

INFERENCIAS PALEOAMBIENTALES DEL MIOCENO MEDIO DE SOMOSAGUAS (POZUELO DE ALARCÓN, MADRID) BASADAS EN LA ESTRUCTURA DE TAMAÑOS CORPORALES DE SU FAUNA DE MAMÍFEROS

Palaeoenvironmental inferences of the Middle Miocene from Somosaguas (Pozuelo de Alarcón, Madrid) based on the corporal sizes structure its mammal fauna

Rubén Perales¹, Humberto Serrano¹, Blanca Ana García Yelo^{1,2} & Manuel Hernández Fernández^{1,3}

¹Dpto. Paleontología, Fac. Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid. C/ José Antonio Novais 2, 28040 Madrid. E-mail: ruben.perales@gmail.com

²Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. C/ Pinar 25, 28005 Madrid.

³U.E.I. de Paleontología, Instituto de Geología Económica, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. C/ José Antonio Novais 2, 28040 Madrid.

RESUMEN

El presente trabajo es una aproximación a la inferencia de las condiciones paleoambientales y paleoclimáticas del yacimiento de vertebrados fósiles del Mioceno medio de Somosaguas (Pozuelo de Alarcón, Madrid; biozona E, MN5, Aragoniense medio). Realizamos una serie de análisis discriminantes sobre las variables descritas para la estructura de tamaños corporales de las comunidades de mamíferos mediante el cenograma y el espectro de tamaños corporales. A partir de la comparación con comunidades actuales pertenecientes a bosque tropical decíduo, sabana y desierto subtropical, nuestros resultados sugieren que el ecosistema de Somosaguas podría estar situado en un área de ~~semidesierto~~ ~~entre sabana y desierto~~, reflejando un ~~ecotono~~ ~~entre sabana y desierto~~. Esto coincide con la información obtenida a partir de otros estudios.

Keywords: Tamaño corporal, cenograma, mamífero, Mioceno, paleoclima, paleoecología.

ABSTRACT

This work is an approach to the inference of palaeoenvironmental and palaeoclimatic conditions of the Middle Miocene vertebrate fossil site from Somosaguas (Pozuelo de Alarcón, Madrid; local zone E, MN5, Middle Aragonian). We used discriminant analysis on the variables of the body size structure of the mammalian community as they appear in cenogram and body size spectrum. From comparison with modern communities from tropical deciduous woodlands, savannas and subtropical deserts, our results

suggest that the Somosaguas ecosystem could be situated in an area of ~~semi-desert, reflecting an ecotone between savanna and desert.~~ This is in agreement with evidences from other fields of research.

Keywords: Body size, cenogram, mammal, Miocene, paleoclimate, paleoecology.

INTRODUCCIÓN

El tamaño corporal de una especie es un factor vital a la hora de estudiar su modo de vida (Huxley, 1932; Peters, 1983), pues influye notablemente en su comportamiento tanto individual como a nivel de comunidad. Son diversos los estudios que han mostrado una relación entre la estructura de tamaños corporales de las especies de una comunidad y el ambiente (Andrews *et al.*, 1979; Legendre, 1986; Holling, 1992; Hernández Fernández *et al.*, 2006a).

Valverde (1964), en su investigación sobre la fauna de mamíferos de Doñana, analizó las relaciones ecológicas que se establecen entre los predadores y las presas presentes en dicha comunidad a partir del estudio de la distribución de tamaños corporales de las especies, mediante su representación gráfica, el cenograma. Posteriormente, Legendre (1986, 1989) estableció una relación entre la estructura del cenograma de varias localidades y el tipo de ambiente imperante en éstas. Mediante un análisis comparativo visual estableció una serie de cenogramas patrón para distintos tipos de clima, lo que le permitió inferir el ambiente de una paleocomunidad a partir de la comparación de su cenograma con los cenogramas tipo. Esta metodología se ha revelado como muy resistente a los sesgos de muestreo que podrían influir en la estructura de las paleocomunidades de un yacimiento (Gómez Cano *et al.*, 2006).

Por otro lado, Flemming (1973) desarrolló otro análisis de la estructura de tamaños corporales, basado en la proporción de especies en diferentes categorías de peso. Andrews *et al.* (1979) determinaron la existencia de una relación entre el clima y el espectro de tamaños corporales de las especies de mamíferos presentes en una localidad, basados en el estudio de faunas actuales, y establecieron una comparación con la estructura registrada en comunidades fósiles.

Por lo tanto, la estructura de tamaños corporales de las comunidades de mamíferos puede ayudarnos a inferir las condiciones

paleoambientales imperantes en un momento del pasado. El objetivo del presente trabajo es aportar nuevas evidencias acerca del paleoambiente del Mioceno medio de Madrid a partir del estudio de la distribución de tallas corporales de los mamíferos registrados en el yacimiento de Somosaguas (Pozuelo de Alarcón, Madrid), las cuales se unen y complementan a los diferentes análisis paleoecológicos y paleoambientales realizados con anterioridad sobre este yacimiento (entre otros, Hernández Fernández *et al.*, 2003, 2006b; Domingo *et al.*, 2009).

MATERIAL Y MÉTODOS

El yacimiento de Somosaguas

El yacimiento de vertebrados de Somosaguas se sitúa en el Campus de Somosaguas, que la Universidad Complutense de Madrid tiene en la localidad de Pozuelo de Alarcón (López Martínez *et al.*, 2000). Luis & Hernando (2000) dataron el yacimiento como perteneciente a la biozona local E (MN5, Aragoniense, Mioceno medio) a partir de su fauna de roedores y por tanto le supusieron una edad de 14,1 a 13,8 Ma (Daams *et al.*, 1999).

En este yacimiento se han registrado un total de 24 especies de mamíferos. Dada la escasez de restos de carnívoros conservados en los yacimientos paleontológicos en general, para realizar este trabajo se empleó el listado faunístico actualizado de las 20 especies de presas (Tabla 1).

Cálculo de los pesos de las especies presentes en el yacimiento de Somosaguas

Para el análisis de la distribución de tamaños corporales de la paleocomunidad de Somosaguas fue necesario realizar el cálculo de las masas corporales de las especies de mamíferos presentes en el yacimiento

Para inferir las masas corporales de las especies, en el presente trabajo se han utilizado las fórmulas de regresión propuestas por Legendre (1989), basadas en el trabajo de Gingerich *et al.*

Orden	Familia	Género	Especie	Peso inferido (g)
Artiodactyla	Bovidae	<i>Tethytragus</i>	sp.	48240
Artiodactyla	Cervidae	<i>Heteroprox</i>	sp.	35050
Artiodactyla	Moschidae	<i>Micromeryx</i>	sp.	7566
Artiodactyla	Suidae	<i>Conohyus</i>	<i>simorrensis</i>	120700
Insectivora	Erinaceidae	<i>Galerix</i>	<i>exilis</i>	57
Insectivora	Erinaceomorpha	<i>Amphaechinus</i>	sp.	262
Insectivora	Soricidae	<i>Miosorex</i>	sp. cf. <i>M. grivensis</i>	8
Lagomorpha	Ochotonidae	<i>Lagopsis</i>	<i>penai</i>	71
Lagomorpha	Ochotonidae	<i>Prolagus</i>	sp. cf. <i>P. oeningensis</i>	14
Perissodactyla	Equidae	<i>Anchitherium</i>	sp. cf. <i>A. cursor</i>	67350
Perissodactyla	Rhinocerotidae	<i>Prosantorhinus</i>	<i>douvillei</i>	1560000
Proboscidea	Gomphoteriidae	<i>Gomphotherium</i>	<i>angustidens</i>	2430000
Rodentia	Cricetidae	<i>Cricetodon</i>	<i>soriae</i>	129
Rodentia	Cricetidae	<i>Democricetodon</i>	sp.	56
Rodentia	Cricetidae	<i>Democricetodon</i>	<i>larteti</i>	56
Rodentia	Cricetidae	<i>Megacricetodon</i>	sp. cf. <i>M. collongensis</i>	17
Rodentia	Gliridae	<i>Armantomys</i>	<i>tricristatus</i>	118
Rodentia	Gliridae	<i>Microdyromys</i>	<i>koenigswaldi</i>	11
Rodentia	Gliridae	<i>Microdyromys</i>	<i>monspeliensis</i>	11
Rodentia	Sciuridae	<i>Heteroxerus</i>	<i>grivensis</i>	93

Tabla 1. Listado faunístico de las presas registradas en el yacimiento de Somosaguas. Las especies referidas son herbívoros, insectívoros y omnívoros (modificado de Hernández Fernández et al., 2006b).

(1984), que relaciona el peso en gramos y el tamaño del primer molar inferior (mI) de cada especie:

$$\text{LnY} = \text{Ln}b + k\text{LnX}$$

donde LnY es el logaritmo neperiano de la masa (en gramos), Ln b y k son constantes características de cada grupo y LnX representa el logaritmo neperiano de la cara oclusal del mI (mm²).

Se usaron las medidas de las piezas dentales de los taxones descritos en Somosaguas, extraídas de los trabajos de diversos autores (Ginsburg, 1977; Azanza & Morales, 1994; Mazo et al., 1998; López Martínez, 2000; Luis & Hernando, 2000; Mazo, 2000; Salesa, 2000; Sánchez, 2000; Badiola et al., 2001; van der Made & Salesa, 2004; Cuevas-González, 2005; Calvo & Salesa, 2006; Sánchez & Morales, 2006).

En otros trabajos (p. ej. Scott, 1990; Alberdi et al., 1995) se ha propuesto el uso de medidas del esqueleto post-craneal para inferir el tamaño corporal. No obstante, dado que el material recuperado en Somosaguas es muy fragmentario a este respecto, decidimos realizar la inferencia del

tamaño corporal únicamente a partir de medidas obtenidas de la dentición.

Cenogramas

Un cenograma se construye situando en el eje de ordenadas el logaritmo neperiano del peso en gramos de las especies de mamíferos presentes en una comunidad y en el eje de abscisas dichas especies en orden decreciente de tamaños (Fig. 1), excluyendo del análisis tanto a los quirópteros, por su carácter volador, como a los carnívoros, debido a su escaso registro fósil (Legendre, 1986, 1989).

Las variables que se usaron en este análisis son la pendiente de las macropresas (P3; pesos entre 8 y 1000 kg), la pendiente de las macropresas más mesopresas (P5; pesos comprendidos entre 0,5 y 1000 kg), la pendiente de las micropresas (P1; pesos menores de 500 g), el salto entre la primera especie mayor de 500 g y la última especie menor de 500 g (G), el salto mayor dentro de macropresas y mesopresas (mG) y su peso medio (WmG), el salto mayor dentro de macro-, meso- y micropresas (MG) y su peso medio (WMG), y la diferencia

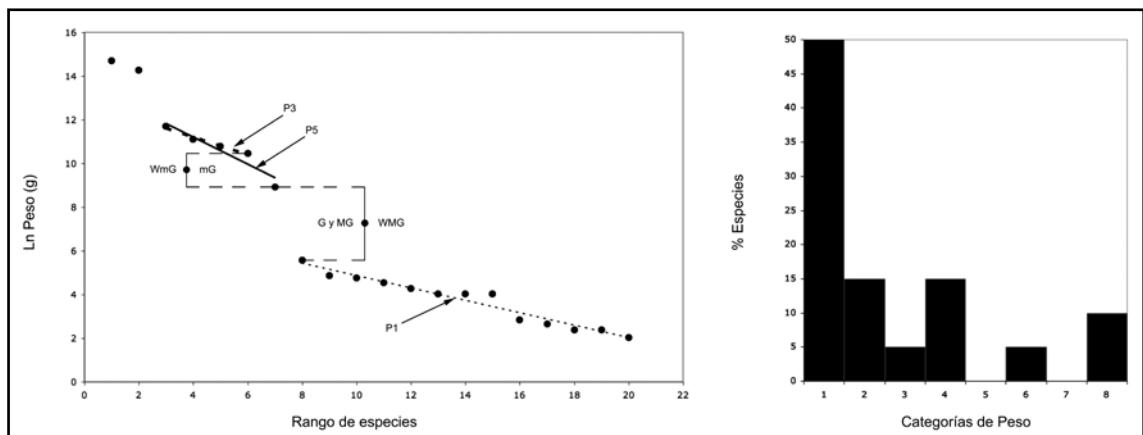


Figura 1. Cenograma (izquierda) y espectro de tamaños corporales (derecha) de Somosaguas. Las variables analizadas en el cenograma y las categorías de peso en el espectro de tamaños corporales se comentan en el texto.

entre los valores de las pendientes de P5 con P1 y P3 (Legendre, 1986; Rodríguez, 1999; Hernández Fernández *et al.*, 2006a). Siguiendo a Hernández Fernández *et al.* (2006a), en el presente trabajo se excluyeron las medidas de los animales con un peso superior a 1000 kg (megapresas).

Espectros de tamaños corporales

Para determinar el espectro de tamaños corporales (Fig. 1) se definieron una serie de grupos en función de su tamaño corporal (Andrews *et al.*, 1979; Hernández Fernández *et al.*, 2006a). A diferencia de estos autores, en este trabajo no se incluyeron los carnívoros y se modificó la división de categorías de peso: grupo 1 (pesos entre 0 y 100 g), grupo 2 (100-1000 g), grupo 3 (1-10 kg), grupo 4 (10-75 kg), grupo 5 (75-90 kg), grupo 6 (90-180 kg), grupo 7 (180-360 kg) y grupo 8 (pesos superiores a 360 kg).

Comparación con faunas actuales

Dado que trabajos anteriores sobre el yacimiento de Somosaguas lo han clasificado como perteneciente a las zonas climáticas de una área de transición tropical semiárida (Hernández Fernández *et al.*, 2006b; Carrasco *et al.*, 2008; Domingo *et al.*, 2009), estudiamos comunidades de los biomas tropical con lluvias estivales (II), tropical semiárido (II/III) y subtropical árido (III). Un bioma tipo II estaría representado por un paisaje típico de bosque tropical seco, dominado por árboles y arbustos adaptados a largos periodos sin lluvias. Un bioma tipo II/III estaría representado por un paisaje

típico de sabana, con amplias extensiones dominadas por gramíneas y salpicadas de árboles y arbustos individuales o en pequeños grupos. Por último, un bioma tipo III correspondería a un desierto subtropical, caracterizado por una alta escasez de vegetación y gran aridez a lo largo de todo el año (Walter, 1970). Los análisis se basaron en la fauna de mamíferos de 17 comunidades actuales del Viejo Mundo (Tabla 2).

Con el propósito de relacionar Somosaguas con alguno de los tres biomas estudiados se realizaron dos análisis discriminantes independientes basados respectivamente en las variables definidas en los cenogramas y en los espectros de tamaños corporales.

RESULTADOS

El análisis de los cenogramas dio un porcentaje de clasificación correcta del 93,8% para las localidades actuales. Por otro lado, el análisis del espectro de tamaños corporales dio un porcentaje de clasificación correcta del 88,2% (Tabla 3).

Ambos modelos clasificaron la paleocomunidad de Somosaguas como perteneciente a un bioma de tipo sabana (II/III) (Tabla 3). La clasificación climática establecida por Walter (1970) relaciona este bioma con un tipo de vegetación que da una idea aproximada del tipo de paisaje y del grado de aridez en el que se enmarcaría el yacimiento de Somosaguas, tratándose de un paisaje abierto con un alto grado de aridez.

						Referencias
Nº	Bioma	Localidad	País	Latitud	Longitud	Fauna
1	II	Trivadrum	India	8° 29' N	76° 57' E	Corbet & Hill, 1992
2	II	Phnom Phen	Camboya	11° 33' N	104° 55' E	Corbet & Hill, 1992
3	II	Patna	India	25° 37' N	85° 10' E	Corbet & Hill, 1992
4	II	Mondou	Chad	8° 37' N	16° 04' E	Kingdon, 1971, 1974a,b, 1977, 1979, 1982a,b; Nowak, 1999; Dorst & Dandelot, 1973
5	II	Zinguichor	Senegal	12° 35' N	16° 16' W	Kingdon, 1971, 1974a,b, 1977, 1979, 1982a,b; Nowak, 1999; Dorst & Dandelot, 1973
6	II	Mtwara	Tanzania	10° 16' S	40° 16' E	Kingdon, 1971, 1982
7	II/III	Jaipur	India	26° 38' N	75° 48' E	Corbet & Hill, 1992
8	II/III	Zinder	Niger	13° 48' N	8° 59' E	Kingdon, 1971, 1974a,b, 1977, 1979, 1982a,b; Nowak, 1999; Dorst & Dandelot, 1973
9	II/III	Voi	Kenia	3° 24' S	38° 34' E	Kingdon, 1971, 1974a,b, 1977, 1979, 1982a,b
10	II/III	Tulear	Madagascar	23° 23' S	43° 44' E	Garbutt, 2007
11	II/III	Gaberone	Botswana	24° 41' S	25° 55' E	Kingdon, 1971, 1979, 1982a, b, 1997; Dorst & Dandelot, 1973, Corbet, 1978; Nowak, 1999; Skinner & Chimimba, 2005
12	III	Mascate	Oman	23° 37' N	58° 35' E	Corbet, 1978
13	III	Jacobabad	Pakistán	28° 17' N	68° 29' E	Corbet & Hill, 1992
14	III	Galcaio	Somalia	6° 46' N	47° 26' E	Kingdon, 1971, 1979, 1982a, b, 1997; Dorst & Dandelot, 1973, Corbet, 1978; Nowak, 1999; Skinner & Chimimba, 2005; World Wildlife Fund., 2006
15	III	Assuan	Egipto	23° 58' N	33° 40' E	Corbet, 1978
16	III	Smara	Sahara Occidental	26° 44' N	11° 26' W	Corbet, 1978
17	III	Lüderitz Bay	Namibia	26° 38' S	15° 06' E	Kingdon, 1971, 1974a,b, 1977, 1979, 1982a,b; Nowak, 1999; Dorst & Dandelot, 1973

Tabla 2. Localidades actuales utilizadas para el estudio. Todas ellas pertenecen a los biomas de bosque tropical seco (II), sabana (II/III) y desierto (III).

Bioma	Localidad	Cenogramas	Espectro de tamaños
		93,8%	88,2%
II	Trivadrum	II	II
II	Phnom Phen	II	II
II	Patna	II/III	II
II	Mondou	II	II/III
II	Zinguichor	II	II
II	Mtwara	II	II
II/III	Jaipur	II/III	II/III
II/III	Zinder	II/III	II/III
II/III	Voi	II/III	II
II/III	Tulear	II/III	II/III
II/III	Gaberone	II/III	II/III
III	Mascate	III	III
III	Jacobabad	III	III
III	Galcaio	III	III
III	Assuan	III	III
III	Smara	III	III
III	Lüderitz Bay	III	III
	Somosaguas	II/III	II/III

Tabla 3. Resumen de los resultados de los análisis discriminantes basados en las variables de los cenogramas y de los espectros de tamaños corporales.

DISCUSIÓN

Hernández Fernández *et al.* (2006a) sugirieron la posibilidad de que, tanto el análisis de cenogramas, como el de espectro de tamaños corporales podrían verse afectados por la situación paleobiogeográfica de la Península Ibérica. La Península Ibérica, siendo tropical, se encontraría en los límites entre los reinos biogeográficos Paleotropical y Paleártico (Pickford & Morales, 1994; Pina *et al.*, 2008). Esta ubicación en una región periférica y moderadamente aislada del resto del reino Paleotropical afectaría a la estructura de tamaños corporales de la fauna presente en la península durante el Mioceno, la cual podría estar empobrecida con respecto a otras faunas tropicales de Eurasia (Hernández Fernández *et al.*, 2006a), modificando de esta manera su estructura de comunidad.

Sin embargo, nuestros resultados se ven reforzados por los obtenidos previamente usando diversas metodologías. Los trabajos basados en el análisis de las faunas registradas en Somosaguas (López Martínez *et al.*, 2000; Luis & Hernando, 2000; Hernández Fernández *et al.*, 2003, 2006b) asocian la comunidad registrada en el yacimiento con ambientes de sabana. Por otro lado, los trabajos de

sedimentología y mineralogía (Fesharaki *et al.*, 2007; Carrasco *et al.*, 2008) han mostrado la alta proporción de esmectita sobre el resto de minerales de la arcilla de Somosaguas, lo cual indica un clima subtropical semiárido fuertemente estacional, que estaría controlado por unas condiciones áridas durante la mayor parte del año, alternando con cortos periodos más húmedos. Finalmente, los análisis de isótopos estables llevados a cabo en el esmalte dental fósil de los macromamíferos herbívoros del yacimiento indican un descenso de las temperaturas y un aumento generalizado de la aridez a lo largo de la secuencia temporal representada en Somosaguas (Domingo *et al.*, 2009). Dichos resultados coinciden con el descenso global de las temperaturas durante la formación del casquete polar antártico oriental (Zachos *et al.*, 2001; Shevenell *et al.*, 2004), lo que provocó una caída brusca en el nivel de los mares, que tuvo como efecto una continentalización sobre las masas terrestres, con la consiguiente aridificación de las latitudes medias.

CONCLUSIONES

El análisis de la estructura de tamaños corporales de la comunidad registrada en el

yacimiento de Somosaguas ha reforzado la idea de que esta localidad se encontraba dentro de un bioma de tipo sabana, con un alto grado de aridez y una estacionalidad hídrica muy marcada. En este contexto climático el paisaje estaría caracterizado por amplias extensiones dominadas por gramíneas y arbustos, incluyendo la presencia de bosquetes asociados a pequeños marjales que tendrían un aporte hídrico durante algunos meses al año.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a los miembros del Proyecto Paleontológico de Somosaguas por su activa colaboración, así como un reconocimiento especial a Ana R. Gómez Cano, por sus desinteresadas aportaciones a la realización este trabajo. También quisieran agradecer las relevantes contribuciones realizadas por María Teresa Alberdi y Laura Domingo, que dieron un giro inesperado a los resultados obtenidos en el estudio.

El proyecto CGL2006-01773/BTE del MEC ha financiado parcialmente esta investigación. Este trabajo es una contribución, a través del Seminario de Introducción a la Investigación GeoPaleoBiológico de Somosaguas, de los Grupos de Investigación UCM-CAM 910607 sobre Evolución de Mamíferos y Paleoambientes Continentales Cenozoicos, dirigido por Marián Álvarez Sierra, y 910161 sobre Registro Geológico de Periodos Críticos: Factores Paleoclimáticos y Paleoambientales, dirigido por Nieves López Martínez. M.H.F. disfruta de un contrato UCM del programa Ramón y Cajal del MEC.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alberdi, M.T., Prado, J.L. & Ortiz Jaureguizar, E. (1995) - Patterns of body size changes in fossil and living Equini (Perissodactyla). *Biological Journal of the Linnean Society*, **54**: 349-370.
- Azanza, B. & Morales, J. (1994) - *Tethytragus* nov. gen. et *Gentrytragus* nov. gen. Deux nouveaux Bovidés (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène moyen, Relations phylogénétiques des Bovidés anté-vallésiens. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, **97**: 249-282.
- Andrews, P., Lord, J.M. & Evans, E.M.N. (1979) - Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biological Journal of the Linnean Society*, **11**: 177-205.
- Badiola, A., Astibia, H., Morales, J., Soria, D., Murelaga, X., & Pereda-Suberbiola, X. (2001) - Bovidae (Artiodactyla, mammalia) del Mioceno medio de Tarazona de Aragón (Depresión del Ebro, Provincia de Zaragoza). *Estudios Geológicos*, **57**: 71-88.
- Calvo, M. del M. & Salesa M. J. (2006) - Estudio de la morfología geométrica dental del équido mioceno *Anchitherium*: implicaciones paleoecológicas, *Estudios Geológicos*, **62**: 103-114.
- Carrasco, A., Sacristán, S., Benítez-López, G., Romero-Nieto, D., Fesharaki, O. & López-Martínez, N. (2008) - Aplicaciones paleoclimáticas y paleoambientales de los estudios mineralógicos al yacimiento de vertebrados miocenos de Somosaguas. *Publicaciones de Seminario de Paleontología de Zaragoza*, **8**: 135-149.
- Corbet, G. B. (1978) - *The Mammals of the Palearctic Region*,. British Museum (Natural History), Cornell University Press, London. 314 pp.
- Corbet, G. B. & Hill, J.E. (1992) - *The Mammals of the Indomalayan Region: A Systematic Review*, Natural History Museum Publications, Oxford University Press, Oxford. 488 pp.
- Cuevas-González, J. (2005) - Estado actual de los conocimientos paleontológicos y estratigráficos de los yacimientos aragoneses en Somosaguas (Pozuelo de Alarcón, Madrid, España). *Coloquios de Paleontología*, **55**: 103-123.
- Daams, R., van der Meulen, A. J., Álvarez Sierra, M.A., Peláez-Campomanes, P., Calvo, J. P., Alonso-Zarza, A. & Krijgsman, W. (1999) - Stratigraphy and sedimentology of the Aragonian (Early to Middle Miocene) in its type area (North-Central Spain). *Newsletters on Stratigraphy*, **37**: 103-139.
- Domingo, L., Cuevas-González, J., Grimes, S. T., Hernández Fernández, M. & López-Martínez, N. (2009) - Multiproxy reconstruction of the palaeoclimate and palaeoenvironment of the Middle Miocene Somosaguas site (Madrid, Spain) using herbivore dental enamel. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **272**: 53-68.
- Dorst, J. & Dandelot, P. (1973) - *A Field Guide to the Larger Mammals of Africa*, Collins, London, 287 pp.
- Fesharaki, O., García-Romero, E., Cuevas-González, J. & López-Martínez, N. (2007) - Clay minerals genesis and chemical evolution in the Miocene sediments of Somosaguas, Madrid basin, Spain. *Clay minerals*, **42**: 173-187.
- Flemming, T.H. (1973) - Numbers of mammal species in north and central American forest communities. *Ecology*, **54**: 555-563.
- Garbutt, N. (2007) - *Mammals of Madagascar. A Complete Guide*. A&C Black, London. 304 pp.
- Ginsburg, L. (1977) - Sur la répartition stratigraphique de *Conohyus simorrensis* (Suidae, Artiodactyla, Mammalia) dans le Miocène européen. *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France*, **4**: 203-205.
- Gingerich, P.D., Smith, B.H. & Rosenberg, H. (1984) - Allometric scaling in the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size in fossils. *American Journal of Physical Anthropology*, **58**: 81-100.
- Gómez Cano, A.R., García Yelo, B.A. & Hernández Fernández, M. (2006) - Cenogramas, análisis bioclimático

y muestreo en faunas de mamíferos: implicaciones para la aplicación de métodos de análisis paleoecológico. *Estudios Geológicos*, **62** (1): 135-144.

Hernández Fernández, M., Alberdi, M.T., Azanza, B., Montoya, P., Morales, J.,

Nieto, M. & Peláez-Campomanes, P. (2006a) - Identification problems of arid environments in the Neogene-Quaternary mammal record of Spain. *Journal of Arid Environments*, **66**: 585-608.

Hernández Fernández, M., Cárdbaba, J.A. Cuevas González, J., Fesharaki, O.,

Salesa, M.J., Corrales, B., Domingo, L., Heles, J., López Guerrero, P., Sala-Burgos, N., Morales, J. & López Martínez, N. (2006b) - Los yacimientos de vertebrados del Mioceno medio de Somosaguas (Pozuelo de Alarcón, Madrid): implicaciones paleoambientales y paleoclimáticas. *Estudios Geológicos*, **62**: 263-294.

Hernández Fernández, M., Salesa, M.J., Sánchez, I.M. & Morales, J. (2003) - Paleoecología del género *Anchitherium* von Meyer 1834 (Equidae, Perissodactyla, Mammalia) en España: evidencias a partir de las faunas de macromamíferos. *Coloquios de Paleontología*, **1**: 253-280.

Holling, C.S. (1992) - Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs*, **62**: 447-502.

Huxley, J.S. (1932) - *Problems of Relative Growth*, Methuen, London, 276 pp.

Kingdon, J. (1971) - *East African mammals. An atlas of evolution in Africa, Vol. 1*. Academic Press, London, 446 pp.

Kingdon, J. (1974a) - *East African mammals. An atlas of evolution in Africa, Vol. 2. Part A (insectivores and bats)* Academic Press, London, 392 pp.

Kingdon, J. (1974b) - *East African mammals. An atlas of evolution in Africa, Vol. 2. Part B (hares and rodents)* Academic Press, London, 762 pp.

Kingdon, J. (1977) - *East African mammals. An atlas of evolution in Africa, Vol. 3. Part A (Carnivores)* Academic Press, London, 476 pp.

Kingdon, J. (1979) - *East African mammals. An atlas of evolution in Africa, Vol. 3. Part B (large mammals)* Academic Press, London, 436 pp.

Kingdon, J. (1982a) - *East African mammals. An atlas of evolution in Africa, Vol. 3. Part C (bovids)* Academic Press, London, 393 pp.

Kingdon, J. (1982b) - *East African mammals. An atlas of evolution in Africa, Vol. 3. Part D (bovids)* Academic Press, London, 746 pp.

Kingdon, J. (1997) - *The Kingdon Field Guide to African Mammals*. A&C Black, London, 476 pp.

Legrende, S. (1986) - Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of southern France. *Paleovertebrata*, **16**: 121-191.

Legendre, S. (1989) - Les communautés de mammifères du Paléogène

(Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale: structures, milieux et evolution. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, **16**: 110 pp.

López Martínez, N., Elez, J., Hernando, J.M., Luis, A., Mazo, A., Mínguez Gandú, D., Morales, J., Polonio, I., Salesa, J. M. & Sánchez, I. (2000) - Los vertebrados fósiles de Somosaguas (Pozuelo, Madrid). *Coloquios de Paleontología*,

51: 69-86.

Luis, A. & Hernando, J.M. (2000) - Los micromamíferos del Mioceno medio de Somosaguas Sur (Pozuelo de Alarcón, Madrid, España). *Coloquios de Paleontología*, **51**: 87-136.

van der Made, J. & Salesa, J.M. (2004) - Early remains of the pig *Conohyus simorrensis* from the Middle Aragonian of Somosaguas near Madrid - its dispersal into

Europe and evolution. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*

Abhandlungen, **233**: 153-168.

Mazo, A.V., van der Made, J., Fordá, J.F., Herráez, E. & Armenteros, I. (1998) - Fauna y bioestratigrafía del yacimiento aragoniense de Montejo de la Serrezuela (Segovia). *Estudios Geológicos*, **54**: 231-248.

Mazo, A.V. (2000) - Presencia de *Gomphotherium angustidens* (CUVIER)

(Proboscidea, Mammalia) en el yacimiento de Somosaguas (Pozuelo de Alarcón, Madrid), *Coloquios de Paleontología*, **51**: 175-181.

Nowak, R.M. (1999) - *Walker's Mammals of the World. Vols. 1 y 2*. Johns Hopkins University Press, Baltimore. 1629 pp.

Peters, R. (1983) - *The ecological implication of body size*, Cambridge University Press, Cambridge, 329 pp.

Pickford, M. & Morales, J. (1994) - Biostratigraphy and palaeobiogeography of East Africa and the Iberian peninsula. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **112**: 297-322.

Pina, M., Pérez de los Ríos, M. & Hernández Fernández, M. (2008) - Paleocorología de los mamíferos del Mioceno medio de Somosaguas (Pozuelo de Alarcón, Madrid). *Publicaciones de Seminario de Paleontología de Zaragoza*, **8**: 345-356.

Rodríguez, J. (1999) - Use of cenograms in mammalian palaeontology. A critical review. *Lethaia*, **32**: 331-347.

Salesa, J.M. (2000) - Estudio de los restos de *Anchitherium* MEYER, 1834 (Equidae; Perissodactyla) del yacimiento de Somosaguas (Pozuelo de Alarcón, Madrid). *Coloquios de Paleontología*, **51**: 197-211.

Sánchez, M. (2000) - Rumiantes (Mammalia, Artiodactyla) del yacimiento de

Somosaguas (Aragoniense medio, Madrid, España). *Coloquios de Paleontología*, **51**: 223-234.

Sánchez, I.M. & Morales, J. (2006) - Distribución biocronológica de los Moschidae (Mammalia, Ruminantia) en España, *Estudios Geológicos*, **62**: 533-546.

Scott, K.M. (1990) - Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. In: Damuth, J., MacFadden, B.J. (Eds.), *Body-size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 301-335.

Shevenell, A. E., Kennett, J. P. & Lea, D.W. (2004) - Middle Miocene Southern Ocean cooling and Antarctic cryosphere expansion, *Science*, **305**: 1766-1770.

Skinner, J.D. & Chimimba, C.T. (2005) - *The Mammals of the Southern African Subregion*, Cambridge University Press, Cambridge, 814 pp.

Valverde, J. A. (1964) - Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres, *Monografías de la*

Estación Biológica de Doñana, 1: 1-129.

Walter, H. (1970) - *Vegetationszonen und Klima*, Eugen Ulmer, Stuttgart, 245 pp.

World Wildlife Fund. (2006) - *WildFinder: Online database of species distributions*.

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. & Billups, K. (2001) - Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, **292**: 686–693.