

# El patrón de cambios en la masa corporal de los Hipparionini (Perissodactyla, Equidae) de la península ibérica durante el Mioceno Superior-Plioceno Superior

## *The pattern of body mass changes in the Hipparionini (Perissodactyla, Equidae) of the Iberian Peninsula during the Upper Miocene-Upper Pliocene*

Edgardo Ortiz Jaureguizar<sup>1</sup> y María Teresa Alberdi<sup>2</sup>

**Resumen:** Los objetivos del presente trabajo son: 1) inferir la masa corporal de los Hipparionini de la península ibérica; y 2) enmarcar el patrón de cambios en la masa corporal dentro de la evolución climático-ambiental de la península ibérica durante el lapso Mioceno superior-Plioceno superior. La masa corporal se estimó a partir del ancho de la superficie articular de la primera falange del dedo central, utilizándose para ello una ecuación de regresión. Una vez estimada la masa corporal, se la correlacionó con dos indicadores paleoecológicos, el índice de gracilidad (IG) y el de hipsodoncia (IH). El patrón de cambios en la masa corporal a través del tiempo se analizó considerando como unidades cronológicas las Edades-mamífero (ELMAs) y las zonas de Mein (MN). Los resultados obtenidos muestran que: 1) la mayoría de los fósiles (32 %) habrían alcanzado una masa que se ubica en el intervalo comprendido entre los 150 y los 199 Kg., siguiéndoles en número aquellos cuya masa se hallaría comprendida entre los 100 y los 149 Kg. (26 %). Las tallas extremas (*i.e.*, 0-49; 300-349 y 350-399 Kg.) habrían tenido una frecuencia mucho menor (5%), estando representada cada una de ellas por un solo taxón; 2) a lo largo de su biocron, los Hipparionini se mantienen fundamentalmente dentro del rango comprendido entre los 100 y los 200 Kg.; 3) las formas de mayor masa corporal se registran en las MN 10 y 16, en tanto que las formas de menor masa corporal se registran en la MN 13; 4) la correlación entre la masa corporal y los índices de gracilidad e hipsodoncia es muy baja ( $r = 0,1465$  para el IG y  $r = -0,2338$  para el IH). Sobre la base de estos resultados, la extrapolación del modelo de relación entre la masa corporal y las variables climático-ambientales (*i.e.*, clima, tipo de vegetación) desarrollado para los Equini, y la información bibliográfica sobre las condiciones climático-ambientales imperantes en la península ibérica durante el lapso Mioceno superior-Plioceno superior, se infiere que los Hipparionini de menor masa corporal (*e.g.*, *H. gromovae*; *H. periafricanum*; *H. primigenium*) habitaron ambientes relativamente cerrados (*e.g.*, matorral-bosque abierto) bajo condiciones climáticas relativamente cálidas y húmedas, en tanto que las formas de mayor masa corporal (*i.e.*, *Hipparion* del yacimiento de La Roma 2; *H. rocinantis*) habitaron ambientes más abiertos (*e.g.*, sabanas), bajo condiciones climáticas relativamente más frías y secas.

**Palabras clave:** Masa corporal, Paleoecología, Equidae, Hipparionini, Mioceno, Plioceno, España, Portugal.

**Abstract:** The objectives of this study were: 1) to infer the body mass of Hipparionini of the Iberian Peninsula; and 2) to provide the setting for the pattern of changes in body mass within the climatic-environmental evolution of the Iberian Peninsula during the interval of time between the upper Miocene to the upper Pliocene. Body mass was estimated from the width of the articular surface of the first phalange of the central digit using a regression equation. Once body mass was estimated, it was correlated with two paleoecological indicators – the gracility index (IG) and the hypsodonty index (IH). Using Mammal-ages (ELMAs) and Mein zones (MN) as chronological units, the pattern of body mass change over time was analyzed. Results showed that: 1) a majority of fossils (32%) reached a mass that placed them in the 100 Kg. to 200 Kg. interval; followed by those whose mass fell in the 100 to 149 Kg. range (26%). Extreme sizes (*i.e.*, 0-49; 300-349 and 350-399 Kg.) were reported much less frequently (5%), with each of these ranges being represented by a single taxon; 2) throughout their biochron, Hipparionini remained fundamentally within the 100 to 200 Kg. range; 3) the forms with the

<sup>1</sup> Museo Paleontológico "Egidio Feruglio". Fontana 140, U9100GYO Trelew, Argentina. E-mail: eortiz@mef.org.ar

<sup>2</sup> Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales. José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid, España. E-mail: malberdi@mncn.csic.es

largest body mass were recorded in MNs 10 and 16, while those of least body mass were recorded in MN 13; 4) there was minimal correlation between body mass and the gracility and hypsodonty indices ( $r = 0.1465$  for the IG and  $r = -0.2338$  for the IH). Through these results, the extrapolation of a relation model between body mass and the climatic-environmental variables (*i.e.*, climate, vegetation type) developed for the Equini, and the bibliographic information regarding the prevailing climatic-environmental conditions on the Iberian Peninsula during the upper Miocene-upper Pliocene interval, it was possible to infer that Hipparionini of least body mass (*e.g.*, *H. gromovae*; *H. periafricanum*; *H. primigenium*) inhabited relatively closed environments (*e.g.*, open forest-thicket), under relatively warm and humid conditions; while forms of greater body mass (*i.e.*, *Hipparion* from the La Roma 2 site; *H. rocinantis*) inhabited more open environments (*e.g.* savanna), under climatic conditions that were relatively colder and drier.

**Key words:** Body mass, Paleoecology, Equidae, Hipparionini, Miocene, Pliocene, Spain, Portugal.

## INTRODUCCIÓN

La tribu Hipparionini QUINN, 1955 es un grupo monofilético de équidos que se reconoce por la presencia de un pliegue caballino persistente y bien desarrollado en los molares, y porque el metacarpiano V se halla articulado primariamente con el IV (HULBERT & MACFADDEN, 1991). Registrados por primera vez en el Mioceno medio (Barstoviense temprano) de América del Norte (MACFADDEN & SKINNER, 1981), los Hipparionini se registran por primera vez en el Viejo Mundo a comienzos del Mioceno superior, persistiendo hasta el Pleistoceno medio en el sudeste de Asia y África (BERNOR & ARMOUR-CHELU, 1999). Durante dicho lapso, estos équidos se cuentan entre los grupos de ungulados más abundantes de las faunas del Viejo Mundo (BERNOR & LIPSCOMB, 1995).

El tratamiento sistemático de los Hipparionini del Viejo Mundo es extremadamente complejo, debido fundamentalmente a las distintas posiciones (a menudo irreconciliables) que al respecto han sostenido los diferentes autores que se han ocupado del grupo. Así, por ejemplo, mientras algunos autores han sostenido la existencia de un único género con varias especies y/o morfotipos (*e.g.*, ALBERDI, 1974, 1989; ALBERDI & MORALES, 1981; ALBERDI & ALCALÁ, 1999), otros sostuvieron que las especies deben ser agrupadas en un único género pero en diversos subgéneros (*e.g.*, QIU *et al.*, 1987; EISENMANN, 1998), mientras que otros reconocieron la existencia de diversos géneros y grupos de especies, algunos parafiléticos (*e.g.*, FORSTEN, 1984; BERNOR & LIPSCOMB, 1995; BERNOR *et al.*, 1996; FORSTEN, 1997a, 1997b; BERNOR & ARMOUR-CHELU, 1999). A pesar de estos inconvenientes taxonómicos, los Hipparionini del Viejo Mundo han sido utilizados exitosamente por los paleontólogos para establecer correlaciones estratigráficas (*e.g.*, ALBERDI & MORALES, 1981; FORSTEN, 1984; EISENMANN & SONDAAR, 1989; BERNOR *et al.*, 1996) y para realizar

estudios evolutivos, biogeográficos y/o paleoecológicos (*e.g.*, FORSTEN, 1975; BERNOR *et al.*, 1990; HAYEK *et al.*, 1992; BERNOR & LIPSCOMB, 1995; CERLING *et al.*, 1997; EISENMANN, 1998).

En la península ibérica (Fig. 1), los Hipparionini han sido registrados desde el Mioceno superior (Vallesiense temprano) hasta el Plioceno superior (Villafraniense temprano), fundamentalmente en el actual territorio español (ALBERDI, 1974, 1989; ALBERDI *et al.*, 1978; ALBERDI & ALCALÁ, 1999). Durante este lapso muestran una remarcable diversidad taxonómica, manifestada en la presencia de la totalidad de los grupos supraespecíficos propuestos para el Viejo Continente. Esta diversidad taxonómica

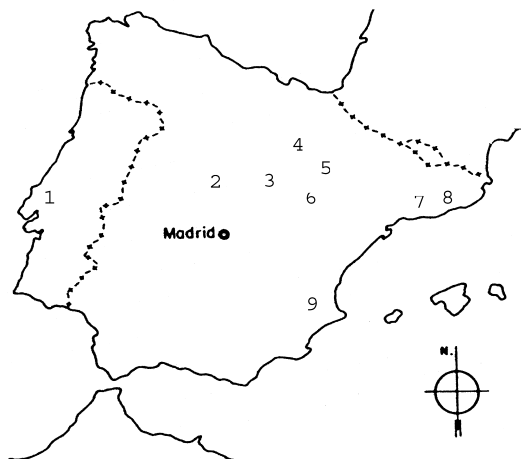


Figura 1.- Distribución geográfica de las localidades con *Hipparion* en la península ibérica. 1: Azambujeira (Portugal); 2: Los Valles de Fuentidueña (Segovia); 3: Layna (Soria); 4: Villarroya (Logroño); 5: Nombrevilla (Zaragoza); 6: Orrios 1, Villalba Alta, Villalba Alta Río 1, Conclud, La Roma 2, Los Mansuetos, La Gloria 4, Valdecebro y La Calera (Teruel); 7: Piera; 8: Can Llobateres (Barcelona); 9: Alcoy (Alicante).

Figure 1.- Geographic distribution of the *Hipparion* localities in the Iberian peninsula.

Taxón	N	Localidad	ELMA (MN)	Referencias bibliográficas
<i>H. primigenium</i>	7	Nombrevilla <sup>E</sup>	Vallesiense (9)	Datos propios (MTA)
<i>H. primigenium</i>	31	Can Llobateres <sup>E</sup>	Vallesiense (9)	Alberdi (1974)
<i>H. primigenium</i>	55	Valles de Fuentidueña <sup>E</sup>	Vallesiense (9)	Datos propios (MTA)
<i>H. primigenium</i>	4	La Roma 2 <sup>E</sup>	Vallesiense (10)	Pesquero et al. (en prensa)
<i>H. primigenium melendezi</i>	1	Azambujeira <sup>P</sup>	Vallesiense (10)	Alberdi et al. (1974)
<i>H. primigenium</i>	5	Valdecebro <sup>E</sup>	Turolense (13)	Datos propios (MTA)
<i>H. mediterraneum</i>	3	Piera <sup>E</sup>	Turolense (11)	Datos propios (MTA)
<i>H. concudense</i>	87	Concud <sup>E</sup>	Turolense (12)	Datos propios (MTA)
<i>H. concudense</i>	41	Los Mansuetos <sup>E</sup>	Turolense (12)	Datos propios (MTA)
<i>H. gromovae</i>	25	Valdecebro <sup>E</sup>	Turolense (13)	Datos propios (MTA)
<i>H. periafricanum</i>	13	Valdecebro <sup>E</sup>	Turolense (13)	Datos propios (MTA)
<i>H. fissurae</i>	4	La Gloria 4 <sup>E</sup>	Rusciniense (14)	Alberdi & Alcalá (1999)
<i>H. fissurae</i>	9	La Calera <sup>E</sup>	Rusciniense (15)	Alberdi & Alcalá (1999)
<i>H. fissurae</i>	7	Layna <sup>E</sup>	Rusciniense (15)	Alberdi & Alcalá (1999)
<i>H. fissurae</i>	1	Villalba Alta Río 1 <sup>E</sup>	Rusciniense (15)	Alberdi & Alcalá (1999)
<i>H. aff. H. fissurae</i>	5	Orrios 1 <sup>E</sup>	Rusciniense (14)	Alberdi & Alcalá (1999)
<i>H. cf. H. fissurae</i>	2	Villalba Alta <sup>E</sup>	Rusciniense (15)	Alberdi & Alcalá (1999)
<i>H. crassum</i>	1	Alcoy <sup>E</sup>	Rusciniense (14)	Datos propios (MTA)
<i>H. rocinantis</i>	4	Villarroya <sup>E</sup>	Villafranquiense (16)	Datos propios (MTA)

Tabla 1.- Lista de las especies estudiadas, número de ejemplares (N), localidad, distribución temporal (ELMA y MN) y referencias bibliográficas. ELMA: Edad-mamífero europea; MN: zonas de Mein; E: España; P: Portugal.

Table 1.- List of the studied species, number of samples (N), locality, temporal distribution (ELMA and MN), and literature. ELMA: European Land-mammal Age; MN: Mein zones; E: Spain; P: Portugal.

se halla acompañada por una moderada diversificación ecológica, observada en aspectos tales como las preferencias dietarias o la talla.

La determinación de la dieta de los Hipparionini ha evolucionado desde las inferencias más clásicas, basadas en el grado de hipsodoncia de los molares, la morfología del hocico o la morfometría mandibular (e.g., JANIS, 1988; JANIS & EHRHARDT, 1988; MACFADDEN, 1992; EISENMANN, 1998) hasta el uso de técnicas más modernas, como el microdesgaste dentario o los isótopos del carbono (e.g., HAYEK *et al.*, 1992; CERLING *et al.*, 1997). Sin embargo no ha ocurrido lo mismo con la determinación de la talla, a pesar de ser uno de los aspectos determinantes de la fisiología, la paleoecología y la organización social de los mamíferos (e.g., HUTCHINSON & MAC ARTHUR, 1959; McNAB, 1971, 1990; JARMAN, 1974; SCHMIDT-NIELSEN, 1975; CLUTTON-BROCK *et al.*, 1977; ALEXANDER *et al.*, 1981; DAMUTH, 1981a, 1981b; EISENBERG, 1981; JANIS, 1982, 1988, 1990; ROBINSON & REDFORD, 1986).

A pesar de que desde finales del siglo XIX y comienzos del XX los paleontólogos han reconocido la importancia del tamaño corporal como uno de los

aspectos principales de las estrategias adaptativas de los animales, el interés estuvo focalizado principalmente en los cambios filéticos del tamaño corporal a lo largo del tiempo y no en las consideraciones paleoecológicas (FLEAGLE, 1978, 1988). Adicionalmente, en los primeros trabajos la estimación del tamaño corporal fue realizada sobre la base de comparaciones cualitativas y subjetivas con las especies actuales. Esta práctica ha ido siendo abandonada en las últimas décadas, reemplazada por predicciones basadas en consideraciones estadísticas (e.g., FLEAGLE, 1978, 1988; ANDREWS *et al.*, 1979; GINGERICH *et al.*, 1982; SCOTT, 1983; LEGENDRE & ROTH, 1988; DAMUTH & MACFADDEN, 1990), incluso dentro de la propia familia Equidae (e.g., HULBERT, 1984; MACFADDEN & HULBERT, 1990; JANIS, 1990; SCOTT, 1990; MACFADDEN, 1992; ALBERDI *et al.*, 1995; SÁNCHEZ *et al.*, 1998).

Consecuentemente, este trabajo persigue los siguientes objetivos: 1) inferir la masa corporal de los Hipparionini de la península ibérica; y 2) enmarcar el patrón de cambios en la masa corporal dentro de la evolución climático-ambiental de la península ibérica durante el lapso Mioceno superior-Plioceno superior.

## MATERIAL Y MÉTODO

La lista de los taxones considerados, así como su ubicación geográfica y cronológica se detalla en la Tabla 1.

La estimación de la masa corporal de los Hipparionini ibéricos se realizó a partir de la medida 5 (ancho de la superficie articular) de la primera falange del dedo III (F5, véase EISENMANN *et al.*, 1988). Esta decisión se basó en el trabajo de ALBERDI *et al.* (1995: 338), quienes concluyeron que dicha medida era la que producía las mejores estimaciones de la masa corporal en los équidos actuales ( $r = 0,991$ ; %R = 98,25; %SEE = 6,24). De acuerdo con dichos autores, la ecuación que permite inferir la masa corporal de los équidos fósiles a partir de F5 responde a la siguiente fórmula:

$$\ln y = 3,476 \ln x - 6,548 \quad (1)$$

donde  $\ln y$  es el logaritmo natural de la masa corporal (en Kg.); 3,476 es la pendiente de la recta de regresión;  $\ln x$  es el logaritmo natural de F5 (en mm); y 6,548 es el valor de la ordenada al origen. Cabe señalar que la ecuación (1) fue estimada originalmente con una muestra de équidos actuales, cuya masa corporal presentaba un rango comprendido entre los 180 y los 800 Kg. (ALBERDI *et al.*, 1995). Por esta razón, las estimaciones inferiores a 180 Kg. deben ser consideradas con precaución, dado que los estimadores se hallan por fuera del intervalo de confianza estadística de la ecuación.

Una vez obtenida la masa corporal de las especies fósiles, sus valores se correlacionaron (empleando el coeficiente de correlación del momento producto de Pearson,  $r$ ; véase SOKAL & ROHLF, 1980) con otros dos indicadores paleoecológicos: el índice de gracilidad y el de hipsodoncia. Los valores de ambos índices fueron extraídos mayoritariamente de la literatura. Cuando fue necesario realizar el cálculo de los mismos, se utilizaron las siguientes fórmulas:

$$IG = (MTIII\ 3 / MTIII\ 1) \cdot 100 \quad (2)$$

e

$$IH = (h\ M1-2/dapm\ M1-2) \cdot 100 \quad (3)$$

donde **IG** es el índice de gracilidad; **MTIII 3** es el ancho mínimo del tercer metatarsiano; **MTIII 1** es su

longitud máxima (véase EISENMANN *et al.*, 1988); **IH** es el índice de hipsodoncia; **h M1-2** es la altura máxima de la corona del primer y/o segundo molar inferior y/o superior (obtenida a partir de molares sin desgaste); y **dapm M1-2** es la longitud anteroposterior máxima de la corona de los mismos molares.

## RESULTADOS

La estimación de la masa corporal de los Hipparionini de la península ibérica se grafica en la Fig. 2. Como puede observarse, la mayoría de los fósiles (32 %) habría alcanzado una masa que se ubica en el intervalo comprendido entre los 150 y los 199 Kg., siguiéndoles en número aquellos cuya masa se hallaría comprendida entre los 100 y los 149 Kg. (26 %). Las tallas extremas (*i.e.*, 0-49; 300-349 y 350-399 Kg.) habrían tenido una frecuencia mucho menor (5%), estando representada cada una de ellas por un solo taxón.

La distribución cronológica de la masa corporal se grafica en la Fig. 3. A lo largo de su biocrón, los Hipparionini se mantienen fundamentalmente dentro del rango comprendido entre los 100 y los 200 Kg. Las formas de mayor masa corporal se registran en las MN 10 y 16, en tanto que las formas de menor masa corporal se registran en la MN 13.

En cuanto a la relación existente entre la masa corporal y los índices de gracilidad (IG) y de hipsodoncia (IH), los resultados muestran una baja correlación. En el caso del IG, el coeficiente de correlación alcanzó un valor de 0,1465 (Fig. 4), mientras que en el caso del IH el valor alcanzado fue de -0,2338 (Fig. 5).

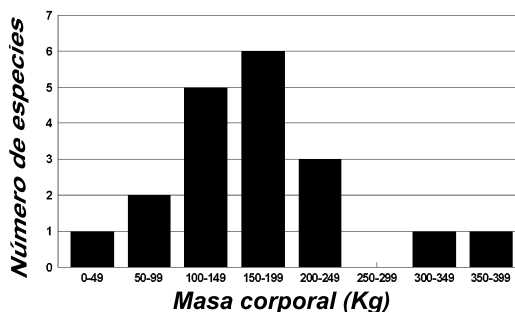


Figura 2.- Número de especies en los diferentes intervalos de clase (masa corporal).

Figure 2.- Number of species in the different class intervals (body mass).

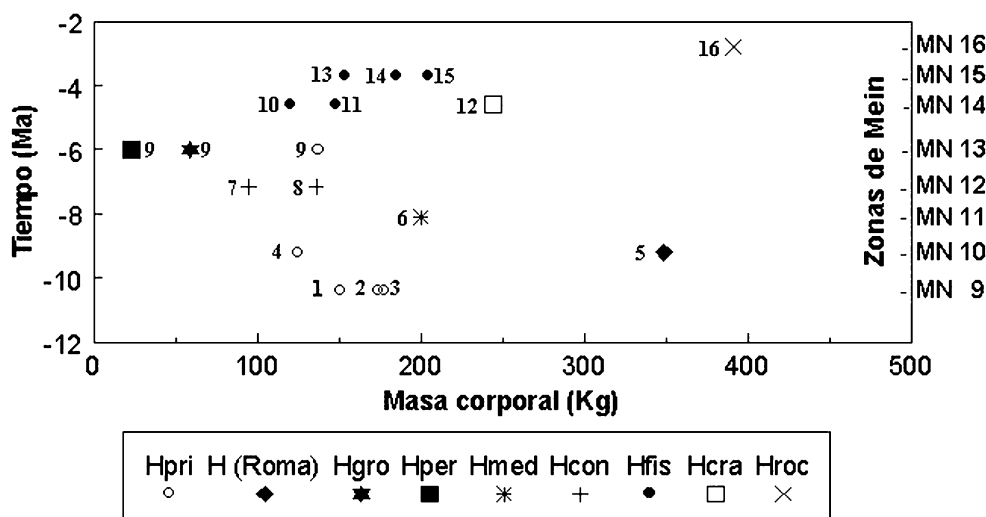


Figura 3.- Distribución cronológica y masa corporal de las especies de Hipparionini de la península ibérica. Hpri: *H. primigenium*; H (Roma 2): *Hipparion* de La Roma 2; Hgro: *H. gromovae*; Hper: *H. periafricanum*; Hmed: *H. mediterraneum*; Hcon: *H. concudense*; Hfis: *H. fissurae* (incluye *H. aff. H. fissurae* y *H. cf H. fissurae*); Hcra: *H. crassum*; Hroc: *H. rocinantis*; 1: Los Valles de Fuentidueña; 2: Can Llobateres; 3: Nombrevilla; 4: Azambujeira; 5: La Roma 2; 6: Piera; 7: Concud; 8: Los Mansuetos; 9: Valdecebro; 10: Orrios 1; 11: La Gloria 4; 12: Alcoy; 13: Villalba Alta Río 1; 14: Villalba Alta; 15: La Calera y Layna; 16: Villarroya; MN9: 11,1 a 9,7 Ma; MN10: 9,7 a 8,7 Ma; MN11: 8,7 a 7,5 Ma; MN12: 7,5 a 6,8 Ma; MN13: 6,8 a 5,2 Ma; MN14: 5,2 a 4 Ma; MN15: 4 a 3,4 Ma; MN16: 3,4 a 2,2 Ma.  
 Figure 3.- Chronological distribution and body mass of the Hipparionini species in the Iberian peninsula.

DISCUSIÓN

MASA CORPORAL Y TAXONOMÍA

De las nueve especies de Hipparionini reconocidas al inicio de este trabajo en la península ibérica, seis habrían presentado una masa corporal comprendida aproximadamente entre los 100 y los 350 Kg. (Figs. 2 y 3). De las tres restantes, dos (*i.e.*, *H. gromovae* VILLALTA & CRUSAFONT, 1957 y *H. periafricanum* VILLALTA & CRUSAFONT, 1957) habrían poseído masas corporales menores a los 100 Kg. y la restante (*H. rocinantis* HERNÁNDEZ PACHECO, 1921) habría alcanzado una masa superior a los 350 Kg. (Figs. 2 y 3). Sin embargo, al llevarse a cabo este estudio se observó que los ejemplares vallesienses del yacimiento español de La Roma 2 (MN 10), determinados inicialmente como pertenecientes a la especie *H. primigenium* (v. MEYER, 1829) (Tabla 1), habrían alcanzado una masa corporal sensiblemente mayor (*i.e.*, 348 Kg.) que la de los restantes miembros de dicha especie, cuya masa corporal se hallaría comprendida entre

los 175 y los 178 Kg. (Figs. 2 y 3).

Recientemente, PESQUERO *et al.* (en prensa) han realizado un estudio sobre la variabilidad morfológica y morfométrica de *H. primigenium* en el cual concluyeron que los especímenes de La Roma 2 debían ser incluidos en dicha especie, aunque señalaron que existían ciertas diferencias (*e.g.*, mayor talla, menor grado de hipsodancia) con los restantes miembros de la especie, que podían estar vinculadas con cuestiones ambientales (véase más adelante). A pesar de que PESQUERO *et al.* (en prensa) consideraron la medida 5 de la falange dentro de su análisis morfométrico, no llevaron a cabo la estimación de la masa corporal. Tomando en consideración esta variable, así como el índice de hipsodancia (Fig. 5) nosotros estimamos que los especímenes de La Roma 2 deben ser incluidos en una nueva especie. La magnitud de las diferencias de talla entre estos hiparioninos y los miembros de *H. primigenium* es mayor que la existente en cualquiera de las restantes especies de la tribu Hipparionini (Fig. 3). Esto justifica a nuestro entender el reconocimiento de una nueva especie, dado que las

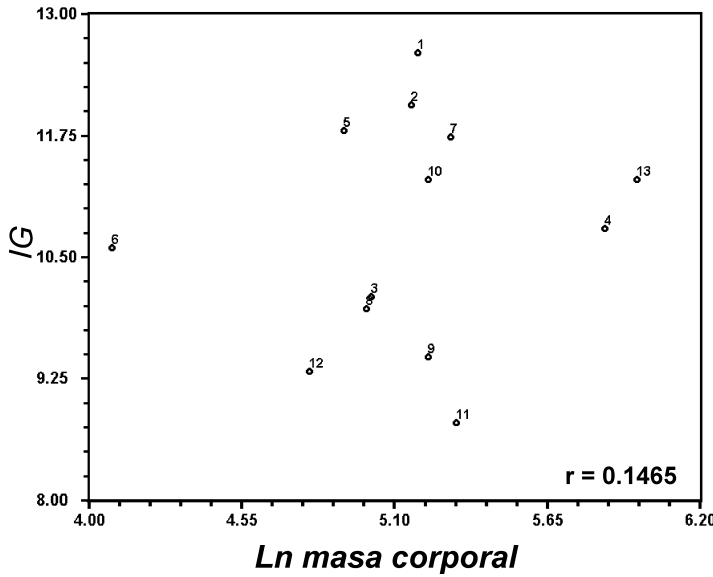


Figura 4.- Correlación entre la masa corporal y el índice de gracilidad (IG) de los Hipparionini de la península ibérica (%R: 2,1; P: 0,633). 1: *H. primigenium* (Nombrevilla); 2: *H. primigenium* (Can Llobateres); 3: *H. primigenium* (Los Valles de Fuentidueña); 4: *H. primigenium* (La Roma 2); 5: *H. concudense* (Concud); 6: *H. gromovae* (Valdecebro); 7: *H. mediterraneum* (Piera); 8: *H. fissurae* (La Gloria 4); 9: *H. fissurae* (La Calera); 10: *H. fissurae* (Layna); 11: *H. fissurae* (Villalba Alta Río 1); 12: *H. aff. fissurae* (Orrios 1); 13: *H. rocinantis* (Villarroya).

Figure 4.- Correlation between the body mass and the gracility index (IG) of the Hipparionini of the Iberian peninsula (%R: 2.1; P: 0.633).

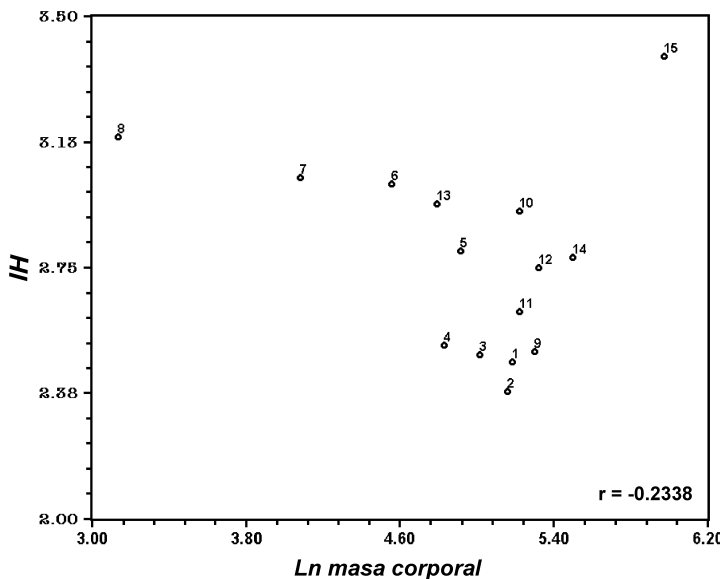


Figura 5.- Correlación entre la masa corporal y el índice de hipsodontía (IH) de los Hipparionini de la península ibérica (%R: 5,5; P: 0,402). 1: *H. primigenium* (Nombrevilla); 2: *H. primigenium* (Can Llobateres); 3: *H. primigenium* (Los Valles de Fuentidueña); 4: *H. primigenium melendezi* (Azambujeira); 5: *H. concudense* (Concud); 6: *H. concudense* (Los Mansuetos); 7: *H. gromovae* (Valdecebro); 8: *H. periafricanum* (Valdecebro); 9: *H. mediterraneum* (Piera); 10: *H. fissurae* (La Calera); 11: *H. fissurae* (Layna); 12: *H. fissurae* (Villalba Alta Río 1); 13: *H. aff. fissurae* (Orrios 1); 14: *H. crassum* (Alcoy); 15: *H. rocinantis* (Villarroya).

Figure 5.- Correlation between the body mass and the hypsodonty index (IH) of the Hipparionini of the Iberian peninsula (%R: 5.5; P: 0.402).

marcadas diferencias en la masa corporal llevarían aparejada una segregación de nichos, a lo que debe sumarse un posible aislamiento reproductivo.

MASA CORPORAL, BIOCRONOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA

Tal como se observa en las Figs. 2 y 3, los Hipparionini de la península ibérica han mantenido una masa corporal relativamente uniforme a lo largo del

lapso Mioceno superior-Plioceno superior, comprendida aproximadamente entre los 100 y los 250 Kg. Sólo en cuatro oportunidades se registra la presencia de especies de masas corporales inferiores (MN 12 y 13) o superiores (MN 10 y 16).

Los primeros Hipparionini se registran durante la ELMA Vallesiense (MN 9 y 10). En la MN 9 (Fig. 3), esta tribu se halla representada en la península ibérica por una única especie, *Hipparion primigenium*, en tres localidades españolas: Los Valles de Fuentidueña,

ña, Can Llobateres y Nombrevilla (Fig. 1). Los ejemplares de esta especie habrían poseído una masa corporal comprendida entre los 150 y los 178 Kg. Durante la MN 10, los Hipparionini se hallan representados por dos formas, una en Portugal (Azambujeira) y otra en España (La Roma 2). La forma portuguesa ha sido asignada a la subespecie *H. primigenium melendezi* ALBERDI (1974) y habría poseído una masa corporal (125 Kg.) algo inferior a la de los hiparioninos de Los Valles de Fuentidueña. Por su parte, el *Hipparion* de La Roma 2 (actualmente en estudio) posee una masa corporal sensiblemente mayor (*i.e.*, 349 Kg.) a la de cualquiera de los miembros de la especie *H. primigenium*. La masa corporal de este hiparionino sólo habría sido superada por aquella de la especie villafranquiense *H. rocinantis* (Figs. 2 y 3).

Durante la ELMA Vallesiense los climas pasaron de húmedos (MN 9) a secos (MN 10), con temperaturas relativamente frías (DAAMS *et al.*, 1988). En lo concerniente a la vegetación, durante esta ELMA habrían predominado las sabanas (ALCALÁ, 1994). En este contexto, es posible vincular la evolución de la talla corporal de los Hipparionini con los cambios en las condiciones climático-ambientales extrapolando los resultados obtenidos para los Equini por diferentes autores. Así, DUERST (1926), GROMOVA (1949), EISENMANN (1984) y EISENMANN & GUÉRIN (1984) señalaron que las cebras actuales de mayor tamaño viven en hábitats abiertos, dominados por vegetación herbácea (*e.g.*, sabana). MACFADDEN (1986) concluyó que existía una fuerte correlación entre la presencia de especies de caballos fósiles de elevada masa corporal y los ambientes abiertos en América del Norte. Finalmente, ALBERDI *et al.* (1995) postularon que los Equini fósiles de mayor masa corporal estuvieron mejor adaptados a la vida en ambientes abiertos, bajo climas secos y fríos, en tanto que los de menor masa corporal lo estuvieron a los ambientes relativamente cerrados (*e.g.*, sabanas arboladas) y climas cálidos.

A partir del modelo desarrollado en los Equini, puede hipotetizarse que la diferencia de tamaño registrada entre los Hipparionini de Portugal y Teruel durante la MN 10 indicaría la existencia de climas algo más cálidos y una vegetación relativamente más cerrada en el E de la península, mientras que en el O los climas habrían sido más fríos y la vegetación más abierta. Esta hipótesis se ve corroborada por las conclusiones paleoecológicas de ALCALÁ (1994), quien

postuló la existencia de climas relativamente fríos y secos y una vegetación de tipo sabana en el yacimiento de La Roma 2, del cual proviene la especie de *Hipparion* de gran tamaño (Tabla 1 y Fig. 3).

Finalmente, debe señalarse que a pesar de que entre las MN 9 a 10 se registra uno de los mayores recambios faunísticos del Neógeno europeo (*e.g.*, ALCALÁ *et al.*, 1989-1990a, 1989-1990b; MOYÀ & AGUSTÍ, 1990), los Hipparionini no parecen haberse visto afectados.

Durante la ELMA Turolense (MN 11, 12 y 13) la tribu estuvo representada por cinco especies (*H. mediterraneum* ROTH & WAGNER, 1855, *H. concudense* PIRLOT, 1956, *H. primigenium*, *H. gromovae* y *H. periafricanum*), la máxima diversidad registrada en la península (Fig. 3). Esta elevada diversidad taxonómica se halla acompañada por una expansión hacia la zona de las tallas pequeñas (*i.e.*, *H. gromovae* y *H. periafricanum*) y la ausencia de formas de elevada masa corporal. Durante la MN 11 se registra la presencia de esta tribu en una única localidad española (Piera) representada por una única especie (*H. mediterraneum*) cuya masa corporal habría sido de unos 200 Kg. En la subsiguiente MN 12 también se registra la presencia de una única especie (*H. concudense*), proveniente de las localidades españolas de Concud y Los Mansuetos (Fig. 1). Los hiparioninos de Concud habrían alcanzado una masa corporal menor que la de aquellos de Los Mansuetos (95 vs. 136 Kg., respectivamente). Por último, en la MN 13 se registra la presencia de tres especies, una de talla media (*H. primigenium*, 138 Kg.) y dos de talla pequeña (*H. gromovae* y *H. periafricanum*, 59 y 23 Kg., respectivamente). Es interesante destacar que las tres especies provienen de un mismo yacimiento (Valdecebro; véase Fig. 1) con lo cual se estaría frente a un caso de simpatría.

Durante la ELMA Turolense las temperaturas se incrementan ligeramente respecto de la precedente ELMA Vallesiense, lo mismo que la humedad. En cuanto a la vegetación, se observa un ligero incremento de los arbustos y los árboles, aunque sigue predominando la vegetación herbácea, dando lugar a formaciones del tipo sabana arbolada o matorral-bosque abierto (ALCALÁ, 1994). La tendencia que muestran los Hipparionini hacia la reducción de la masa corporal a lo largo de esta ELMA está de acuerdo con las predicciones del modelo de respuesta evolutiva basado en los Equini, que predice precisamente que, en contraste con las especies de mayor talla, las espe-

cies de menor tamaño corporal deben habitar ambientes más cerrados, bajo condiciones climáticas más cálidas.

Durante la ELMA Rusciniense (MN 14 y 15) la tribu estuvo representada por dos especies (*H. fissurae* CRUSAFONT & SONDAAR, 1971 y *H. crassum* GERVAIS, 1859), lo que marca una importante reducción de la diversidad taxonómica respecto a la de la precedente ELMA Turolense. En la MN 14 la tribu se halla registrada en tres localidades españolas (Orrios 1, La Gloria 4 y Alcoy; Fig. 1) registrándose la presencia de las dos especies arriba mencionadas. En cuanto a la masa corporal, los valores van desde los 148 Kg. de *H. aff. fissurae* (Orrios 1) hasta los 244 Kg. de *H. crassum* (Alcoy). Por su parte, en la MN 15, la tribu se halla representada por una única especie (*H. fissurae*) que ha sido registrada en cuatro localidades españolas (Villalba Alta, Villalba Alta Río 1, La Calera y Layna; Fig. 1). En cuanto a las tallas, se extienden en un rango que va desde los 154 Kg. de *H. cf. fissurae* (Villalba Alta) a los 204 Kg. de *H. fissurae* (Villalba Alta Río 1).

No existe acuerdo entre los distintos autores acerca de las condiciones climático-ambientales imperantes en la península ibérica durante la ELMA Rusciniense. Así, DAAMS *et al.* (1988) postulan, sobre la base de micromamíferos, la existencia de condiciones climáticas más húmedas y relativamente más frías que aquellas de la ELMA Turolense. Por otra parte, ALCALÁ (1994) concluye que, al menos en la fosa de Alfombra-Teruel, los climas fueron cálidos y húmedos (aunque algo más secos durante la porción inferior de esta ELMA) y los ambientes fueron más arbolados que en la precedente ELMA Turolense. De acuerdo con el modelo desarrollado en los Equini, la mayor masa corporal de los Hipparionini ruscinienses con respecto a aquella de los turolenses es concordante con climas relativamente más fríos y secos y ambientes relativamente más abiertos. Esto concuerda parcialmente con las conclusiones de DAAMS *et al.* (1988) y parece oponerse a las de ALCALÁ (1994). Sin embargo, debe destacarse que este último autor planteó ciertas dudas con respecto a las inferencias paleoecológicas realizadas en los yacimientos de La Calera y La Gloria 4, ya que sus asociaciones de mamíferos no se asemejaban completamente a aquellas de los modelos de bosque de montaña y selvático tomados como referencia. Sin embargo, si se examina cuidadosamente la Fig. 8.10 del trabajo de este autor (ALCALÁ, 1994: 421) se

aprecia que las asociaciones de estos dos yacimientos guardan un mayor parecido con aquellas de las sabanas y los matorrales-bosques abiertos que con aquellas de los bosques de montaña y selváticos, particularmente en las categorías de locomoción y dieta. Es precisamente este tipo de ambientes (sabanas arboladas, matorral-bosque abierto) el que indican los Hipparionini, con lo cual podría estarse frente a un “retorno”, al menos parcial, a las condiciones climático-ambientales imperantes durante la ELMA Vallesiense.

Un hecho que también podría estar vinculado con la reducción en la diversidad de los Hipparionini desde la ELMA Turolense a la Rusciniense es la denominada “crisis de salinidad del Mesiniense” (HSÜ *et al.*, 1977). Esta crisis, vinculada con la masiva caída del nivel del mar acontecida alrededor de los 5,8 a 5,9 Ma (SHACKLETON, 1995) como consecuencia de la inestabilidad del casquete polar antártico (HODELL *et al.*, 1986) llevó en Europa al aislamiento y desecación de la cuenca mediterránea alrededor de los 5 Ma. Durante esta crisis, las condiciones climático-ambientales en la península ibérica sufrieron un marcado deterioro, lo cual puede dar cuenta de la marcada disminución en la diversidad de los Hipparionini.

Finalmente, durante la ELMA Villafraniense (MN 16 y 17) la diversidad de los Hipparionini cae al mínimo, al estar representados por la especie *H. rocinantis*. Esta especie ha sido registrada sólo en la MN 16 en una localidad española (Villarroya; Fig. 1) y su masa corporal habría alcanzado los 392 Kg., el máximo valor conocido para los Hipparionini ibéricos (Figs. 2 y 3).

Las condiciones climático-ambientales imperantes durante la primera parte de la ELMA Villafraniense (MN 16) habrían sido relativamente más frías y secas que durante la ELMA Rusciniense, iniciándose el desarrollo de los cambios climáticos cíclicos que van a caracterizar el Plioceno superior y el Cuaternario (ALBERDI *et al.*, 1997). Durante la parte inicial de esta ELMA (3,1 a 3,2 Ma) se registra la primera acumulación de un casquete polar en el Hemisferio Norte (THUNELL, 1979; SHACKLETON *et al.*, 1984). Asimismo, durante este lapso se registra en Eurasia, América del Norte y África el denominado “*Leptobos-Equus*-elephant event” (STEININGER *et al.*, 1985), un evento migratorio que produjo, entre otros cambios faunísticos, el ingreso del género *Equus* (proveniente de América del Norte) a Eurasia y el arribo de los elefantes (desde África y a través



de Eurasia) a América del Norte (WOODBURNE & SWISHER, 1995). La vegetación habría estado dominada por las gramíneas (sabanas, estepas), hecho que estaría apoyado por la elevada altura de los molares de *H. rocinantis* (Fig. 5; véase también BERNOR *et al.*, 1996). De acuerdo con el modelo derivado de los Equini, la elevada masa corporal de esta especie está de acuerdo con las condiciones climático-ambientales inferidas para esta MN.

Finalmente, cabe realizar un comentario sobre la extinción de los Hipparionini en la península ibérica. De acuerdo con las evidencias disponibles, la desaparición de estos équidos precede a la primera aparición de los Equini, que si bien se registran en la MN 16 (ELMA Villafranquiense) lo hacen a finales de dicha zona (en diferentes yacimientos), y no a comienzos de la misma, donde se registra por última vez a los Hipparionini (véase ALBERDI *et al.*, 1997, 1998). Aún en el supuesto caso de que la no coexistencia obedeciese a problemas en el registro, la marcada diferencia de tamaño entre *H. rocinantis* (391 Kg.) y *Equus livenzovensis* BAJGUSHEVA, 1978 (502 Kg.; véase ALBERDI *et al.*, 1995, 1998) muy probablemente habría evitado la competencia, a pesar de que tanto las formas finales de Hipparionini como los Equini fueron pastadores. Consecuentemente, es más factible interpretar la desaparición de los Hipparionini como resultado de los cambios climático-ambientales que se registraron durante la primera parte de la ELMA Villafranquiense. De este modo, la extinción de los Hipparionini habría dejado vacante una zona adaptativa (*sensu* VAN VALEN, 1971) que fue ocupada luego por reemplazo oportunista (véase BENTON, 1983) por los Equini.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los Dres. N. LÓPEZ MARTÍNEZ, P. PELÁEZ-CAMPOMANES Y MANUEL HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ la invitación cursada para participar en este número de ColPa en homenaje al Dr. REMERT DAAMS. Asimismo, agradecen a la Lic. P. POSADAS (Museo Paleontológico "Egidio Feruglio", Trelew, Argentina) y al Dr. M. DONATO (LASBE, Museo de La Plata, Argentina) la lectura crítica del manuscrito original, y a los dos árbitros anónimos las correcciones y comentarios al manuscrito final. Por último, uno de los autores (EOJ) agradece el constante apoyo recibido de parte del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (Argenti-

na), organismo al cual pertenece. El presente trabajo fue hecho posible gracias al Proyecto conjunto de Investigación entre España y Argentina de la Agencia Española de Cooperación Iberoamericana, 2001 y el proyecto PB-1250 de la DGICYT.

#### BIBLIOGRAFÍA

- ALBERDI, M.T. 1974. El género *Hipparion* en España. Nuevas formas de Castilla y Andalucía, revisión e historia evolutiva. *Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario*, 1: 1-146.
- 1989. A review of Old World Hipparionine horses. In: The evolution of Perissodactyla. D.R. PROTHERO & R.M. SCHOCH, Eds. págs. 234-261. Oxford University Press. New York and Oxford.
- & ALCALÁ, L. 1999. A study of the new samples of the Pliocene *Hipparion* (Equidae, Mammalia) from Spain and Bulgaria. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 89: 167-186.
- & MORALES, J. 1981. Significado bioestratigráfico del género *Hipparion* en España. *Teruel*, 66: 61-66.
- ANTUNES, M. T., SONDAAR, P.Y. & ZBYSZEWSKI, G. 1978. Les *Hipparion* du Portugal. *Ciências da Terra*, 4: 129-156.
- AZANZA, B.; CERDEÑO, E. & PRADO, J.L. 1997. Similarity relationships between mammal faunas and biochronology from Latest Miocene to Pleistocene in the Western Mediterranean area. *Ecologiae Geologicae Helveticae*, 90, 115-132.
- ORTIZ JAUREGUIZAR, E. & PRADO, J.L. 1998. A quantitative review of european stenooid horses. *Journal of Paleontology*, 72, 371-387.
- 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.
- ALCALÁ, L. 1994. Macromamíferos neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel. 554 págs. Instituto de Estudios Turolenses y Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). Teruel.
- MORALES, J. & MOYÀ, S. 1989-1990a. El registro fósil neógeno de los bóvidos (Artiodactyla, Mammalia) de España. *Paleontología i Evolució*, 23, 67-73.
- MORALES, J. & SORIA, D. 1989-1990b. El registro fósil de los carnívoros (Creodonta y Carnívora, Mammalia) de España. *Paleontología i Evolució*, 23, 55-66.
- ALEXANDER, R. MCN.; JAYES, A.S.; MALOY, G.M.O. & WATHUTA, E.M. 1981. Allometry of the leg muscles of mammals. *Journal of Zoology*, 194, 539-552.
- ANDREWS, P.; LORD, J.H. & NESBIT EVANS, E.M. 1979. Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biological Journal of the Linnean Society*, 11, 177-205.
- BENTON, M.J. 1983. Dinosaur success in the Triassic: a noncompetitive ecological model. *Quarterly Review of Biology*, 58, 29-55.
- BERNOR, R.L. & ARMOUR-CHELU, M. 1999. Family Equidae. In: *The Miocene land mammals of Europe*. G.E. RÖSSNER & K. HEISSIG, Eds. págs. 193-202. Verlag Dr. F. Pfiel. München.

- & LIPSCOMB, D. 1995. A consideration of Old World hipparionine horse phylogeny and global abiotic processes. In: *Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origins*. E. VRBA, G.H. DENTON, T.C. PARTRIDGE & L.H. BURCKLE, Eds. págs. 163-177. Yale University Press. New Haven.
- 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. FAHLBUSCH & H.W. MITTMANN, Eds. págs. 137-154. Columbia University Press. New York.
- TOBIEN, H. & WOODBURN, M.O. 1990. Patterns of Old World Hipparionine evolutionary diversification and biogeographic extension. In: *European Neogene Mammal Chronology*. E.H. LINDSAY, FAHLBUSCH, V. & MEIN, P. Eds. págs. 263-329. NATO ASI Ser. 180. Plenum Press. New York.
- CERLING, T.E., HARRIS, J.M., MACFADDEN, B.J., LEAKEY, M.G., QUADE, J., EISENMANN, V. & EHLERINGER, J.R. 1997. Global vegetation through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature*, 389: 153-158.
- CLUTTON-BROCK, T.H.; HARVEY, P.H. & RUDDER, B. 1977. Sexual dimorphism, socioeconomic sex ratio and body weight in primates. *Nature*, 269, 797-800.
- DAAMS, R.; FREUDENTHAL, M. & VAN DER MEULEN, A.J. 1988. Ecostratigraphy of micromammal faunas from the Neogene of Spain. *Scripta Geologica*, Special Issue, 1, 287-302.
- DAMUTH, J.D. 1981a. Population density and body size in mammals. *Nature*, 290, 699-700.
- 1981b. Home range, home range overlap, and species energy use among herbivorous mammals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 15, 185-193.
- & MAC FADDEN, B.J. 1990. *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*. Cambridge University Press, Cambridge, 397 pp.
- DUERST, J.U. 1926. Vergleichende Untersuchungen am Skelett bei Säugern. *Arbeitsmethodologie Abderhalden*, 7, 200.
- EISENBERG, J.F. 1981. *The mammalian radiation. An analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior*. Chicago University Press, Chicago. 610 pp.
- EISENMANN, V. 1984. Sur quelques caracteres adaptatifs du squelette d'*Equus* (Mammalia, Perissodactyla) et leurs implications paléocologiques. *Bulletin du Museum National de Histoire Naturel*, 2, 185-195.
- 1998. Folivores et tondeurs d'herbe: forme de la symphyse mandibulaire des Équidés et des Tapiridés (Perissodactyla, Mammalia). *Geobios*, 31 (1): 113-123.
- ALBERDI, M.T.; DE GIULI, C. & STAESCHE, U. 1988. Collected papers after the "New York International Hipparion Conference, 1981". In: *Studying fossil horses. 1. Methodology*. M. WOODBURN & P. SONDAAR, Eds. E.J. Brill, Leyden, 77 págs.
- & GUÉRIN, C. 1984. Morphologie fonctionnelle et environnement chez les Perissodactyles. *Geobios, Memoire Spécial*, 8: 69-74.
- & SONDAAR, P.Y. 1989. Hipparions and the Mio-Pliocene boundary. *Bolletino della Societa Paleontologica Italiana*, 28 (2-3): 217-226.
- FLEAGLE, J.G. 1978. Size distribution of living and fossil primate faunas. *Paleobiology*, 4, 67-76.
- 1988. *Primate adaptation and evolution*. Academic Press Inc., San Diego, 486 pp.
- FORSTEN, A. 1975. Adaptive evolution of the equid foot. *Zeitschrift Säugetierkunde*, 40: 304-308.
- 1984. Supraspecific grouping of Old World hipparions (Mammalia, Equidae). *Paläontologie Zeitschrift*, 58: 165-171.
- 1997a. A review of Central Asiatic hipparions (Perissodactyla, Equidae). *Acta Zool. Fennica*, 205: 1-26.
- 1997b. Caballoid hipparions (Perissodactyla, Equidae) in the Old World. *Acta Zoologica Fennica*, 205: 27-51.
- GINGERICH, P.D.; SMITH, B.H. & ROSENBERG, K. 1982. 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.
- GROMOVA, V. 1949. Histoire des chevaux (genre *Equus*) de l'ancien Monde. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademya Nauk SSSR*, 7, 1-373 (Traducción francesa: Centre Etudes Documents Paléontologie 13, Paris, 1965).
- HAYECK, L.A.C., BERNOR, R.L., SOLOUNIAS, N. & STEIGERWALD, P. 1992. Preliminary studies of hipparionine horse diet as measured by tooth microwear. *Annales Zoologici Fennici*, 28: 187-200.
- HODELL, D.A.; ELSTROM, K.M. & KENNETT, J.P. 1986. Latest Miocene benthic  $\delta^{18}\text{O}$  changes, global ice volumen, sea level, and the Messinian salinity crisis. *Nature*, 320, 441-444.
- HÜSÜ, K.J.; MONTADERT, L.; BERNOULLI, D.; CITA, M.B.; ERICKSON, A.; GARRISON, R.E.; KIDD, R.B.; MÉLIERÈS, F.; MÜLLER, C. & WRIGHT, R. 1977. History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature*, 267, 399-403.
- HULBERT, R.C. 1984. Paleoecology and population dynamics of the early Miocene (Hemingfordian) horse *Parahippus leonensis* from the Thomas Farm site, Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4, 547-558.
- & MACFADDEN, B.J. 1991. Morphological transformation and cladogenesis at the base of the adaptive radiation of Miocene hypsodont horses. *American Museum Novitates*, 3000: 1-61.
- HUTCHINSON, G.E. & MAC ARTHUR, R.H. 1959. A theoretical ecological model of size distribution among species of animals. *American Naturalist*, 93, 117-125.
- JANIS, C. 1982. Evolution of horns in ungulates: ecology and paleoecology. *Biological Reviews*, 57: 261-318.
- 1988. An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preferences. In: *Teeth revisited. Proceedings of the VII International Symposium on Dental Morphology*. D.E. RUSSELL, J.P. SANTORO & D. SIGOGNEAU-RUSSELL, Eds. *Mémoires Museum National Histoire Naturelle*, 53: 367-387. Paris.
- 1990. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodids. In: *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*. J. DAMUTH & B.J. MACFADDEN, Eds., Cambridge University Press, Cambridge, págs. 255-299.

- & EHRHARDT, D. 1988. Correlation of relative muzzle width and relative incisor width with dietary preferences in ungulates. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 92: 267-284.
- JARMAN, P.J. 1974. The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behavior*, 48, 215-267.
- LEGENDRE, S. & ROTH, C. 1988. Correlation of carnassial tooth size and body weight in Recent carnivores (Mammalia). *Historical Biology*, 1, 85-98.
- MAC FADDEN, B.J. 1986. Fossil horses from 'Eohippus' (*Hyracotherium*) to *Equus*: scaling, Cope's Law, and the evolution of body size. *Paleobiology*, 12, 355-369.
- 1992. *Fossil horses. Systematics, paleobiology, and evolution of the family Equidae*. 369 págs. Cambridge University Press, New York.
- & HULBERT, RC JR. 1990. Body size estimates and size distribution of ungulate mammals from the late Miocene Love Bone Bed of Florida. In: *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*. J. DAMUTH & B.J. MACFADDEN, Eds. págs. 337-363. Cambridge University Press, Cambridge.
- & SKINNER, M.F. 1981. Earliest Holarctic hipparion, *Cormohipparion goorisi* n.sp. (Mammalia, Equidae) from the Barstovian (medial Miocene) Texas Gulf Coastal Plain. *Journal of Paleontology*, 55: 619-627.
- MC NAB, B.K. 1971. On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology*, 52, 845-854.
- 1990. The physiological significance of body size. In: *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*. J. DAMUTH & B.J. MACFADDEN, Eds. págs. 11-23. Cambridge University Press, Cambridge.
- MOYÀ, S. & AGUSTÍ, J. 1990. Bioevents and mammal successions in the Spanish Miocene. In: *European Neogene mammal chronology*. E.H. LINDSAY; V. FAHLBUSCH & P. MEIN, Eds., Plenum Press, págs. 357-373.
- PESQUERO, M.D., ALBERDI, M.T. & ALCALÁ, L. en prensa. The late Vallesian *Hipparion* from La Roma 2, Teruel, Spain: a study of the morphology and biometry variability of *Hipparion primigenium*. *Journal of Paleontology*.
- QIU, Z., WEILONG, H. & ZHIHUI, G. 1987. The Chinese hipparionine fossils. *Palaontologica Sinica*, ser. C, 175: 1-250.
- ROBINSON, J.G. & EDFORD, K.H. 1986. Body size, diet, and population density of neotropical forest mammals. *American Naturalist*, 128, 665-680.
- SÁNCHEZ, I.M.; SALESA, M.J. & MORALES, J. 1998. Revisión sistemática del género *Anchitherium* Meyer 1834 (Equidae; Perissodactyla) en España. *Estudios Geológicos*, 54, 39-63.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1975. Scaling in Biology: the consequences of body size. *Journal of Experimental Zoology*, 194, 287-307.
- SCOTT, K.M. 1983. Prediction of body weight in fossil Artiodactyla. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 77, 199-215.
- 1990. Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. In: *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*. J. DAMUTH & B.J. MACFADDEN, Eds. Cambridge University Press, Cambridge, New York, págs. 301-335.
- SHACKLETON, M.J. 1995. New data on the evolution of Pliocene climatic variability. In: *Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origins*. E.S. VRBA; G.H. DENTON; T.C. PARTRIDGE & L.H. BURKLE, Eds., Yale University Press, New Haven and London, págs. 242-248.
- BACKMAN, J.; ZIMMERMANN, H.; KENT, D.V.; HALL, M.A.; ROBERTS, D.G.; SCHNITKER, D.; BALDAUF, J.G.; DESPRAIRIES, A.; HOMRIGHAUSEN, R.; HUDDLESTON, P.; KEENE, J.B.; KALTENBACK, A.J.; KRUMSIER, K.A.O.; MORTON, A.C.; MURRAY, J.W. & WESTBERG-SMITH, J. 1984. Oxygen isotopic calibration of the onset of ice rafting and history of glacialiation in the North Atlantic region. *Nature*, 307, 620-623.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.K.J. 1980. *Introducción a la Bioestadística*. Editorial Reverté, Barcelona, 362 pp.
- STEININGER, F.F.; RABEDER, G. & RÖGL, F. 1985. Land mammal distribution in the Mediterranean Neogene: a consequence of geokinematic and climatic events. In: *Evolution of the Mediterranean basin*. D.J. STANLEY & F.C. WETZEL, Eds., Raimondo Selli Commemoratio, Springer Verlag, 559-571.
- THUNELL, R.C. 1979. Climatic evolution of the Mediterranean sea during the last 5.0 million years. *Sedimentary Geology*, 23, 67-69.
- VAN VALEN, L., 1971. Adaptive zones and the orders of mammals. *Evolution*, 25, 420-428.
- WOODBURNE, M.O. & SWISHER, C.C. III. 1995. Land mammal high resolution geochronology, intercontinental overland dispersals, sea-level, climate, and vicariance. In: *Geochronology, time scales and global correlations: a unified temporal framework for an historical geology*. W.A. BERGGREN; D.V. KENT; M.-P. AUBRY & J. HARDENBOL, Eds., Society of Economic Mineralogists and Paleontologists, Special Publication, 54, págs. 335-364.

