de Rubielos de Mora (Aragón). *Revista Española de Paleontología*, N° **Extraordinario**: 215-224.
- MORALES, J., ALCALÁ, L., HOYOS, M., MONTOYA, P., NIETO, M., PÉREZ, B. & SORIA, D. 1993. El yacimiento del Aragoniense medio de La Retama (Depresión Intermedia, Provincia de Cuenca, España): significado de las faunas con *Hispanotherium*. *Scripta Geologica*, **103**: 23-39.
- MORALES, J., NIETO, M., KÖHLER, M. & MOYÀ-SOLÀ, S. 1999a. Large mammals from the Vallesian of Spain. In: *Hominid evolution and climatic change in Europe, Vol. 1. The evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe*. J. AGUSTÍ, L. ROOK, & P. ANDREWS. Eds. págs. 113-126. Cambridge University Press. Cambridge.
- MORALES, J., NIETO, M., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., SORIA, D., ÁLVAREZ SIERRA, M.A., ALCALÁ, L., AMEZUA, L., AZANZA, B., CERDEÑO, E., DAAMS, R., FRAILE, S., GUILLEM, J., HOYOS, M., MERINO, L., DE MIGUEL, I., MONPARLER, R., MONTOYA, P., PÉREZ, B., SALESA, M.J. & SÁNCHEZ, I.M. 1999b. Vertebrados continentales del Terciario de la Cuenca de Loranca (Provincia de Cuenca). In: *La Huella del pasado. Fósiles de Castilla-La Mancha*. E. AGUIRRE & I. RÁBANO, Eds. págs. 235-260. Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha. Toledo.
- NEWTON, P.N. 1988. The structure and phenology of a moist deciduous forest in the Central Indian Highlands. *Vegetatio*, **75**:3-16.
- NIETO, M., AZANZA, B., SORIA, D. & MORALES, J. 1997. El registro fósil Neógeno de los Bovoidea (Artiodactyla, Mammalia) de España. In: *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico*. J.P. CALVO & J. MORALES. págs. 41-44. Departamento de Petrología y Geoquímica de la Universidad Complutense de Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Museo de Cuenca. Madrid.
- NOWAK, R.M. 1991. *Walker's Mammals of the World. Vol I-II*. 1629 págs. Johns Hopkins University Press. Baltimore.
- ODUM, E.P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. 639 págs. Saunders Company. Philadelphia.
- ORTIZ JAUREGUIZAR, E. & ALBERDI, M.T. Este volumen. El patrón de cambios en la masa corporal de los Hipparionini (Perissodactyla, Equidae) de la Península Ibérica durante el Mioceno superior-Plioceno superior. *Coloquios de Paleontología, Número Extraordinario*, **1**:
- PASCUAL, R., ORTIZ JAUREGUIZAR, E. & PRADO, J.L. 1996. Land mammals: paradigm for Cenozoic South American geobiotic evolution. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen*, **30**: 265-319.
- PFRETZSCHNER, H.U. 1993. Enamel microstructure in the phylogeny of the Equidae. *Journal of V. Paleontology*, **13** (3): 342-349.

- DE PRADO, C. 1864. *Descripción física y geológica de la provincia de Madrid*. 219 págs. Junta General de Estadística. Madrid.
- RAO, Y.O. 1981. The climate of the Indian subcontinent. In: *Climates of Southern and Western Asia. World Survey of Climatology*, vol. 9. K. TAKAHASHI & H. ARAKAWA, Eds. págs 67-182. Elsevier Publishing Company. Amsterdam.
- SALESA, M.J., SÁNCHEZ, I.M. & MORALES, J. 2001. Los cambios ambientales y la evolución de los Anchitheriinae (Perissodactyla; Equidae) durante el Mioceno en España. *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, **5**: 457-463.
- SALESA, M.J., SÁNCHEZ, I.M., NIETO, M., ALBERDI, M.T. & MORALES, J. 1997. Variabilidad morfológica del género *Anchitherium* (Equidae, Perissodactyla) en España. In: *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico*. J.P. CALVO & J. MORALES, Eds. págs, 193-196. Dpto. de Petrología y Geoquímica de la Universidad Complutense de Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales y Museo de Cuenca. Cuenca.
- SÁNCHEZ, I.M., SALESA, M.J. & MORALES, J. 1998. Revisión sistemática del género *Anchitherium* Meyer, 1834 (Equidae: Perissodactyla) en España. *Estudios Geológicos*, **54** (1/2): 39-63.
- SANZ DE SIRIA CATALÁN, A. 1985. Datos para el conocimiento de las floras miocénicas de Cataluña. *Paleontología i Evolució*, **19**: 167-177.
- SARMIENTO, G. & MONASTERIO, M. 1983. Life forms and phenology. In: *Ecosystems of the world, Vol. 13. Tropical savannas*. F. BOURLIÈRE, Ed. págs, 79-108. Elsevier, Amsterdam.
- SCHMIDT-KITTLER, N. 2002. Feeding specializations in rodents. *Senckenbergiana lethaea*, **82** (1): 141-152.
- SCHULTZ, J. 1995. *The Ecozones of the World. The ecological divisions of the Geosphere*. 449 págs. Springer Verlag, Berlin.
- SHI, G.R. 1993. Multivariate data analysis in palaeoecology and palaeobiogeography – a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **105**: 199-234.
- SHUKLA, R.P. & RAMAKRISHNAN, P.S. 1982. Phenology of trees in subtropical humid forests in north-east India. *Vegetatio*, **49**: 103-109.
- SIMMONS, I.G. 1979. *Biogeography. Natural and Cultural*. 428 págs. Edward Arnold Publishers Ltd. Londres.
- SORIA, D., AMEZUA, L., DAAMS, R., FRAILE, S., HERRÁEZ, E., MORALES, J., NIETO, M., PELÁEZ-CAMPOMANES, P., SALESA, M.J., SÁNCHEZ, I.M. 2000. Faunas del Mioceno. In: *Patrimonio Paleontológico de la Comunidad de Madrid*. J. MORALES, Coord. págs. 110-129. Consejería de Educación, Comunidad de Madrid. Madrid.
- STEHLI, F.G. & WEBB, S.D. (Eds). 1985. *The Great American Biotic Interchange*. 532 págs. Plenum Press. New York.
- SUKANTO, M. 1969. Climate of Indonesia. In: *Climates of Northern and Eastern Asia. World Survey of Climatology*, vol. 8. H. ARAKAWA, Ed. págs 215-230. Elsevier. Amsterdam.
- TAYLOR, E.R., HEGLUND, N.C. & MALOY, G.M.L. 1982. Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. *Journal of Experimental Biology*, **97**: 1-21.
- THOMASON, J.J. 1986. The functional morphology of the manus in the tridactyl equids *Merychippus* and *Mesohippus*: paleontological inferences from neontological models. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **6** (2): 143-161.
- VILLALTA, J.F. & CRUSAFONT, M. 1945. Un *Anchitherium* en el Pontense español. *Anchitherium sampelayoi*, nov. sp. *Notas y Comunicaciones*, **14**: 51-82.
- VRBA, E.S. 1992. Mammals as a key to evolutionary theory. *Journal of Mammalogy*, **73** (1): 1-28.
- WALTER, H. 1970. *Vegetationszonen und Klima*. 245 págs. Eugen Ulmer. Stuttgart.
- WALTER, H. & BRECKLE, S.-W. 1986. *Ecological Systems of the Geobiosphere. 2. Tropical and Subtropical Zonobiomes*. 465 págs. Springer-Verlag. Berlin.
- WATTS, I.E.M. 1969. Climates of China and Korea. In: *Climates of Northern and Eastern Asia. World Survey of Climatology*, vol. 8. H. ARAKAWA, Ed. págs 1-118. Elsevier Publishing Company. Amsterdam.
- WEBB, S.D. 1985. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. In: *The Great American Biotic Interchange*. F.G. STEHLI & S.D. WEBB, Eds. págs. 357-386. Plenum Press. New York.

APÉNDICE 1

En un trabajo en preparación, los autores asignan a la especie *Anchitherium hippoides* LARTET, 1851 las poblaciones de los yacimientos de Sansan (Francia, MN6, localidad tipo), Pontlevoy (Francia, MN5), Arroyo de Val (provincia de Zaragoza, España, MN6), La Barranca (provincia de Zaragoza, España, MN6) y Toril 3 (provincia de Zaragoza, España, MN7/8). Los escasos restos de Paracuellos-3 (provincia de Madrid, España, MN6) quedan como *Anchitherium* cf. *A. hippoides*.

Se trata de una especie de esqueleto apendicular grande y dientes pequeños (microdonta), que se encuentra en la base de la radiación del segundo clado de Anchitheriinae *sensu* SÁNCHEZ *et al.* (1998). Las diferencias en el esqueleto postcraneal (SÁNCHEZ *et al.*, 1998) justifican asimismo la separación a nivel específico respecto a *A. aurelianense* (CUVIER, 1825), especie de la que este animal fue considerado una subespecie, *A. aurelianense hippoides* (ABUSCH-SIEWERT, 1983). Por lo tanto, al dar a este taxón categoría de especie, debe llamarse *Anchitherium hippoides* LARTET, 1851.

Apéndice 2.- Matriz de datos utilizada para la realización de los análisis multivariantes. Sigla según tablas 2 y 3. S, nº de especies de macromamíferos no carnívoros; 1-9, variables utilizadas (Tabla 4).

Appendix 2.- Data matrix used for multivariate analyses. Abbreviation: as in Tables 2 and 3. S: non carnivorous large mammal species number; 1-9: used variables (Table 4).

Sigla	Yacimiento	S	1	2	3	4	5	6	7	8	9
CLL	Can Llobateras	19	15,79	5,26	5,26	15,79	26,32	5,26	10,53	5,26	10,53
CPO	Can Posic	18	22,22	5,56	16,67	11,11	16,67	5,56	11,11	5,56	5,56
PED	Pedregueras	9	22,22	0,00	11,11	0,00	11,11	22,22	33,33	0,00	0,00
CBB	Castell de Barberà	20	30,00	5,00	15,00	15,00	10,00	0,00	10,00	10,00	5,00
HPS	Hostalets Pierola Sup.	16	25,00	6,25	6,25	12,50	18,75	6,25	18,75	0,00	6,25
NO1	Nombrevilla 1	8	12,50	0,00	25,00	0,00	25,00	25,00	12,50	0,00	0,00
VFU	Valles Fuentidueña	13	0,00	7,69	23,08	23,08	15,38	7,69	15,38	0,00	7,69
HPI	Hostalets Pierola Inf.	9	0,00	0,00	22,22	22,22	33,33	0,00	22,22	0,00	0,00
MON	Montejo de la Vega	5	20,00	0,00	0,00	20,00	20,00	20,00	20,00	0,00	0,00
NO2	Nombrevilla 2	6	33,33	0,00	16,67	16,67	16,67	16,67	0,00	0,00	0,00
OTE	Cerro del Otero	7	14,29	14,29	14,29	0,00	28,57	14,29	14,29	0,00	0,00
TO3	Toril 3	11	9,09	0,00	36,36	27,27	9,09	9,09	9,09	0,00	0,00
MOE	Moraleja de Enmedio	6	16,67	0,00	33,33	0,00	16,67	33,33	0,00	0,00	0,00
PA3	Paracuellos 3	11	9,09	0,00	36,36	9,09	18,18	9,09	9,09	0,00	9,09
AVA	Arroyo del Val	15	20,00	0,00	26,67	20,00	20,00	6,67	6,67	0,00	0,00
ATU	Alhambra-Túneles	6	16,67	0,00	16,67	16,67	16,67	16,67	16,67	0,00	0,00
PA5	Paracuellos 5	6	16,67	0,00	33,33	0,00	16,67	16,67	16,67	0,00	0,00
HE1	Henares 1	6	33,33	0,00	33,33	0,00	16,67	16,67	0,00	0,00	0,00
SOM	Somosaguas	7	14,29	0,00	28,57	14,29	14,29	14,29	14,29	0,00	0,00
PVA	Pte. Vallecas	8	25,00	0,00	25,00	0,00	25,00	12,50	12,50	0,00	0,00
TOR	Torrijos	6	16,67	0,00	16,67	16,67	16,67	16,67	16,67	0,00	0,00
EST	Estación Imperial	6	16,67	0,00	16,67	16,67	16,67	16,67	0,00	0,00	16,67
ACA	Po. Acacias	8	12,50	12,50	25,00	12,50	12,50	12,50	0,00	0,00	12,50
MOR	Moratines	8	25,00	0,00	12,50	12,50	25,00	12,50	0,00	0,00	12,50
HID	La Hidroeléctrica	14	14,29	0,00	35,71	7,14	14,29	7,14	14,29	0,00	7,14
TER	El Terrero	7	14,29	0,00	28,57	0,00	14,29	28,57	0,00	0,00	14,29
RET	La Retama	8	12,50	0,00	25,00	0,00	25,00	12,50	12,50	0,00	12,50
TAR	Tarazona	9	11,11	11,11	22,22	22,22	11,11	11,11	11,11	0,00	0,00
BUÑ	Buñol	16	18,75	6,25	12,50	6,25	25,00	6,25	6,25	0,00	18,75
COR	Córcoles	12	16,67	8,33	16,67	8,33	16,67	8,33	8,33	0,00	16,67
ART	Artesilla	6	16,67	0,00	33,33	0,00	33,33	16,67	0,00	0,00	0,00
AGR	Ágreda	4	25,00	0,00	50,00	0,00	0,00	25,00	0,00	0,00	0,00
RUB	Rubielos de Mora	6	0,00	0,00	33,33	0,00	33,33	16,67	0,00	0,00	16,67
LO1	Loranca-1	9	33,33	0,00	11,11	22,22	22,22	0,00	0,00	0,00	11,11
DLF	Doué-La-Fontaine	19	26,32	10,53	10,53	15,79	15,79	10,53	10,53	0,00	0,00
TOU	Tournan (Simorre)	13	15,38	7,69	23,08	7,69	15,38	7,69	15,38	0,00	7,69
SAN	Sansan	20	10,00	5,00	20,00	5,00	20,00	5,00	20,00	10,00	5,00
PON	Pontlevoy	20	15,00	10,00	25,00	5,00	15,00	5,00	15,00	5,00	5,00
ARY	Artenay	15	20,00	0,00	33,33	13,33	13,33	6,67	13,33	0,00	0,00
CHI	Chilleurs-aux-Boix	13	23,08	0,00	38,46	7,69	23,08	7,69	0,00	0,00	0,00
LAU	Laugnac	13	15,38	0,00	23,08	7,69	38,46	0,00	0,00	0,00	15,38
21	New Orleans	3	0,00	0,00	33,33	33,33	0,00	0,00	0,00	0,00	33,33
24	Foochow	11	9,09	0,00	36,36	18,18	0,00	0,00	18,18	9,09	9,09
25	Kagoshima	3	0,00	0,00	33,33	33,33	0,00	0,00	33,33	0,00	0,00
38	Zinder	22	9,09	0,00	0,00	54,55	4,55	0,00	18,18	4,55	9,09
39	Voi	38	7,89	0,00	0,00	55,26	2,63	5,26	13,16	2,63	13,16
40	Jaipur	12	8,33	0,00	16,67	41,67	0,00	0,00	16,67	8,33	8,33
42	Ziguinchor	29	10,34	0,00	0,00	58,62	0,00	0,00	17,24	3,45	10,34
43	Moundou	26	7,69	0,00	0,00	53,85	7,69	0,00	15,38	3,85	11,54
44	Mtwarra	34	8,82	0,00	0,00	52,94	2,94	2,94	17,65	2,94	11,76
45	Patna	14	7,14	0,00	28,57	28,57	7,14	0,00	14,29	7,14	7,14
48	Kribi	36	8,33	2,78	0,00	30,56	0,00	0,00	44,44	2,78	11,11
49	Yangambi	34	8,82	2,94	0,00	35,29	0,00	0,00	35,29	2,94	14,71
50	Medan	26	7,69	7,69	7,69	7,69	11,54	0,00	30,77	3,85	23,08