

Estudio de la morfología geométrica dental del équido mioceno *Anchitherium*: implicaciones paleoecológicas

M. del M. Calvo¹, M. J. Salesa²

RESUMEN

Se realiza un análisis morfológico de la superficie oclusal de la dentición yugal superior e inferior de varias especies del género *Anchitherium* procedentes de otros tantos yacimientos del Aragoniense, principalmente de la cuenca de Madrid. Dicho análisis se basa en la toma de «land-marks» predefinidos sobre la superficie del diente (situados sobre las cúspides principales) y su comparación entre especies, para conocer si existen diferencias significativas en cuanto a la disposición de las cúspides entre las distintas poblaciones de este équido fósil. Este tipo de análisis con «land-marks» nunca antes había sido realizado con grandes herbívoros fósiles y, por ello, constituye una primera aproximación al uso de esta metodología en dicho grupo.

Palabras clave: *Anchitherium*, Mioceno, Aragoniense, morfología geométrica.

ABSTRACT

The current work deals with the morphological analysis of the occlusal surface of the cheek teeth of several *Anchitherium* species from 8 Aragonian localities, most of them from the Madrid basin. This analysis is based in predefined land-marks on the occlusal surface of the teeth, located on the main cusps, and their comparison among the different species, in order to test if there are significant differences in the disposition of cusps. This kind of study had not been previously realised with large herbivores, thus being a first approximation to the use of this methodology in this group.

Key words: *Anchitherium*, Miocene, Aragonian, geometric morphology.

Introducción

Uno de los géneros de mamíferos más frecuentes en los yacimientos continentales del Mioceno inferior y medio de la Península Ibérica es *Anchitherium* VON MEYER, 1834 (fig. 1). Tradicionalmente los restos europeos de este género habían sido asignados a una única especie, *A. aurelianense* (Cuvier, 1825). Sólo en algunos casos se definieron nuevas especies para restos españoles: *A. ezquerra* (von Meyer, 1844) en el yacimiento de San Isidro (Madrid), *A. sampelayoi* (Villalta & Crusafont, 1945) en Nombrevilla-1 (Zaragoza) y *A. corcolense* (Íñigo, 1997) en Córcoles (Guadalajara). En 1998, tras determinar la existencia de una variabilidad morfométrica significativa en los restos de este género dentro de la Península Ibérica (Alberdi &

Bonadonna, 1988; Salesa *et al.*, 1997), Sánchez *et al.* revisan la sistemática del género en España, proponiéndose la existencia de una serie de nuevas especies. Este trabajo supuso 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 dos clados que se sucedieron en el tiempo (fig. 2). Posteriormente, Salesa *et al.* (2004) propusieron la inclusión de la forma gigante *A. sampelayoi* en el género asiático *Sinhippus*, discutiendo su presencia en la Península Ibérica como parte de una migración faunística a finales del Aragoniense.

Los estudios paleoecológicos basados en équidos han sido relativamente abundantes. Como ejemplo puede citarse la revisión realizada por MacFadden (1992) así como otros trabajos (Eisenmann & Gué-

¹ C/ Melchor Fernández Almagro, 103. 28029 Madrid, España.

² Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC. C/ José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid, España.

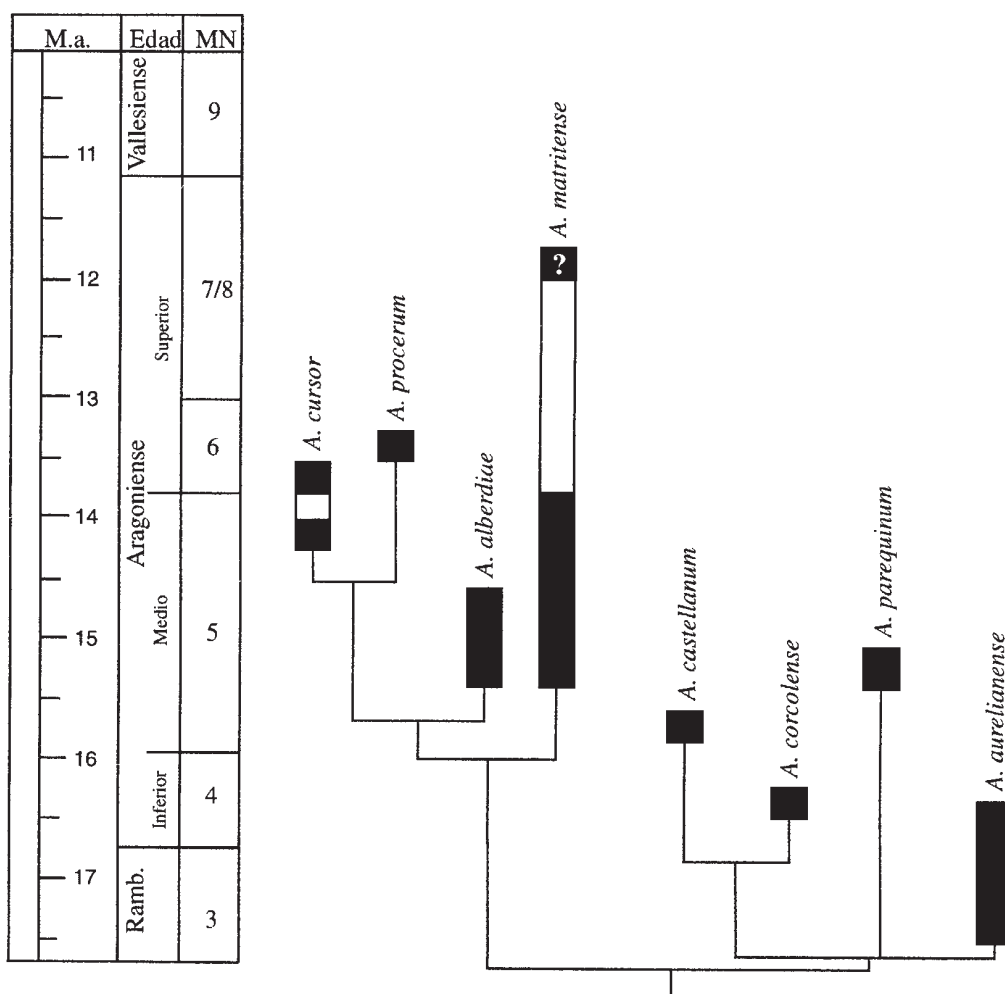


Fig. 2.—Distribución cronológica de los dos clados de Anchitheriinae españoles. Las zonas blancas indican ausencia de registro fósil. La presencia de *Anchitherium matritense* en el yacimiento madrileño de La Cistérniga no es segura, ya que se basa sólo en el post-craneal, no existiendo dentición; esta circunstancia se representa con un signo de interrogación blanco en la distribución temporal de esta especie (modificado de Sánchez *et al.*, 1998).

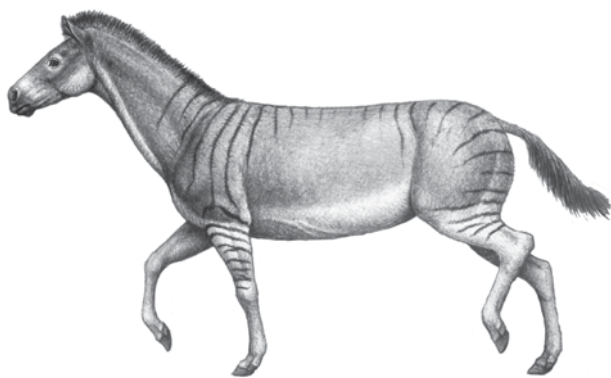


Fig. 1.—Reconstrucción del aspecto en vida del équido *Anchitherium* (Ilustración de M. Antón).

rin, 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). Sin embargo, apenas se habían publicado trabajos sobre los Anchitheriinae, aunque existía un consenso en considerarlos caballos ramoneadores dada la escasa altura de su dentición yugal. Los primeros estudios sobre la paleoecología de *Anchitherium* (Forsten, 1991; Íñigo, 1995) determinaron que la variabilidad existente en este género en cuanto al tamaño de la dentición estaría asociada con las variaciones en el tipo de vegetación, que a su vez obedecerían a las diferencias climáticas entre las distintas áreas y períodos en los que aparecen estos

équidos. Salesa *et al.* (2001) analizaron 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). Por último, Hernández Fernández *et al.* (2003) realizaron un estudio de los probables biomas que ocupó cada una de las especies de *Anchitherium* españoles.

En el presente trabajo se estudian, por medio de la morfología geométrica (análisis de «land-marks») la disposición y variabilidad intra e interespecífica de las cúspides de los dientes yugales superiores e inferiores de varias poblaciones españolas de *Anchitherium*, en concreto P2, p2, M3 y m3.

Material y métodos

El presente estudio se realizó sobre material dentario yugal del género *Anchitherium* procedente de 8 yacimientos: Alambra-Túneles, Paracuellos-5, Puente de Vallecas, Paseo de las Acacias (Madrid), La Retama (Cuenca), Cerro del Otero (Palencia), Montejo de la Vega (Segovia) y El Terrero (Zaragoza). Las siglas de cada yacimiento aparecen en la tabla 1. Estos yacimientos abarcan el rango cronológico de esta especie en la Península Ibérica. Se usó material dentario con diferente grado de desgaste, desde desgaste nulo hasta desgaste medio, desechándose sólo aquellas piezas que presentaban un grado tan elevado que hiciera imposible distinguir las cúspides. Sin embargo, dado que no se ha dispuesto de material abundante (por el propio sesgo que impone el hecho de que es una forma fósil) ha sido imposible contar con piezas con igual grado de desgaste, por lo que esto ha podido influir en la variabilidad de las medidas, añadiendo ruido, y elevando la dispersión la nube de puntos de cada cúspide. En un principio se pensó en analizar toda la dentición yugal, pero debido a que no existen criterios para distinguir con claridad las piezas P3-M2 (superiores) y p3-m2 (inferiores) se decidió centrar los estudios en los P2, p2, M3 y m3, que son piezas fácilmente distinguibles. Se contó con 38 segundos premolares; 23 inferiores y 15 superiores, y 56 terceros molares: 26 inferiores y 30 superiores.

En una primera fase, se tomaron fotografías digitales de la superficie oclusal del material citado; sobre dichas imágenes se definieron una serie de puntos («land-marks») cada uno de los cuales correspondiente a una de las cúspides principales y secundarias que forman la superficie oclusal del diente (figs. 3 y 4). Estos puntos, colocados en el mismo lugar de cada pieza dentaria, junto con la medida mesiodistal, nos permitirán ver la variación morfológica sufrida por el diente en las diferentes especies de *Anchitherium*. Con posterioridad se generaron los correspondientes archivos con estas coordenadas, para después analizar su distribución y para comprobar si existen diferencias entre las diferentes especies de *Anchitherium* de la cuenca de Madrid, y si dichas diferencias podían relacionarse con cambios en el tipo de masticación, preferencias de hábitat, etc.

Para la colocación de los «land-marks» sobre la foto oclusal de cada diente se utilizó el programa tps en su opción tpsdig. Una vez realizado este proceso, se obtuvo una representación gráfica de la distribución de los «land-marks» de todas las figuras,

Tabla 1.—**Siglas correspondientes a cada uno de los yacimientos de los cuales se ha estudiado una muestra de dientes de *Anchitherium***

Yacimientos	Sigla
Alhambra-Túneles (Madrid)	ALHII-TU
Paracuellos-5 (Madrid)	PA-V
Puente de Vallecas (Madrid)	NM
Paseo de las Acacias (Madrid)	AC
La Retama (Cuenca)	RET
Cerro del Otero (Palencia)	MNCN 39086
	Números sin letra
Montejo de la Vega (Segovia)	MNCN 50397
	MNCN 50393
	MNCN 50406
El Terrero (Zaragoza)	TE

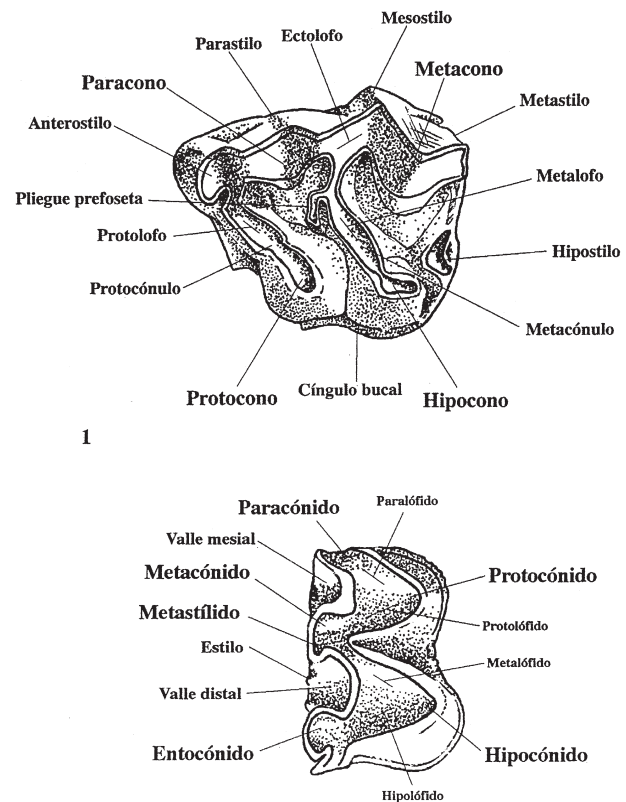


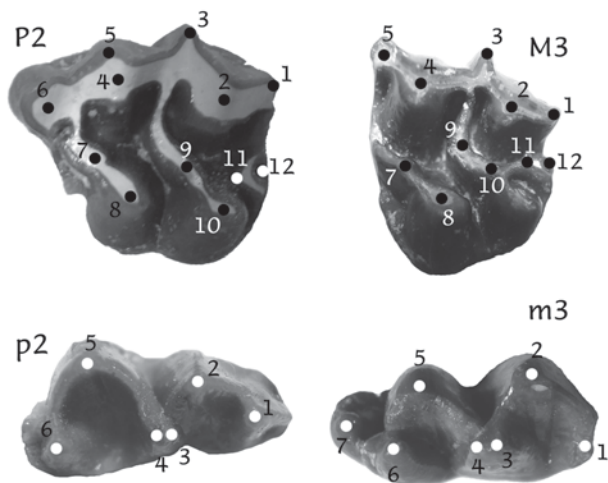
Fig. 3.—Nomenclatura de la dentición yugal superior (1) e inferior (2) de los Anchitheriinae (tomado de Sánchez *et al.*, 1998).

correspondientes a la misma pieza dentaria, superpuestas. Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) a partir de las nubes de puntos obtenidas, mediante el programa tpsRelw, que permite la obtención del porcentaje de varianza expresado por cada autovalor. Finalmente, se obtuvo un fenograma de similitud de cada pieza dentaria para poder comprobar la proximidad entre especies basándonos en la morfología de sus dientes.

Tabla 2.—Resultados de los PCA: porcentaje de la varianza explicado por cada factor

m3				p2			
Factor	SV	%	% acumulado	Factor	SV	%	% acumulado
1	0,27760	32,01	32,01	1	0,22683	46,19	46,19
2	0,23459	22,86	54,86	2	0,12572	14,19	60,39
3	0,17630	12,91	67,77	3	0,11576	12,03	72,42
4	0,16169	10,86	78,63	4	0,10271	9,03	81,89
5	0,13705	7,80	86,43	5	0,09475	8,06	89,95
6	0,11343	5,34	91,78	6	0,07848	5,53	95,48
7	0,09618	3,84	95,62	7	0,05677	2,89	98,37
8	0,06343	1,67	97,29	8	0,04257	1,63	100,00
9	0,06060	1,53	98,82				
10	0,05341	1,18	100,00				

M3				P2			
Factor	SV	%	% acumulado	Factor	SV	%	% acumulado
1	0,26081	23,09	23,09	1	0,21903	32,54	32,54
2	0,23727	19,11	42,21	2	0,18919	24,46	57,00
3	0,20417	14,15	56,36	3	0,12690	10,92	67,92
4	0,19417	12,80	69,16	4	0,10900	8,06	75,98
5	0,13441	6,13	75,29	5	0,09706	6,39	82,37
6	0,12767	5,53	80,82	6	0,08708	5,14	87,51
7	0,11065	4,16	84,98	7	0,07543	3,86	91,37
8	0,10036	3,42	88,40	8	0,06612	2,97	94,34
9	0,09026	2,77	91,17	9	0,05826	2,30	96,64
10	0,08590	2,50	93,67	10	0,04495	1,37	98,01
11	0,07035	1,68	95,35	11	0,03843	1,00	99,01
12	0,06549	1,46	96,81	12	0,03227	0,71	99,72
13	0,05944	1,20	98,01	13	0,01802	0,22	99,94
14	0,05166	0,91	98,91	14	0,00939	0,06	100,00
15	0,03849	0,50	99,42				
16	0,03006	0,31	99,72				
17	0,02476	0,21	99,93				
18	0,01420	0,07	100,00				

Fig. 4.—Vista oclusal de las diferentes piezas dentarias de *Anchitherium* usadas en el presente trabajo, mostrando la situación de los «land-marks».

Resultados

A continuación se exponen los resultados obtenidos: resultados de los PCA (tabla 2), gráficos de los PCA (figuras 5-8) y fenogramas de similitud para cada pieza analizada (figura 9). En los gráficos de los PCA, al extremo de cada uno de los ejes se ha situado la morfología oclusal «extrema» para dicho eje.

Descripción de los PCA (tabla 2)

P2 (fig. 5)

El 57,00% de la varianza es explicado por los dos primeros componentes. Las poblaciones de Puente de Vallecas y Alambra-Túneles tienden a mostrar piezas dentarias más largas. Lo contrario ocurre en

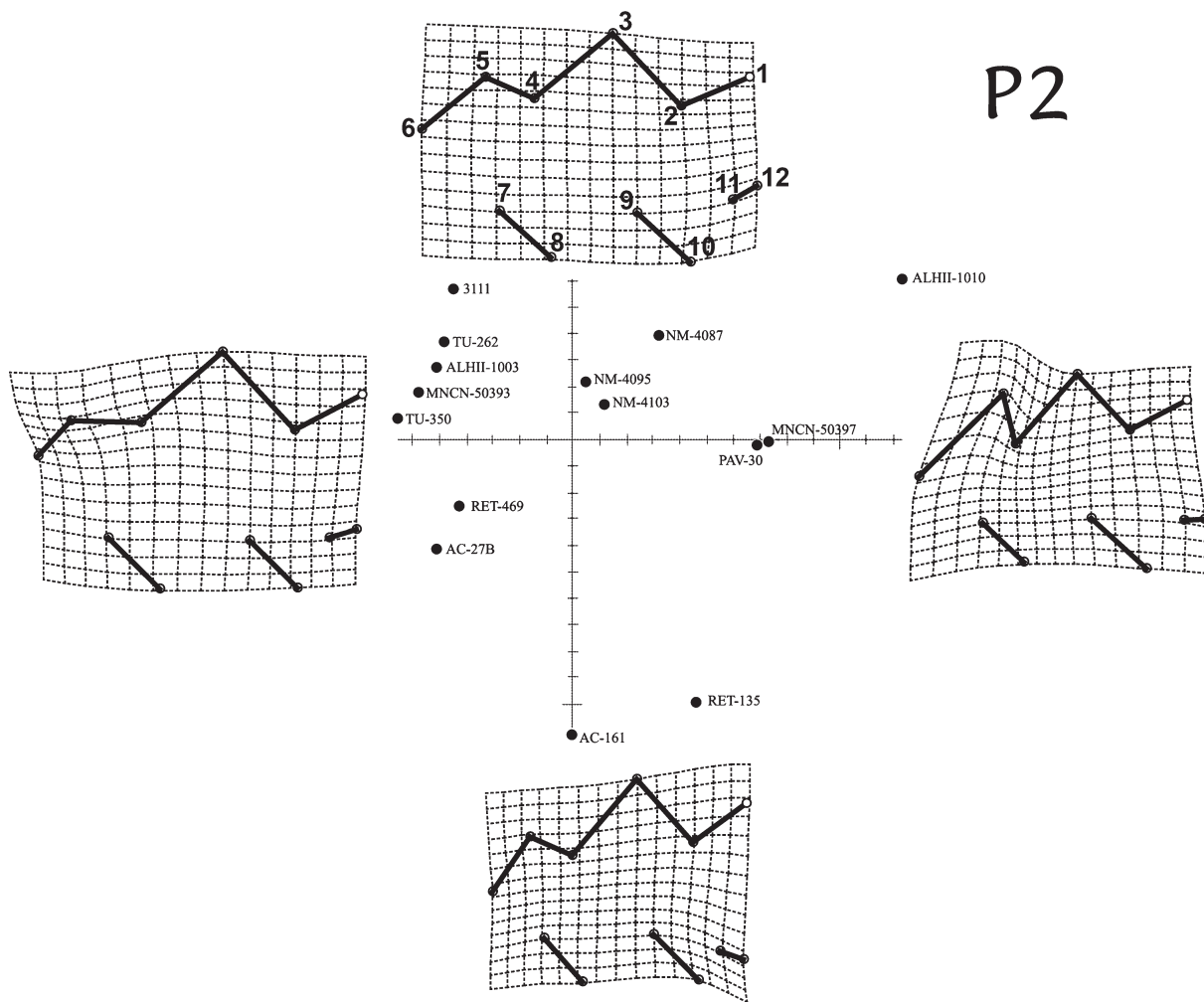


Fig. 5.—Resultado del PCA para el P2, mostrando la distribución de cada individuo y las cuatro morfologías extremas teóricas de cada eje.

los individuos de La Retama y Paseo de las Acacias, cuyos premolares son más cortos.

p2 (fig. 6)

Los componentes de Alambra-Túneles muestran un valle central amplio, al igual que los de Puente de Vallecas. La población de Paseo de las Acacias presenta una tendencia hacia una morfología dentaria más ancha, pero más corta. El 60,39% de la varianza es explicado por los dos primeros componentes.

M3 (fig. 7)

Los dos primeros componentes explican el 42,21% de la varianza. La población de Paseo de

las Acacias posee unos lomos linguales bastante largos, todo lo contrario le ocurre a los elementos de Alhambra-Túneles, que muestran una tendencia a la presencia de lomos linguales cortos. La población de Puente de Vallecas presenta piezas cortas con lomos linguales de longitud variable.

m3 (fig. 8)

Los dos primeros componentes explican el 54,82% de la varianza. Se observa claramente cómo la distribución de la población de Alhambra-Túneles es homogénea, es decir, no existe predominancia de ninguna de las morfologías oclusales que define cada eje. Sin embargo, Puente de Vallecas muestra una tendencia hacia un m3 con el lófidio mesial alargado y el distal acortado.

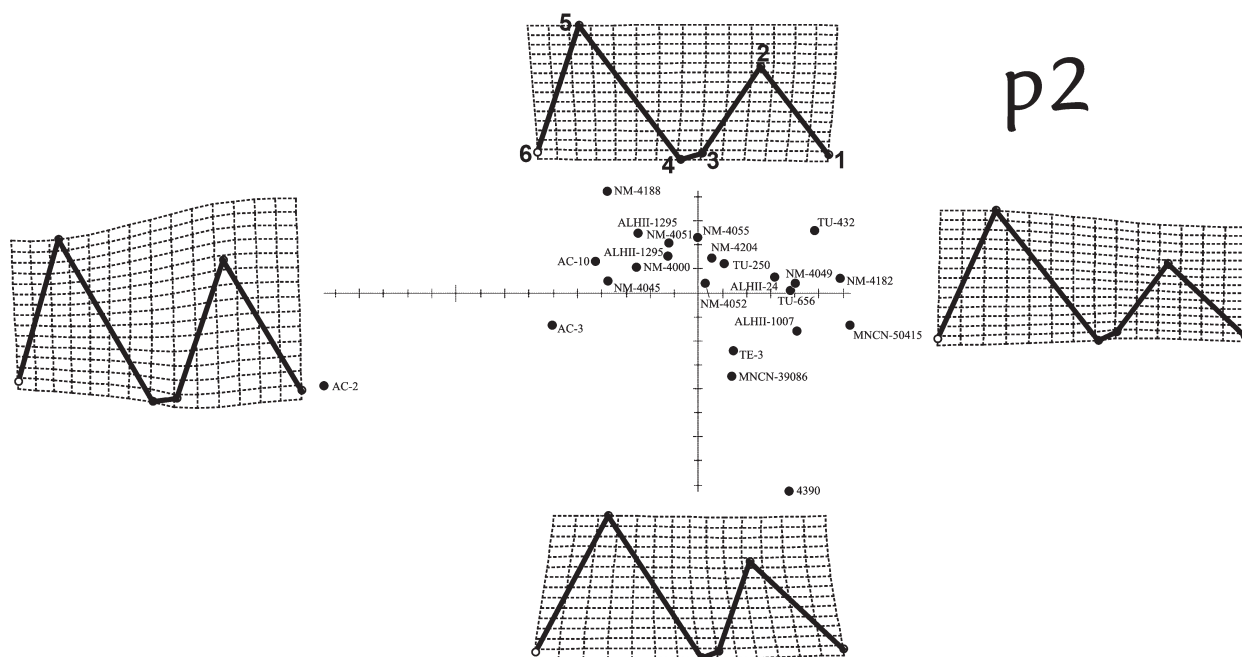


Fig. 6.— Resultado del PCA para el p2, mostrando la distribución de cada individuo y las cuatro morfologías extremas teóricas de cada eje.

Descripción de los Fenogramas (figs. 9 y 10)

P2

El grupo más consistente es el formado por las piezas de Puente de Vallecas, que aun siendo poco numerosas, se agrupan perfectamente. Las piezas de Alhambra-Túneles se agrupan entre sí, pero el conjunto incluye otras piezas de las poblaciones de Montejo de la Vega y Cerro del Otero. El resto de piezas no muestran una agrupación por yacimientos. También es reseñable que los elementos de La Retama tienden a agruparse con los de Paseo de las Acacias.

p2

Las piezas de Alhambra-Túneles y Puente de Vallecas se agrupan de manera bastante consistente, mientras que las piezas de otros yacimientos, a pesar de ser menos numerosas, no se agrupan de la manera esperada. Los escasos elementos de Paseo de las Acacias tienden a agruparse con los de Puente de Vallecas.

M3

Esta pieza presenta la distribución más interesante, ya que es la que más agrupaciones poblacionales

produce, existiendo un conjunto que contiene casi todos los elementos de Alhambra-Túneles, y otro que agrupa a casi todas las piezas de Puente de Vallecas. Al igual que se observaba con el p2, los elementos de Paseo de las Acacias tienden a agruparse con los de Puente de Vallecas.

m3

Las piezas de Puente de Vallecas vuelven a formar una agrupación más o menos marcada, pero esta vez la población de Alhambra-Túneles se distribuye de manera más bien homogénea, no formando una agrupación clara.

Discusión

Las poblaciones de Puente de Vallecas y Alhambra-Túneles forman agrupaciones más o menos significativas en todas las piezas analizadas, salvo en el m3, en la cual Alhambra-Túneles presenta una morfología más heterogénea que la de Puente de Vallecas. Por ello podría afirmarse que la población de Puente de Vallecas es más homogénea desde el punto de vista de la morfología dental que la de Alhambra-Túneles. Ambas

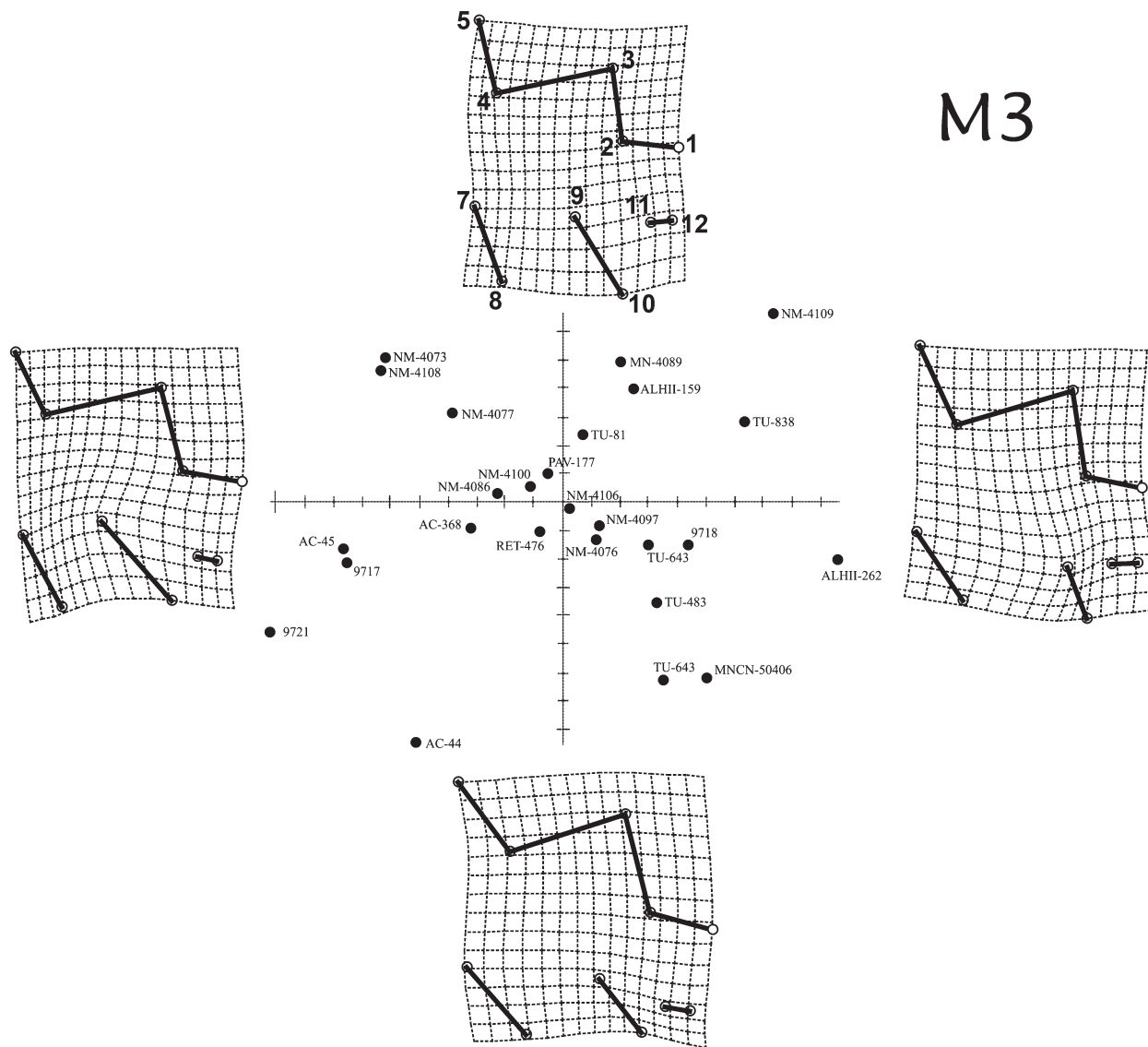


Fig. 7.— Resultado del PCA para el M3, mostrando la distribución de cada individuo y las cuatro morfologías extremas teóricas de cada eje.

poblaciones se corresponden con diferentes especies, *Anchitherium matritense* (Puente de Vallecas) y *A. cursor* (Alhambra-Túneles) que habitarían diferentes biomas, bosques tropicales frescos y sabanas, respectivamente (Hernández Fernández *et al.*, 2003). Es decir, *A. matritense* ocuparía un hábitat bastante más húmedo que *A. cursor*, y probablemente los vegetales de los que se alimentarían serían muy diferentes. Aun siendo ambas especies ramoneadoras, la primera probablemente se alimentaría de vegetales más blandos y menos fibrosos que la segunda (Salesa *et al.*, 2001; Her-

nández Fernández *et al.*, 2003), por lo que *A. cursor* desarrolló una dentición de mayor tamaño en relación al peso corporal que otras especies que ocuparon entornos más vegetados (Sánchez *et al.*, 1998; Salesa *et al.*, 2001). La relación entre un m3 de morfología muy variable y el hecho de vivir en entornos sometidos a mayor stress hídrico no resulta clara; en la figura 8 se observa cómo en la población de *A. cursor*, están representadas todas las morfologías del m3, mientras que *A. matritense* aparece agrupado en el espacio de un m3 con la mitad mesial acortada. Esto indicaría

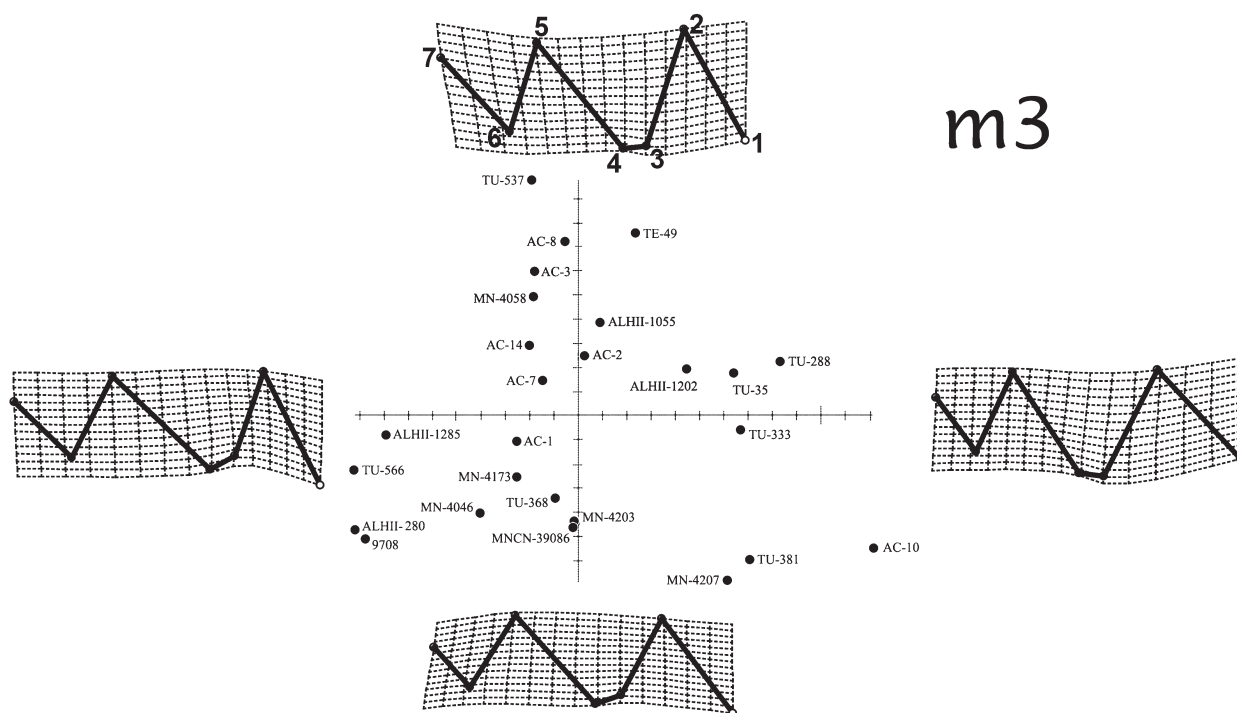


Fig. 8.— Resultado del PCA para el m3, mostrando la distribución de cada individuo y las cuatro morfologías extremas teóricas de cada eje.

que en *A. cursor*, el carácter referido a la morfología oclusal del m3 no estaba fijado, y que varias morfologías eran igualmente funcionales.

El segundo premolar superior (P2) de *A. cursor* y *A. matritense* tiende a poseer una mayor longitud mesiodistal que las piezas homólogas de *A. alberdiae* (Paseo de las Acacias) y *A. castellanum* (La Retama). Esto es interesante porque los yacimientos de Puente de Vallecas y Paseo de las Acacias, estando muy cercanos en el tiempo y en el espacio, se corresponden con especies de diferente morfología del P2. Además, los biomas de La Retama y Paseo de las Acacias se han determinado como bosques tropicales deciduos, mientras que, como ya hemos visto, Puente de Vallecas sería un bosque tropical húmedo (Hernández Fernández *et al.*, 2003). A este respecto ya se ha apuntado que *A. matritense* y *A. alberdiae* serían especies similares pero que presentarían algún tipo de segregación trófica, ocupando la primera áreas más húmedas que la segunda (Hernández Fernández *et al.*, 2003).

En cuanto al segundo premolar inferior (p2), *A. alberdiae* tiende a poseer piezas más cortas que otras especies, pero de anchura mayor, por lo que

no implica una reducción en la superficie oclusal, lo que es lógico si esta especie ocupaba áreas más secas que *A. matritense*. Esta especie, junto con *A. cursor*, muestra p2 con un valle central ancho respecto a otras especies como *A. parequinum*, *A. alberdiae* y las poblaciones de Cerro del Otero y Montejo de la Vega.

La población de Alhambra-Túneles posee un tercer molar superior (M3) variable en cuanto a la longitud mesiodistal, mientras que predominan las piezas con los lofos linguales reducidos. Sería esperable, por tanto, un m3 estrecho bucolingualmente, lo que no se produce, como ya se ha visto. Por ello, las morfologías de M3 y m3 estarían mostrando una evolución en mosaico, es decir, cada pieza posee un ritmo distinto de deriva respecto al patrón primitivo de poblaciones anteriores. *Anchitherium matritense*, por el contrario, aunque posee también un M3 corto, no muestra una morfología clara en cuanto a los lofos linguales. *Anchitherium alberdiae* vuelve a separarse de la morfología de *A. matritense*, mostrando unos M3 largos y con tendencia a lofos linguales no reducidos en longitud. Por lo tanto se apoya la idea de poblaciones probablemente simpátricas, pero con una segregación

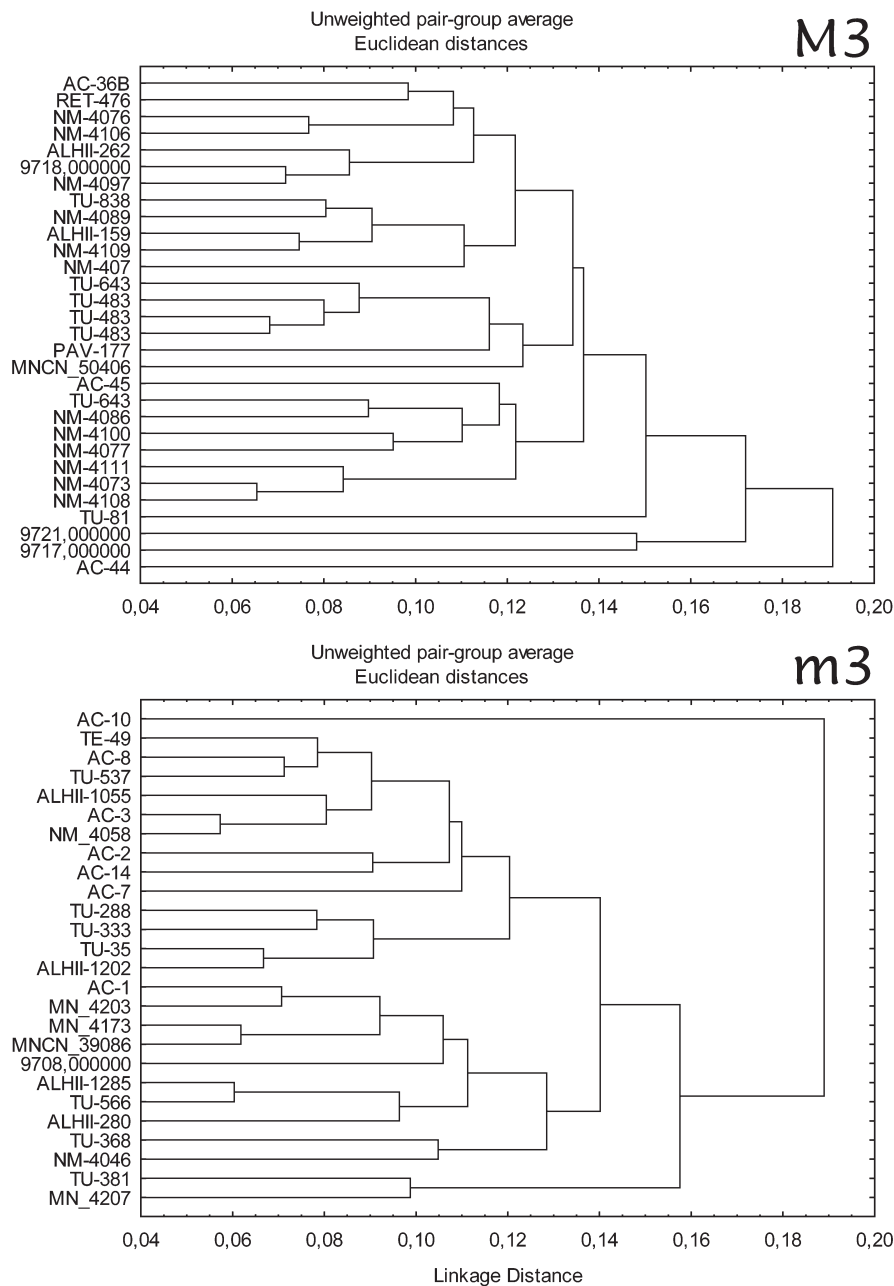


Fig. 9.—Fenogramas de similitud para los terceros molares.

trófica entre ellas, reflejada por diferencias en la morfología dentaria.

Como ya hemos indicado, el distinto grado de desgaste de los dientes analizados ha podido influir en la variabilidad de las medidas, además de que el estudio ha analizado distintas especies de un género bastante conservador como es *Anchitherium*. Por ello nuestros resultados deben considerarse con cau-

tela, aunque son plenamente consistentes con trabajos previos sobre la paleoecología de este équido. Sería muy interesante repetir nuestro estudio, pero considerando los «land-marks» que delimitan el contorno de las piezas, e incluyendo otros géneros équidos, como los *Anchitheriinae Sinohippus* y *Megahippus*, o los más primitivos *Mesohippus* y *Miohippus*.

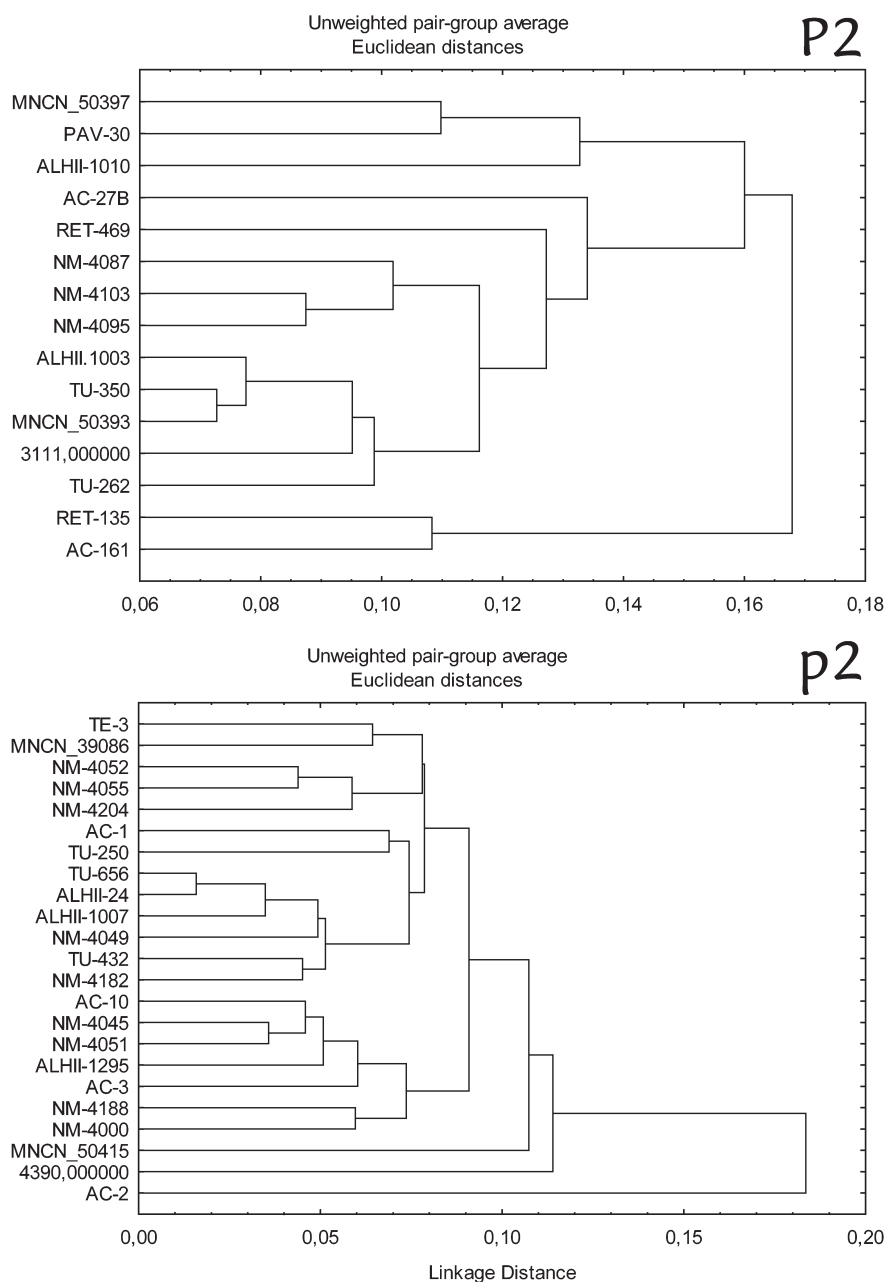


Fig. 10.—Fenogramas de similitud para los segundos premolares.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer la ayuda prestada por el Dr. Israel García, del Departamento de Paleobiología del Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, y Jesús Marugán, de la Unidad de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de Madrid. El trabajo se ha realizado dentro del proyecto del MEC CGL2004-02094/BTE.

Referencias

- Alberdi, M. T. y Bonadonna, F. P. (1988). Equidae (Perissodactyla, Mammalia): extinctions subsequent to the climatic changes. *Rev. Esp. Paleont.*, 3: 39-43.
- Alberdi, M. T. y Bonadonna, F. P. (1990). Climatic changes and presence of *Hipparion* in the Mediterranean area. *Paléobiol. Cont.*, 17: 281-290.

- Alberdi, M. T., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J. L. (1995a). Revisión sistemática, paleoecología y evolución de los Estenonianos europeos (Perissodactyla, Equidae). In: *XI Jornadas de Paleontología* (G. López, A. Obrador & E. Vicens, edit.), 17.
- Alberdi, M. T., Prado, J. L. y Ortiz Jaureguizar, E. (1995b). Patterns of body size changes in fossil and living Equini (Perissodactyla). *Biol. J. Linn. Soc.*, 54: 349-370.
- Alberdi, M. T., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J. L. (1998). A quantitative review of the European stenonoid horses. *J. Paleont.*, 72: 371-387.
- Alcalá, L., Alonso-Zarza, A. M., Álvarez Sierra, M. A., Azanza, B., Calvo, J. P., Cañaveras, J. C., Dam, J., Van der Meulen, A. J., Morales, J., Peláez-Campomanes, P., Pérez González, A., Sánchez Moral, S., Sanchó, R. y Sanz Rubio, E. (2000). El Registro sedimentario y faunístico de las Cuencas de Calatayud-Daroca y Teruel. Evolución paleoambiental y paleoclimática durante el Neógeno. *Rev. Soc. Geol. Esp.*, 13: 323-343.
- Bernor, R. L., Koufos, G. D., Woodburne, M. O. y Fortelius, M. (1996). The evolutionary history and biogeography 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, edit.). Columbia University Press. New York, 307-338.
- Caloi, L. (1997). New forms of equids in Western Europe and palaeoenvironmental changes. *Geobios*, 30: 267-284.
- Cuvier, G. (1825). *Recherches sur les Ossements Fossiles*. Doufour Et D'ocagne. Paris, 4.514 págs.
- 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, edit.). Yale University Press. New Haven, 148-163.
- Eisenmann, V. (1998). Folivores et tondeurs d'herbe: forme de la symphise mandibulaire des équides et des tapiridés (Perissodactyla, Mammalia). *Geobios*, 31: 113-123.
- Eisenmann, V. y Guérin, C. (1984). Morphologie fonctionnelle et environnement chez les Périssodactyles. *Geobios, Mem. Sp.*, 8: 69-74.
- Forstén, A. (1988). Middle Pleistocene replacement of stenonid horses by caballoid horses - Ecological implications. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 65: 23-33.
- Forstén, A. (1991). Size trends in Holarctic anchitherines (Mammalia, Equidae). *J. Paleont.*, 65: 147-159.
- Forstén, A. (1993). Size decrease in Late Pleistocene-Holocene caballoid horses (genus *Equus*), intra- or interspecific evolution? A discussion of alternatives. *Quat. Int.*, 19: 71-75.
- Forstén, A. (1996). Climate and the evolution of *Equus* (Perissodactyla, Equidae) in the Plio-Pleistocene of Eurasia. *Acta Zool. Cracoviensis*, 39: 161-166.
- Hernández Fernández, M., Salesa, M. J., Sánchez, I. M. y Morales, J. (2003). Paleoecología del género *Anchitherium* Von Meyer, 1834 (Equidae, Perissodactyla, Mammalia) en España: evidencias a partir de las faunas de macromamíferos. *Coloq. Paleont.*, Vol. Extr. 1: 253-280.
- Íñigo, C. (1997). *Anchitherium corcolense* nov. sp., a new anchitherine (Equidae, Mammalia) from the Early Aragonian site of Córcoles (Guadalajara, Spain). *Geobios*, 30: 848-865.
- Macfadden, B. J. (1992). *Fossil Horses: Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae*. Cambridge University Press. Cambridge. 369 págs.
- Macfadden, B. J. y Shockey, B. J. (1997). Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. *Paleobiology*, 23: 77-100.
- Macfadden, B. J., Solounias, N. y Cerling, T. E. (1999). Ancient diets, ecology, and extinction of 5-million-year-old horses from Florida. *Science*, 283: 824-827.
- Salesa, M. J., Sánchez, I. M. y Morales, J. (2001). Los cambios ambientales y la evolución de los Anchitherinae (Perissodactyla; Equidae) durante el Mioceno en España. In: *Los Fósiles y la Paleogeografía* (G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene & B. Azanza, edit.). Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza, 5: 457-463.
- Salesa, M. J., Sánchez, I. M. y Morales, J. (2004). Presence of the Asian Horse *Sinohippus* in the Miocene of Europe. *Acta Paleont. Polonica*, 49: 189-196.
- Salesa, M. J., Sánchez, I. M., Nieto, M., Alberdi, M. T. y Morales, J. (1997). Variabilidad morfológica del género *Anchitherium* (Equidae, Perissodactyla) en España. In: *Avances en el Conocimiento del Terciario Ibérico* (J. P. Calvo y J. Morales, edit.). Departamento de Petrología y Geoquímica de la Universidad Complutense de Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales y Museo de Cuenca. Cuenca, 193-196.
- Sánchez, I. M., Salesa, M. J. y Morales, J. (1998). Revisión sistemática del género *Anchitherium* Meyer, 1834 (Equidae: Perissodactyla) en España. *Estudios Geol.*, 54: 39-63.
- Van der Meulen, A. J. y Daams, R. (1992). Evolution of Early-Middle Miocene rodent faunas in relation to long-term palaeoenvironmental changes. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 93: 227-253.
- Villalta, J. F. y Crusafont, M. (1945). Un *Anchitherium* en el Pontiense español. *Anchitherium sampelayoi*, nov. sp. *Notas Com. IGME*, 14: 51-82.
- Von Meyer, H. (1844). Die fossilen Knochen aus dem Tertiär-gebilde des Cerro de San Isidro bei Madrid. *N. Jahrb. Miner. Geol. Peter.-Kunde*, 289-310.

Recibido el 2 de febrero de 2006
Aceptado el 21 de marzo de 2006